

**DYNAMIQUE ET REPONSE FONCTIONNELLE DES
FORAMINIFERES ET DE LA MACROFAUNE
BENTHIQUES EN ZONE OSTREICOLE DANS LES
PERTUIS CHARENTAIS**

THESE DE DOCTORAT
Sciences de la terre et de l'univers

Spécialité : Environnements et Paléo-environnements côtiers

ECOLE DOCTORALE D'ANGERS

Présentée et soutenue publiquement

le 27 juin 2007 à l'Université d'Angers

par **Mr Vincent M.P. Bouchet**

devant le jury ci-dessous :

M^{lle} Evelyne GOUBERT (Rapporteur), Maître de conférence, Université de Bretagne Sud
M^f Guy BACHELET (Rapporteur), Directeur de recherche CNRS, EPOC CNRS-Université de Bordeaux

M^f Peter FRENZEL (Examinateur), Hochschuldozent, Friedrich-Schiller-Universität Jena Allemagne
M^f Philippe GOULLETQUER (Examinateur), Cadre de recherche Ifremer, LERPC-La Tremblade
M^f Jacques GRALL (Examinateur), Ingénieur de recherche, IUEM-ODC Brest
M^f Frans JORISSEN (Examinateur), Professeur d'Université, BIAF Université d'Angers

Directeur de thèse : M^f Jean-Pierre DEBENAY, Professeur d'Université, BIAF Angers - IRD Nouméa
Co-encadrant : M^f Pierre-Guy SAURIAU, Chargé de recherche CNRS, CRELA Ifremer-CNRS-ULR

Laboratoire des Bio-Indicateurs Fossiles et Actuels (BIAF, UPRES EA 2644 Université d'Angers) – 2 bld Lavoisier – 49045 ANGERS cedex

Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés (CRELA, UMR 6217 CNRS-Ifremer-Université de La Rochelle) – place du séminaire BP 5 – 17137 L'HOUMEAU

AVANT PROPOS

Cette thèse n'aurait pu se réaliser sans le soutien financier de **Angers Loire Métropole** par une bourse de thèse de 11000 euros par an durant 3 années.

Ce travail s'inscrit dans le cadre du programme national **MOREST** (MORTalités ESTivale de l'huître *Crassostrea gigas*) de l'Ifremer et du **Programme Nationale d'Environnement Côtier chantier Baie Atlantique**,

La **Cushman Foundation for Foraminiferal Research** est ici remerciée pour le prix de 1000 US\$ octroyé pour participer au congrès FORAMS 2006 au Brésil.

Le **CNRS**, l'**Ifremer**, le **CRELA** et le laboratoire **BIAF** ont aussi participé activement à la réussite de cette thèse.



Remerciements

Je remercie les directeurs des deux laboratoires qui m'ont accueilli pendant cette thèse. Tout d'abord, le Dr Patrick Gentien, directeur de feu le CREMA (UMR 10 CNRS Ifremer) à L'Houmeau, remplacé ensuite par le Pr Gérard Blanchard, directeur de la nouvelle unité mixte de recherche CRELA à L'Houmeau et La Rochelle (UMR 6217 CNRS Ifremer ULR) depuis le 1^{er} janvier 2006, pour m'avoir fourni un confort de travail non négligeable durant toute la thèse. Je remercie aussi le Pr Frans Jorissen, directeur du laboratoire BIAF (UPRES EA 2644) de l'université d'Angers, pour l'aide et l'accueil toujours sympathique que j'ai pu recevoir lors de mes visites à Angers.

Merci aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer cette thèse :

- le Dr Evelyne Goubert de l'université de Bretagne Sud
- le Dr Guy Bachelet du CNRS d'Arcachon
- le Dr Peter Frenzel de la Friedrich-Schiller-Universität de Jena en Allemagne
- le Dr Philippe Gouletquer de l'Ifremer de La Tremblade
- le Dr Jacques Grall de l'université de Bretagne Occidentale
- et le Pr Frans Jorissen de l'université d'Angers.

Je me dois d'adresser mes remerciements sans limite aux pierres angulaires de cette thèse : mon directeur de thèse, le Pr Jean-Pierre Debenay du laboratoire BIAF (et maintenant néo-calédonien à l'IRD), et mon responsable scientifique, le Dr Pierre-Guy Sauriau du CRELA.

Pierre-Guy fut présent sans relâche à L'Houmeau au jour le jour au cours de cette thèse, quand Jean-Pierre, à distance, garda un œil proche et avisé sur le déroulement de mon

travail. Je ne remercierai jamais assez le jour où je me suis présenté au bureau de Pierre-Guy un jour de novembre 2000. Je suis votre « padawan » depuis maintenant presque 7 ans, et même si vous avez pesté contre moi à plusieurs reprises à juste titre, je ne peux que me réjouir de l'enseignement scientifique et humain que vous m'avez apporté. Je sais que je vous dois beaucoup. J'ai découvert plus personnellement Jean-Pierre lors d'un séjour de travail dans sa maison dans le sud de la France. Cela nous a permis de mieux nous connaître, et je peux dire aujourd'hui combien vos conseils et remarques distillés avec précision et parcimonie furent précieux pour ma formation et la qualité de mon travail.

Je ne vais pas m'étendre plus sur mes deux chers encadrants, mais qu'ils soient ici remerciés très chaleureusement et sincèrement pour leur travail durant ces 3 années et demi (et ce n'est pas peu dire, car une question me trotte encore dans la tête : mais comment ont-ils fait pour supporter un énergumène comme moi ?).

Après les encadrants, les autres intervenants essentiels au travail des thésards : les techniciens. Et à L'Houmeau question technicien, c'est vraiment la classe. Toujours disponibles, toujours souriants, prêts à se lever tôt pour partir sur le terrain, pour aider au labo ou créer un joli fond de carte. Un grand grand grand merci à Martine Bréret, Lucette Joassard, Françoise Mornet, Yves Descatoire, Gaël Guillou, Didier Leguay et Philippe Pineau (j'ai pensé très fort à vous depuis l'île Bourbon), Nicolas Lachaussée et Michel Prineau.

Un grand merci à mes deux stagiaires qui ont vraiment fait du bon boulot : merci Julien et Edith, et bonne réussite à vous.

Merci aux membres du CRELA et du laboratoire BIAF pour leur sympathie et pour les bons moments partagés (autour de midi, autour de la sardine party du labo, en congrès etc...).

Merci aux autres doctorants de L'Houmeau (Caroline, Yves, Sandie, François, Pascal, Nathalie, Delphine, Steph, Chris, Pop pop, Elise, Pierre-Yves et Benoit) pour les moments de joie, de fête et de galère partagés tous ensemble pendant ces années. Un gros bisou aussi à nos deux post docs de charme Marion et Anne-Gaëlle. Une pensée particulière va à Caroline (de « Struski et Butch ») avec qui j'ai partagé des moments inoubliables dans notre fameux bureau (un bisou à tes petits bouts Nino et Imanol et à ton « grand » bout Oliv'), bon vent à vous en Normandie. Un grand merci aux remplaçants Sandie et Yves avec qui la bonne humeur est toujours présente.

Un merci particulier à tous mes amis d'ici ou d'ailleurs, les moments partagés tous ensemble sont vraiment importants à mes yeux : Manu et Harold (partenaires à la Réu et à Mada, ces moments sont gravés à jamais en moi), Pop pop (mon ex-coloc pour le meilleur et... pour le pire), Vasseur (un sérieux client au Squash, mais vas tu me laisser gagner un jour ?), la Marie et Sonny (« Oh Marie si tu savais » « Petite Marie je parle de toi », de Johnny ou de Francis je ne sais lequel choisir !!!!), Miss Elise (pas toujours d'accord mais on s'aime quand même), Zaza (t'as ta place de concert ?), Poireau et Laure (métro, boulot, dodo.....et puis « que la montagne est belle » comme disait Jean Ferrat), Guy et Aliénor (qui ne saute pas n'est pas saujonnais !!! Aliénor les massages c'est quand tu veux), Matteo (tranquille !!!!), JC (ouah le tombeur !!), Sandra (oh ouiiiiiiiiiiii maîtresse), Isa et Loic (le savoureux mélange de la Vendée et des Deux-Sèvres..... no comment), Dobia (un ami de 20 ans, et oui papa avant moi !!!! Profites bien de tes femmes mon pote, je suis vraiment heureux pour toi), Nico (allez l'OhaiMe !!!), Vincent (dit l'opticien dans les milieux autorisés), Olivier (bonne chance sur les terrains et dans la vie, comme quoi des fois ya des arbitres sympas en Comité Côte d'Argent !!!! non j'rigole), Perrine (l'Africaine), Nath, Carole.

Un salut chaleureux à mes collègues et amis arbitres de rugby de mon cher secteur de La Rochelle : Hervé notre chef bien aimé, Jolivélo, La Bavure 1 et 2, Jo, Benoit, Mon PACS, Guru (hé oui il a joué contre Kirwan à Auckland), Gilles, Eric, Stéphane, TicTac, Dan et les autres. J'aurai une pensée émue pour Nono qui fut durement touché par le malheur ces derniers mois. Nous nous sommes tous soudés autour de toi, je pense souvent à toi mon pote.

Je remercie pèle mèle le rugby, l'arbitrage, l'Euskadi, les bons repas, le bon vin, le Stade Rochelais, feu l'US Saujonnoise, le Stade Toulousain et notre Baptiste national, l'OM, la mer, la Charente Maritime, les tortues de terre, l'île de la Réunion, Madagascar, le sport, le squash, les soirées entre copains, les moments partagés avec Christine, enfin voilà tout ce qui existe en parallèle de la thèse et qui est indispensable à ma vie de tous les jours.

Un coucou à la famille Couturier (Jean, Nicole, Julie et tous les autres), vous m'avez réservé un accueil formidable. C'est toujours un plaisir de passer des moments tous ensemble.

Je ne serai jamais arrivé là sans le soutien inconditionnel et l'amour de ma maman Claude (Mme Claude pour les intimes !!!) et de mon papa Pascal (hé oui quelle fierté pour moi d'être le « fils de » le dimanche sur les terrains). Je n'aurai pas les mots pour vous dire à quel point je vous suis redevable et combien je vous aime. La famille est un cocon dont on a parfois du mal à s'extirper, mais sans mes parents que serais-je ? Un gros bisou à ma petite sœur adorée, à Julien et à ma mamie préférée.

Je me dois de féliciter la personne qui me supporte chaque heure de la journée, ma chère et adorable Christine. Ce ne fut pas facile mais tu es là, prêt de moi et c'est l'essentiel.

Merci pour tout, pas besoin de trop longs discours pour dire combien je t'aime..... Que l'avenir nous réserve des moments tout aussi intenses et même plus encore !!!!!

Pour terminer, j'aurai une pensée nostalgique pour mes deux grand-pères. Le jeune homme que je suis a beaucoup appris de vous. J'espère que de là-haut vous êtes fiers de moi. Papi je suis sûr qu'à chaque sortie dans les parcs ostréicoles ton œil bienveillant a été avec moi, en tout cas l'évocation de ton nom a été un précieux sésame pour anihiler la méfiance des ostréiculteurs.

« Dans ce jeu qu'est le rugby, tout le monde a toujours raison. Heureusement, pour progresser, qu'un autre jour, tout le monde a tort. »

Jacques Fouroux (1947-2005), dit le petit caporal

(capitaine du quinze de France victorieux du grand chelem dans le tournoi des V nations 1977 et entraîneur du quinze de France finaliste de la première coupe du monde de rugby en 1987 en Nouvelle-Zélande)

« J'éprouvais toujours une soif ardente de découvertes et de recherches, chaque fois que je voyais un nouveau pays, et la première nuit, mon émotion était telle, que je ne dormais pas »

Alcide d'Orbigny (1802-1857), rochelais d'adoption et père de la micropaléontologie

Alcide Charles Victor Marie Dessalines d'Orbigny est né à Couëron (près de Nantes), le 6 septembre 1802. Il était issu d'une famille de voyageurs et de naturalistes, et son père Charles-Marie, médecin dans la marine lui transmit son enthousiasme pour les sciences naturelles. Le rayonnement culturel de la ville de La Rochelle, ouverte sur la mer et le voyage, où sa famille s'installa en 1820, fut de nature à éveiller, ou tout au moins à entretenir chez le jeune Alcide, des rêves de découvertes et d'exploration.

C'est sur le littoral rochelais qu'il se passionna très jeune pour l'étude d'un groupe d'animaux microscopiques qu'il nomma " Foraminifères ". Il lui consacra son premier travail scientifique, posant ainsi les fondements d'une science nouvelle, la micropaléontologie. Ce travail qu'Alcide d'Orbigny publia à l'âge de 23 ans sur les foraminifères impressionna beaucoup Georges Cuvier et les scientifiques de l'époque.

En 1853, quatre ans avant sa mort, un décret du chef de l'Etat crée au Muséum la première chaire de paléontologie destinée à Alcide d'Orbigny, officialisant par là, non seulement une nouvelle discipline mais encore désignant Alcide d'Orbigny comme l'un des pères de la micropaléontologie. (source : <http://www.mnhn.fr/expo/orbigny/index/index1.htm>)

SOMMAIRE

INTRODUCTION

1. Impact de l'aquaculture sur l'environnement.....	25
1.1. Le sédiment.....	26
1.2. La faune benthique	27
1.2.1. La macrofaune	27
1.2.2. Les foraminifères.....	28
2. L'ostréiculture dans les pertuis charentais.....	29
3. Objectifs de cette étude.....	31

PARTIE 1. MATERIEL ET METHODES

1. Les sites d'études.....	37
1.1. Critères de choix	37
1.2. Stations échantillonnées et études menées.....	45
1.2.1. Micro-échelle : une table ostréicole.....	46
1.2.2. Méso-échelle : un site ostréicole.....	51
1.2.3. Macro-échelle : les Pertuis Charentais.....	53
2. Paramètres environnementaux.....	57
2.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment.....	57
2.1.1. Salinité, température, pH et potentiel d'oxydoréduction	57
2.1.2. Hydrologie.....	57
2.1.3. Sulfures et azote ammoniacal	58
2.2. Granulométrie	60
2.3. Matière organique des sédiments	63
2.3.1. Teneur en matière organique	63
2.3.2. Carbone organique particulaire et azote organique particulaire	63
2.3.3. Rapports isotopiques du carbone C et de l'azote N	64
2.4. Chlorophylle <i>a</i> et phéopigments	65
2.5. Tomodensitométrie axiale	66
3. La macrofaune.....	70

3.1. Stratégie d'échantillonnage.....	70
3.2. Traitements des échantillons	70
3.3. Descripteurs statistiques.....	71
3.3.1. Paramètres synthétiques des assemblages	71
3.3.2. Indice de diversité et d'équitabilité, diagrammes « rang-fréquence »	72
3.4. Indices biotiques.....	75
4. Les foraminifères.....	82
4.1. Stratégie d'échantillonnage.....	82
4.1.1. La pseudoréplication.....	82
4.1.2. Le carottage	83
4.2. Traitements des échantillons	83
4.2.1. Coloration au Rose Bengale	84
4.2.2. Lavage et extraction.....	85
4.2.3. Comptage et détermination.....	85
4.3. Descripteurs statistiques.....	86
4.3.1. Paramètres synthétiques des assemblages	86
4.3.2. Indice de diversité et diagrammes « rang-fréquence »	86
5. Analyses statistiques.....	87
5.1. Tests statistiques utilisés.....	87
5.2. Ordination en espace réduit.....	87

PARTIE 2. PROCESSUS A PETITE ECHELLE : DYNAMIQUE DES ASSEMBLAGES DE FORAMINIFERES ET STRUCTURATION DES INTERACTIONS MACROFAUNE / FORAMINIFERES

CHAPITRE 1. EFFET D'UN CHANGEMENT ENVIRONNEMENTAL TEMPORAIRE SUR LES FORAMINIFERES VIVANTS BENTHIQUES PENDANT LA MORTALITE ESTIVALE DE L'HUITRE CREUSE DANS LE BASSIN DE MARENNES-OLERON (FRANCE)

1. Abstract.....	93
2. Keywords.....	93
3. Introduction.....	94
4. Materials and methods.....	96
4.1. Site location and survey design.....	96

4.2. Bottom water characteristics	97
4.3. Sediment temperature and biochemistry	98
4.4. Samples for benthic foraminifera.....	100
4.5. Data analysis.....	101
5. Results.....	102
5.1. Variations in bottom water characteristics	102
5.2. Variations in sediment temperature and oyster mortality	103
5.3. Variations in sediment characteristics.....	104
5.4. Living (stained) foraminifera: species richness and abundances ...	107
5.5. Structure of living (stained) foraminiferal assemblages	112
5.6. Size-frequency distributions of <i>Ammonia tepida</i>	115
6. Discussion.....	117
6.1. Microdistribution of living (stained) foraminifera	117
6.2. Short-term hypoxic conditions	117
6.3. Temperature, hypoxia and ammonium: limiting factors for living foraminifera.....	118
6.4. <i>Haynesina germanica</i> and <i>Brizalina striatula</i> (sensitive species), <i>Ammonia tepida</i> (tolerant species) and <i>Criboelphidium gunteri</i> (pioneer species)	120
7. Conclusion.....	122
8. Acknowledgements.....	122
CHAPITRE 2. INTERACTION ENTRE LE MODE DE BIOTURBATION DE LA MACROFAUNE ET LA REPARTITION VERTICALE DES FORAMINIFERES VIVANTS : UTILISATION DE LA TOMODENSITOMETRIE AXIALE	
1. Résultats.....	127

1.1. Répartition verticale de la faune vivante dans la colonne sédimentaire	127
.....	
1.1.1. Les foraminifères.....	127
1.1.2. La macrofaune.....	130
1.2. Quantification de l'activité bioturbatrice de la macrofaune benthique endogée (cas de la station d'Esnandes)	132
2. Discussion.....	136
 PARTIE 3. DYNAMIQUE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX ET DES ASSEMBLAGES DE LA MACROFAUNE ET DES FORAMINIFERES BENTHIQUES DANS LES SEDIMENTS DU SITE OSTREICOLE DE RIVEDOUX	
 CHAPITRE 3. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX	
1. Résultats.....	145
1.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment.....	145
1.1.1. Salinité.....	145
1.1.2. Température.....	145
1.1.3. pH.....	147
1.1.4. Eh.....	148
1.2. Granulométrie.....	150
1.3. Matière organique des sédiments.....	151
1.3.1. Teneur en matière organique (MO).....	151
1.3.2. Carbone organique particulaire (COP), azote organique particulaire (NOP) et rapport C:N.....	152
1.3.3. Rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$).....	155
1.4. Chlorophylle <i>a</i>, phéopigments et rapport COP:Chl <i>a</i>.....	157
2. Discussion.....	160
2.1. Variabilité inter-station.....	160
2.1.1. Station R1.....	162
2.1.2. Station R2.....	163
2.1.3. Station R3, R4 et R5.....	165
2.2. Variabilité saisonnière et interannuelle.....	167
2.2.1. Hiver.....	168
2.2.2. Printemps.....	169
2.2.3. Été.....	170
2.2.4. Automne.....	172

CHAPITRE 4. DYNAMIQUE DES ASSEMBLAGES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DANS LES SEDIMENTS DE LA ZONE OSTREICOLE DE RIVEDOUX

1. Résultats.....	177
1.1. Richesse spécifique.....	177
1.2. Abondance	180
1.3. Indice de Shannon.....	181
1.4. L'indice AMBI	182
1.5. L'indice M-AMBI	183
1.6. Analyse factorielle des correspondances	184
2. Discussion.....	186
2.1. Station R1	187
2.2. Station R4	189
2.3. Station R2	192
2.4. Station R3 et R5	193

CHAPITRE 5. VARIABILITE TEMPORELLE DES ASSEMBLAGES DE FORAMINIFERES VIVANTS BENTHIQUES DANS LES SEDIMENTS DU SITE OSTREICOLE DE RIVEDOUX

1. Résultats.....	201
1.1. Descripteurs statistiques.....	201
1.1.1. Paramètres synthétiques	201
1.1.2. Indices de diversité	205
1.2. Dynamique des espèces principales.....	208
1.2.1. <i>Ammonia tepida</i>	209
1.2.2. <i>Cribrorhynchium excavatum</i>	210
1.2.3. <i>Haynesina germanica</i>	210
1.2.4. <i>Brizalina striatula</i>	212
1.2.5. <i>Eggerelloides scabrus</i>	212
1.2.6. <i>Cribrorhynchium gunteri</i>	213
1.2.7. <i>Hopkinsina pacifica</i>	214
1.2.8. <i>Quinqueloculina carinatastriata</i>	215
1.2.9. <i>Quinqueloculina seminula</i>	216
1.2.10. <i>Rosalina cf. vilardeboana</i>	216

1.2.11. <i>Stainforthia fusiformis</i>	217
1.3. Paramètres environnementaux et dynamique des espèces principales de foraminifères vivants	218
2. Discussion.....	226
2.1. Diversité	227
2.2. Variabilité des espèces principales de foraminifères vivants et influence des paramètres environnementaux.....	228
2.3. Effets de l'ostréiculture sur les foraminifères vivants.....	235
 PARTIE 4. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX ET STRUCTURE DES ASSEMBLAGES DE LA MACROFAUNE ET DES FORAMINIFERES VIVANTS BENTHIQUES DANS LES SEDIMENTS DES ZONES OSTREICOLES DES PERTUIS CHARENTAIS	
 CHAPITRE 6. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX	
1. Résultats.....	245
1.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment.....	245
1.1.1. Salinité.....	245
1.1.2. Température.....	245
1.1.3. Eh.....	248
1.2. Granulométrie.....	250
1.3. Matière organique du sédiment.....	253
1.3.1. Teneur en matière organique	253
1.3.2. Carbone organique particulaire, azote organique particulaire et rapport C:N	255
1.3.3. Rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$).....	258
1.4. Chlorophylle <i>a</i>, phéopigments et rapport COP:Chl <i>a</i>	259
2. Discussion.....	262
 CHAPITRE 7. ASSEMBLAGES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DANS LES SEDIMENTS DES SITES OSTREICOLES DES PERTUIS CHARENTAIS	
1. Résultats.....	271
1.1. Richesse spécifique.....	271

1.2. Abondance	275
1.3. Indice de Shannon.....	277
1.4. AMBI.....	278
1.5. M-AMBI.....	279
1.6. Analyse factorielle des correspondances	281
2. Discussion.....	285
2.1. Station témoin de Rivedoux (R1).....	285
2.2. Sites soumis à la culture sur table (excepté Daire)	286
2.3. Site soumis à la culture à plat et site de Daire.....	288
CHAPITRE 8. ASSEMBLAGES DE FORAMINIFERES VIVANTS BENTHIQUES DANS LES SEDIMENTS DES ZONES OSTREICOLES DES PERTUIS CHARENTAIS	
1. Comparaison de la structure et de la variabilité saisonnière des assemblages de foraminifères benthiques vivants dans les parcs ostréicoles des pertuis charentais.....	293
1.1. Résultats.....	293
1.1.1. Richesse spécifique.....	293
1.1.2. Type de test.....	297
1.1.3. Abondance.....	298
1.1.4. Indice de Shannon	300
1.1.5. Indice de Fisher	301
1.1.6. Répartition des espèces principales de foraminifères vivants et paramètres environnementaux.....	302
1.2. Discussion.....	306
1.2.1. Diversité et abondance.....	306
1.2.2. Influence des paramètres environnementaux sur la répartition des foraminifères vivants	308
2. La conchyliculture comme vecteur d'introduction d'une espèce allochtone de foraminifère dans les pertuis charentais? Cas de l'espèce <i>Quinqueloculina carinatastriata</i> (Wiesner, 1923).....	312
2.1. Abstract.....	312
2.2. Introduction.....	313
2.3. Environmental setting	314

2.4. Material and methods.....	315
2.5. Systematic position	316
2.6. Diagnostic and taxonomic remarks.....	317
2.7. Results	321
2.8. Discussion.....	323
2.9. Acknowledgements	328
SYNTHESE GENERALE.....	331
CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES.....	341
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	349
ANNEXES.....	395

Introduction

Les zones intertidales, ou estrans, sont à l'interface entre le continent et l'océan constituant un des principaux écotones connus sur Terre. Ces écosystèmes sont parmi les milieux les plus productifs sur la planète (Pomeroy *et al.*, 1981 ; Mann, 1982). Leur forte productivité est généralement due à une production primaire très forte (Colijn & de Jonge, 1984 ; de Jonge & Colijn, 1994), mais, les sources de matières organiques sont très diverses et proviennent à la fois d'apports allochtones et de la production locale. Les estrans génèrent ainsi des flux de matière et d'énergie qui alimentent les niveaux trophiques supérieurs de la chaîne alimentaire benthique et pélagique des milieux côtiers.

Ces écosystèmes particuliers sont capables d'abriter des communautés benthiques abondantes et diversifiées, à forte productivité, depuis les producteurs primaires, la boucle microbienne et les différents compartiments de consommateurs du réseau trophique depuis la microfaune jusqu'au prédateur supérieur en passant par la méiofaune et la macrofaune. Ces zones à fortes productivités naturelles sont aussi propices à l'implantation des activités aquacoles et en particulier de la conchyliculture (Héral *et al.*, 1989) qui leur donne une dimension socio-économique de première importance. Les conséquences d'une telle activité ne sont pas sans effet, et l'impact de l'activité humaine peut perturber sensiblement l'équilibre naturel du milieu en enrichissant en particules fines et en matière organique les sédiments, en modifiant les processus biogéochimiques dans les sédiments et la composition des assemblages de la faune vivante benthique.

1. Impact de l'aquaculture sur l'environnement

Un parallèle peut être fait entre les différentes activités d'élevage marin comme la pisciculture et la conchyliculture du fait de leurs impacts similaires ou supposés tels sur les environnements benthiques.

1.1. Le sédiment

La présence d'activités aquacoles favorise un enrichissement en particules fines des sédiments comme c'est le cas pour l'ostréiculture, 95 % des particules composant les fécès des huîtres étant d'une taille inférieure à 5 μm (Sornin, 1984). Les structures conchyloles favorisent une sédimentation accrue de ces particules en modifiant la circulation de l'eau (Nugues *et al.*, 1996 ; Hartstein & Stevens, 2005). Les sédiments sous-jacents aux activités piscicoles (Ye *et al.*, 1991 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006), ostréicoles (Sornin *et al.*, 1983 ; Feuillet-Girard *et al.*, 1988 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Mallet *et al.*, 2006) et mytilicoles (Grant *et al.*, 1995 ; Ragnarsson & Raffaelli, 1999 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004 ; Hartstein & Stevens, 2005 ; Miron *et al.*, 2005 ; da Costa & Nalesso, 2006) sont de plus enrichis en matière organique. Sornin (1984) indique aussi que les biodépôts augmentent les teneurs en azote particulaire du sédiment. La matière organique accumulée dans les sédiments soumis à l'aquaculture se dégrade en consommant l'oxygène du milieu, provoquant des conditions hypoxiques et parfois anoxiques (Sornin *et al.*, 1983 ; Schafer *et al.*, 1995 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Kaiser, 2001 ; Gray *et al.*, 2002 ; Pereira *et al.*, 2004). Ces conditions hypoxiques favorisent la production d'ammonium et de sulfures, toxiques pour le vivant (Lerat *et al.*, 1985 ; Feuillet-Girard *et al.*, 1988 ; Kristensen *et al.*, 2000 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004 ; Kir *et al.*, 2004 ; Hyland *et al.*, 2005). La turbidité engendrée par la production de biodépôts limite la pénétration de la lumière et ainsi la production phytoplanctonique (Ravail-Legrand, 1993), la production primaire dans les pertuis charentais étant caractérisée par une intense production microphytobenthique (Cariou-Le Gall, 1995 ; Guarini, 1998 ; Blanchard *et al.*, 2001). Les sédiments sous-jacents aux cultures marines sont aussi riches en chlorophylle *a* et en phéopigments (Sornin *et al.*, 1983 ; Nugues *et al.*, 1996 ;

Cognié & Barillé, 1999 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Mirto *et al.*, 2000 ; Hayakawa *et al.*, 2001 ; Méléder *et al.*, 2003 ; Méléder *et al.*, 2005).

1.2. La faune benthique

1.2.1. La macrofaune

La succession des cortèges faunistiques dans le temps caractérise un état plus ou moins dégradé d'un milieu selon le modèle décrit par Pearson & Rosenberg (1978). La composition et la structure des peuplements de la macrofaune des sédiments sont utilisées pour caractériser les conditions du milieu et caractériser d'éventuels impacts sur le benthos (Hily, 1984 ; Borja *et al.*, 2000 ; Grall & Glémarec, 2003). Les groupes taxonomiques sont ainsi plus ou moins sensibles à la pollution organique et il est possible d'établir un classement des espèces en groupes écologiques suivant leur sensibilité à la teneur en matière organique. Les amphipodes et les cumacés sont ainsi sensibles aux sources de pollution et d'enrichissement en matière organique dans les sédiments (Gesteira & Dauvin, 2000 ; Pohle *et al.*, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Dauvin & Ruellet, 2007) alors que les polychètes comme les *Cirratulidae*, les *Capitellidae* et les *Spionidae* comportent des espèces opportunistes caractéristiques d'un milieu enrichi en matière organique (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Hily *et al.*, 1986 ; Ros & Cardell, 1991 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Rosenberg, 2001 ; Samuelson, 2001 ; Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Sanz-Lazaro & Marin, sous presse). Ces espèces sont d'ailleurs observées dans les sédiments des zones aquacoles soumises à l'élevage de poissons (Drake & Arias, 1997 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006), de moules (Sauriau *et al.*, 1989 ; Chamberlain *et al.*, 2001 ; Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Hartstein & Rowden, 2004) et d'huîtres (Nugues *et al.*, 1996 ; De Grave *et al.*, 1998 ;

Mallet *et al.*, 2006). Les biodépôts issus de l'aquaculture perturbent ainsi les communautés benthiques en modifiant le milieu sédimentaire (Ritz *et al.*, 1989 ; Weston, 1990), diminuant la richesse spécifique et la répartition des espèces (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1998). La modification de la composition granulométrique change aussi la structure des assemblages de la macrofaune (Hily, 1976). Ainsi, dans les sédiments soumis aux rejets de l'aquaculture, les espèces caractéristiques des sédiments fins sont favorisées. Les hypoxies temporaires observées dans ces milieux provoquent la disparition de la macrofaune (Rosenberg, 2001 ; Gray *et al.*, 2002 ; Laudien *et al.*, 2002 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004). La présence de sulfures toxiques dans les sédiments intertidaux est aussi un facteur limitant pour la macrofaune (Hily *et al.*, 1986 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004).

1.2.2. Les foraminifères

Depuis de nombreuses années, les foraminifères benthiques sont aussi utilisés comme des bio-indicateurs pour établir la qualité écologique des écosystèmes pollués ou non-pollués (Debenay, 1990 ; Alve, 1995b ; Collins *et al.*, 1995 ; Culver & Buzas, 1995 ; Hayward *et al.*, 1996 ; Blais-Stevens & Patterson, 1998 ; Debenay *et al.*, 2000 ; Scott *et al.*, 2001 ; Ernst *et al.*, 2002 ; Alve, 2003 ; Buzas-Stephens *et al.*, 2003 ; Hallock *et al.*, 2003 ; Scott *et al.*, 2005 ; Burone *et al.*, 2006 ; Albani *et al.*, sous presse). Outre des diminutions de richesse spécifique et d'abondance, la pollution peut aussi être la cause de malformation du test des foraminifères (Alve, 1991 ; Yanko *et al.*, 1994 ; Geslin *et al.*, 1998). La réponse des foraminifères peut être utilisée pour caractériser un gradient environnemental comme la teneur en oxygène du milieu (Bernhard, 1989 ; Alve, 1990 ; Moodley & Hess, 1992 ; Alve, 1995a ; Jorissen *et al.*, 1995 ; Moodley *et al.*, 1998 ; Alve, 1999 ; Bernhard & Bowser, 1999 ; den Dulk *et al.*, 2000 ; Gross, 2000 ; Patterson *et al.*, 2000 ; Schönfeld, 2001 ; Fontanier *et al.*, 2002 ; Alve, 2003 ; Ernst & van der Zwaan, 2004 ; Filipsson & Nordberg, 2004 ; Geslin *et al.*, 2004 ; Ernst *et al.*, 2005),

le pH (Le Cadre *et al.*, 2003), la salinité (de Rijk, 1995), le confinement (Debenay & Luan, sous presse), le niveau hypsométrique (Armynot du Chatelet *et al.*, 2005 ; Woodroffe *et al.*, 2005 ; Horton & Edwards, 2006 ; Horton & Murray, sous presse) et les conditions estuariennes (Debenay *et al.*, 2006). La réponse fonctionnelle des foraminifères à des modifications soudaines est ainsi utilisée comme indicateur d'un gradient d'enrichissement en matière organique (Seiglie, 1968) et comme indicateur de pollution par les métaux lourds (Sharifi *et al.*, 1991 ; Yanko *et al.*, 1994 ; Coccioni, 2000 ; Samir, 2000 ; Debenay *et al.*, 2001 ; Armynot du Chatelet, 2003 ; Armynot du Châtelet *et al.*, 2004 ; Bergin *et al.*, 2006 ; Ferraro *et al.*, 2006), par le pétrole (Morvan *et al.*, 2004 ; Ernst *et al.*, sous presse) et par des boues de forages pétroliers (Mojtahid *et al.*, sous presse). Debenay *et al.* (2005), dans leur étude dans le golfe de Kalloni, signalent que les rejets issus des cages à poissons diminuent la densité et la richesse spécifique des assemblages, comme cela est aussi le cas dans des sites aquacoles canadiens (Schafer *et al.*, 1995). Dans ces sites, les espèces opportunistes sont favorisées par les hypoxies temporaires dues à l'enrichissement en matière organique des sédiments. Angel *et al.* (2000) précisent toutefois que l'enrichissement en nutriments et en phosphore à proximité des structures piscicoles dans le golfe d'Eilat favorisent des densités élevées de foraminifères. Scott *et al.* (1995), dans leur étude comparant des assemblages de foraminifères dans des sites soumis à la pisciculture et à l'ostréiculture, montrent que l'élevage de poissons a un effet modéré sur les foraminifères alors que les cultures d'huîtres n'ont pas d'effet sur les assemblages. La mytiliculture semble aussi avoir des effets non détectables sur les assemblages de foraminifères (Grant *et al.*, 1995).

2. L'ostréiculture dans les pertuis charentais

Les pertuis charentais sont situés sur la côté atlantique française. Ils sont délimités au sud par le pertuis de Maumusson (situé au nord de l'estuaire de la Gironde) et au nord par le

pertuis d'Antioche. Ils sont composés de 4 îles du nord au sud l'île de Ré, l'île d'Aix, l'île Madame et l'île d'Oléron, l'île d'Oléron et l'île de Ré étant séparées par le pertuis d'Antioche. La zone située entre le pertuis de Maumusson, l'île d'Aix et le pertuis breton est appelée « bassin de Marennes-Oléron » (Partie Matériel et Méthodes, Fig. 1). Le bassin de Marennes-Oléron est une baie semi-fermée avec de larges vasières intertidales (Hily, 1976 ; Sauriau *et al.*, 1989 ; Sauriau, 1992) utilisées pour la culture de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) depuis les années 1970 (Gouletquer & Héral, 1997). Cette baie est le premier site européen de production de l'huître creuse avec une production annuelle de 50 000 tonnes et un stock de plus de 100 000 tonnes. L'espèce *Crassostrea gigas* a été introduite après l'épisode sévère de mortalité de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* (Lamarck) qui fut décimée par une épizootie virale (Grizel, 1989). L'ostréiculture des pertuis charentais s'étend aussi au-delà du bassin de Marennes-Oléron jusqu'aux côtes nord de l'île de Ré, caractérisées par des estrans sableux et sablo-vaseux (Faure, 1969). Les pertuis charentais sont ainsi une zone conchylicole de premier plan en France et en Europe, assurant 31 % de la production des huîtres creuses consommées en France pour une production annuelle de 62 000 tonnes. Deux types de méthodes d'élevage sont utilisés dans les pertuis charentais (Soletchnik *et al.*, 1999 ; Gouletquer & Le Moine, 2002). La technique la plus anciennement utilisée dite de « culture à plat » consiste à élever les huîtres posées directement sur le sédiment des vasières intertidales. Ce type de culture est très contraignant et nécessite un investissement physique important de la part de l'ostréiculteur. Ainsi, l'utilisation de cette technique a largement diminué au profit de celle de la « culture sur table ». Les huîtres sont disposées dans des casiers pour les juvéniles ou des poches pour les plus âgées. Ces poches et casiers sont attachés sur des tables métalliques posées sur le sédiment dans les zones intertidales. Il est envisagé d'utiliser une troisième technique dans le pertuis breton, les huîtres seraient cultivées en conditions immergées constantes, fixées sur des filières.

L'implantation d'une activité économique d'une telle envergure ne se fait pas sans poser des problèmes environnementaux. Ainsi, pour se nourrir, l'huître *Crassostrea gigas* filtre l'eau de mer et produit des déchets sous la forme de pseudo-fécès et de fécès. Ces rejets correspondent à 6 600 tonnes de sédiment sec km⁻² qui sédimentent chaque jour dans les zones cultivées (Sornin *et al.*, 1983). Ces biodépôts exhausent les sols, enrichissent en matière organique les sédiments et modifient les processus biogéochimiques.

3. Objectifs de cette étude

Pour évaluer l'impact de l'ostréiculture sur la faune des sédiments sous-jacents dans les pertuis charentais, des bio-indicateurs (macrofaune et foraminifères) ont été utilisés. Il est intéressant d'associer la macrofaune et les foraminifères, organismes sensibles aux surcharges en matière organique dans le sédiment, qui vont avoir une cinétique d'intégration des variations des conditions environnementales à des échelles de temps différentes. Les foraminifères présentent une réponse à plus court terme (Murray, 2000a) que la macrofaune, les arthropodes et les annélides connus pour être des indicateurs sur le long terme de la qualité des sédiments (Hily, 1984). Les objectifs de cette étude sont donc de caractériser l'influence de l'ostréiculture sur les processus physiques et chimiques dans les sédiments intertidaux et d'utiliser les propriétés des foraminifères pour caractériser la qualité du milieu en association avec la macrofaune. Les notions de bioindicateur sur la macrofaune sont bien connues (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Glémarec & Hily, 1981 ; Hily, 1984) avec aujourd'hui la classification des espèces au sein de groupes écologiques de polluo-sensibilités différentes (Hily *et al.*, 1986 ; Borja *et al.*, 2000 ; Grall & Glémarec, 2003) et la proposition d'indices biotiques utilisables par les gestionnaires (indice AMBI) (Borja *et al.*, 2000 ; Muxika *et al.*, 2007). Cette classification pourrait être étendue à terme aux foraminifères en utilisant l'indice

de confinement tel qu'il a pu être défini en Afrique (Debenay, 1990), et surtout adaptée en Méditerranée (Debenay *et al.*, 2005).

La présente étude propose ainsi une approche pluridisciplinaire afin de déterminer les effets de l'ostréiculture dans les pertuis charentais en cherchant à répondre à plusieurs questions 1) les modifications des processus biogéochimiques dans le sédiment induits par l'ostréiculture ont-elles des effets sur les assemblages de foraminifères vivants benthiques dans les pertuis charentais ? 2) l'activité bioturbatrice de la macrofaune permet elle d'expliquer la répartition verticale des foraminifères dans la colonne sédimentaire ? Si oui les modifications de composition faunistique de la macrofaune dues à la présence de l'ostréiculture ont-elles un effet indirect sur la bioturbation et la répartition verticale des foraminifères ? 3) dans quelle mesure le sédiment des zones ostréicoles est-il modifié par les biodépôts ? 4) quelle est la réponse de la macrofaune et des foraminifères à ces modifications ?

Pour répondre à ces questions, les études ont été conduites à trois échelles spatiales différentes : à l'échelle d'une zone restreinte ; d'un site ostréicole ; de l'ensemble des pertuis charentais.

- Les études en zone restreinte concernent les effets des modifications des processus biogéochimiques des sédiments (reminéralisation de la matière organique accumulée, production de sulfures et d'ammonium) à court terme sur les peuplements de foraminifères pendant la période de mortalité des huîtres. Cette étude était incluse dans le programme MOREST (MORTalité ESTivale de l'huître creuse *Crassostrea gigas*) qui s'attache à trouver les causes des mortalités saisonnières des huîtres dans les bassins ostréicoles du littoral français. En parallèle, les interactions entre la macrofaune et la microfaune ont été abordées à travers la caractérisation par la tomographie axiale de la répartition verticale de ces deux

taxons dans la colonne sédimentaire. Il est attendu de relier le mode de bioturbation des différents groupes fonctionnels de la macrofaune à la répartition verticale des foraminifères vivants.

- A l'échelle d'un site ostréicole, la dynamique des paramètres environnementaux, des assemblages de la macrofaune et des foraminifères vivants a été analysé selon une échelle temporelle bimensuelle très resserrée pour les foraminifères et bimestrielle pour la macrofaune. Ce suivi à long terme a permis de distinguer les modifications dans les sédiments et les assemblages dues aux variations saisonnières naturelles de celles dues à la présence des activités ostréicoles.
- A l'échelle des pertuis charentais, la typologie de la réponse fonctionnelle de la macrofaune et des foraminifères benthiques vivants aux changements sédimentaires induits par la culture de l'huître creuse *Crassostrea gigas* a été étudiée selon un pas de temps saisonnier. Il a été ainsi possible d'étendre à toute l'échelle des zones ostréicoles des pertuis charentais les conclusions issues du suivi haute fréquence.

Partie 1. Matériel et méthodes

1. Les sites d'études

Les sites d'études ont été choisis selon des critères détaillés ci-dessous, puis leurs localisations ont été précisées.

1.1. Critères de choix

Les critères de choix sont basés sur des variables environnementales et sur la présence de cultures ostréicoles connues pour modifier localement leur environnement.

Les sites ont été choisis en fonction de variables environnementales connues pour influencer la répartition de la macrofaune et des foraminifères, à savoir la salinité (e.g. Hily, 1976 ; Alve, 1995a ; de Rijk, 1995 ; van der Zwaan *et al.*, 1999), la nature du sédiment (e.g. Hily, 1976 ; Sauriau *et al.*, 1989 ; Alve & Murray, 1999) (Fig. 1) et la teneur en matière organique (e.g. Pearson & Rosenberg, 1978 ; van der Zwaan *et al.*, 1999). L'effet de la bathymétrie sur les assemblages de faune vivante est aussi connu (e.g. Hily, 1976 ; Debenay *et al.*, 2000 ; Mendes *et al.*, 2004) et a été testé sur une partie des sites. Dans les pertuis charentais, les huîtres sont cultivées selon deux modes de culture, soit sur table à 70 cm au-dessus du sédiment dans des poches en plastique posées sur des tables en fer, soit directement posées sur le sédiment (Soletchnik *et al.*, 1999 ; Gouletquer & Le Moine, 2002). *A priori*, la méthode de culture des huîtres sur table a des effets sur l'écosystème benthique plus importants que la culture à plat, l'accumulation locale des biodépôts étant plus forte sous les tables à huîtres (Sornin *et al.*, 1983 ; Kaiser, 2001). Ces deux méthodes de culture ont été suivies en tenant compte de l'hydrodynamisme local (Fig. 2), qui joue un rôle important dans la dispersion des biodépôts riches en matières organiques (pseudofécès et fécès) (Chamberlain *et al.*, 2001). En effet, les stations en amont des zones cultivées sont potentiellement peu ou pas soumises à l'impact des biodépôts contrairement à celles situées à l'intérieur et en aval.

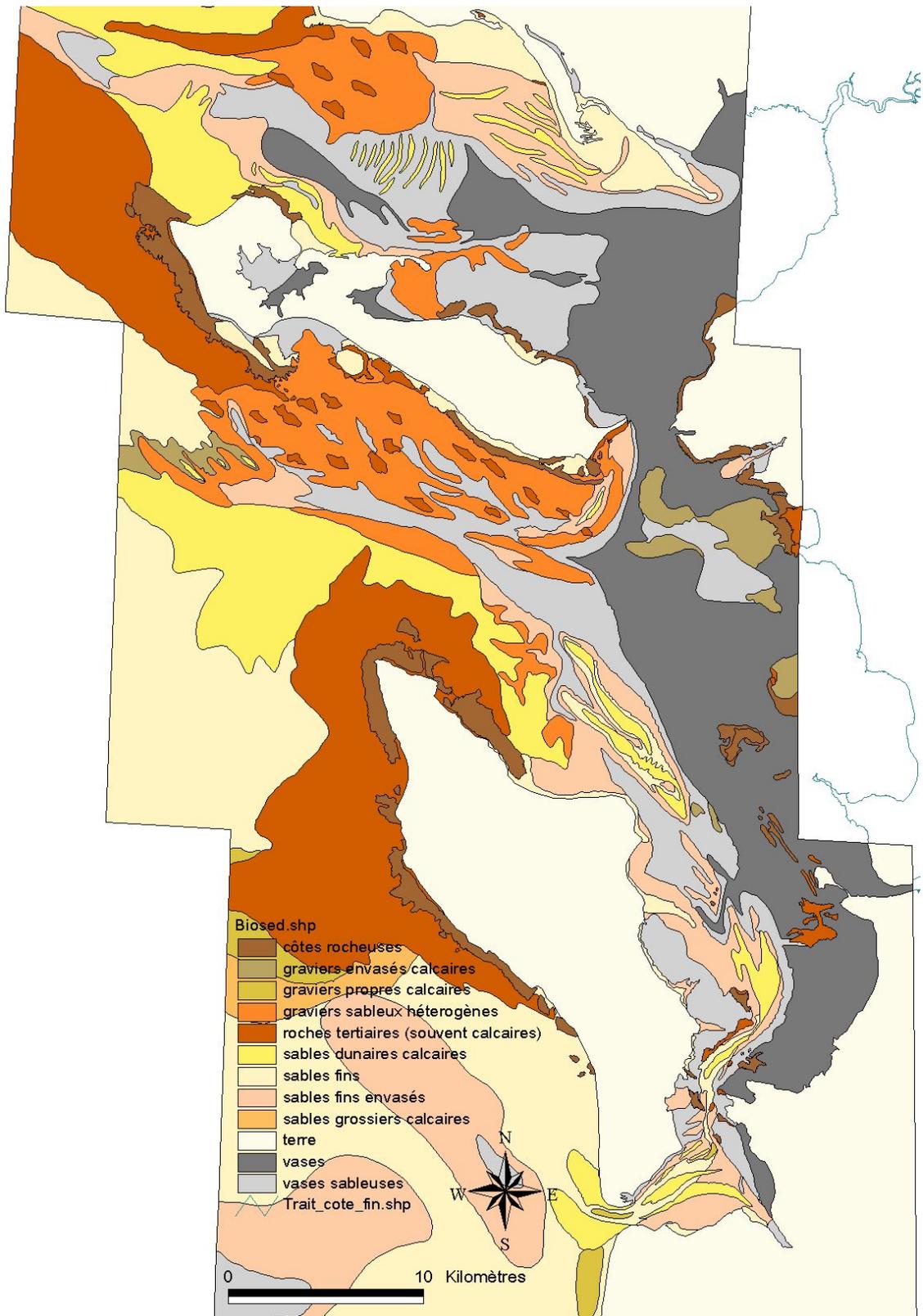


Figure 1 : Types sédimentaires observés dans les pertuis charentais (d'après Hily, 1976 corrigé par Sauriau, 1992)

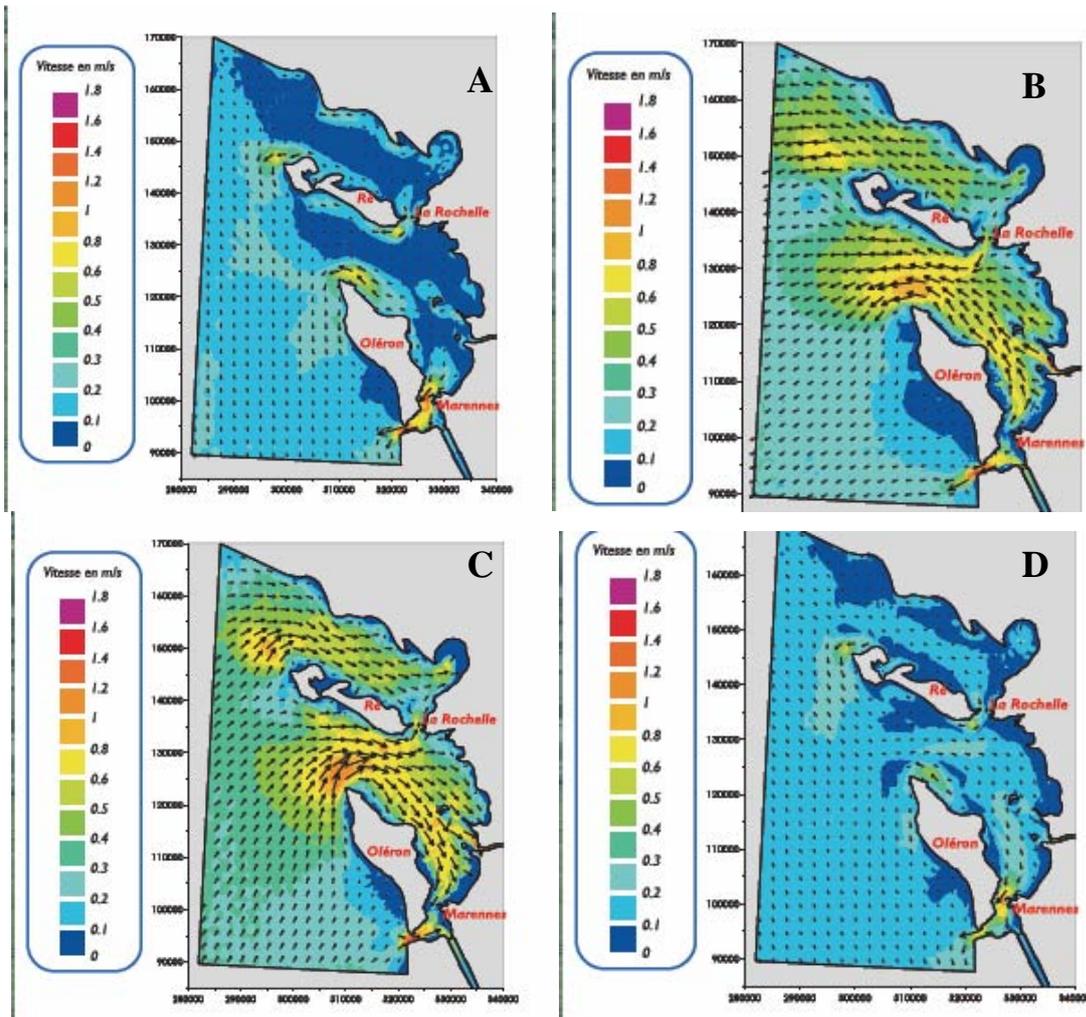


Figure 2 : Modélisation des courants de marées dans les pertuis charentais lors des marées de vives-eau (coefficient de 95) à basse mer (BM) -6 heures (A), BM -2h (B), BM +2h (C), BM +6h (D) (BM au Chapus près de Marennes) (source : CREOCEAN)

Pour évaluer les effets de l'ostréiculture dans les pertuis charentais, il fallait disposer de sites avec des conditions différentes pour mesurer les effets des variables environnementales sur les assemblages de foraminifères et de la macrofaune. Au total, 8 sites (Esnandes, Rivedoux, Fouras-Charente, Fouras-Yves, Bellevue, Les Traires, Daire et Ronce-Perquis) ont été choisis dans les pertuis charentais (Fig. 3).

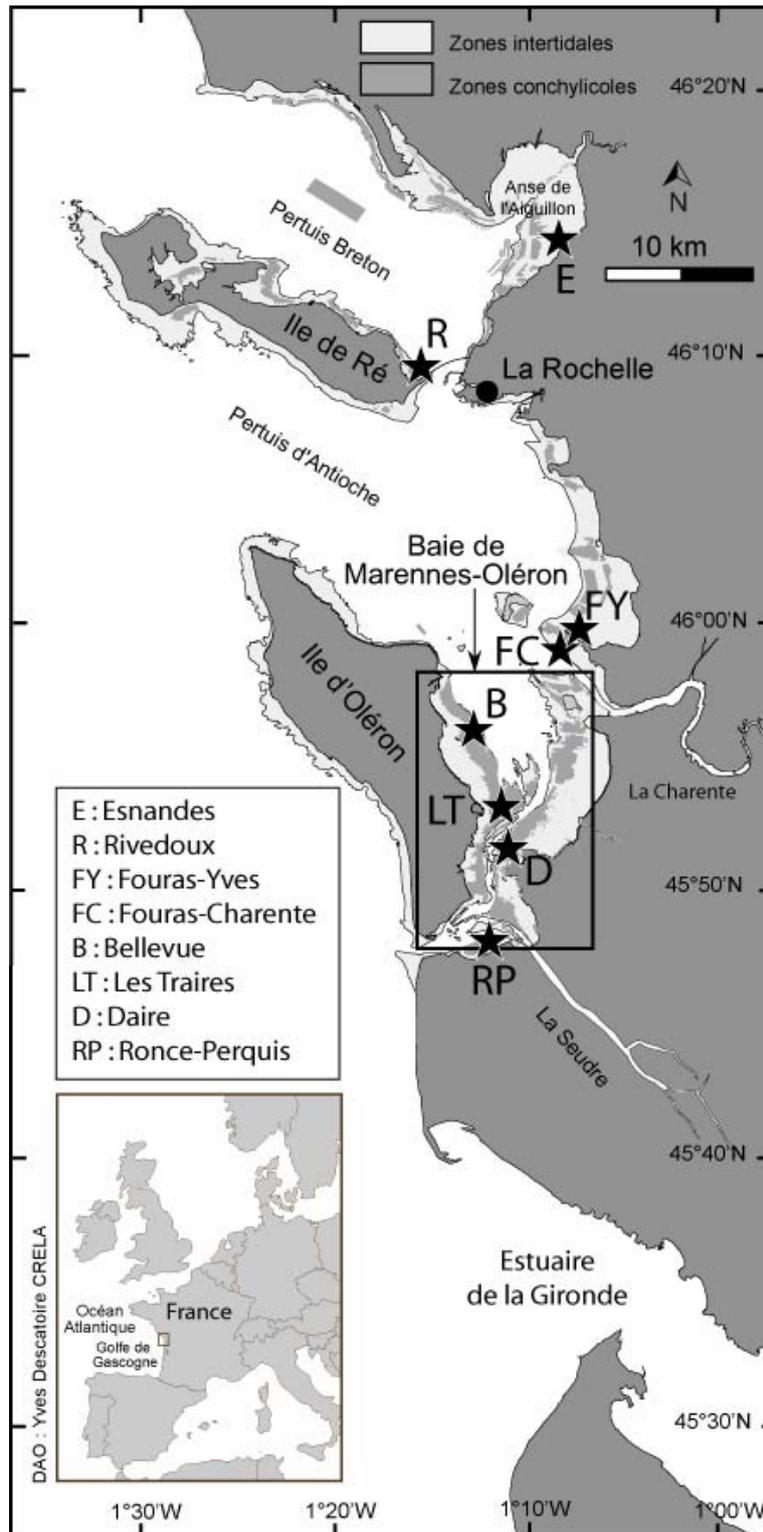


Figure 3 : Sites d'études choisis dans les pertuis charentais

- Le site d'Eslandes (E) dans l'Anse de l'Aiguillon est une zone de sédiments fins sans culture conchylicole. Bien que ce site soit situé dans une zone de sédimentation intense, l'hydrodynamisme local peut provoquer en hiver des épisodes marqués d'instabilité du sédiment (Verger, 2005).
- Le site de Rivedoux (R) (Fig. 4), en forme de croissant de lune orienté sud est - nord ouest, se situe dans la partie est de l'île de Ré. C'est un site ostréicole en activité avec des tables à huîtres utilisées ou à l'abandon. L'action combinée des courants, des houles et des tables à huîtres permet de distinguer deux zones à Rivedoux. Au sud est, une zone où les courants sont plus forts avec des sédiments plus grossiers indique un vannage des sédiments par le courant et les houles. Au nord ouest, une zone avec des courants plus faibles où s'accumule les sédiments fins (Faure, 1969). La présence des tables à huîtres réduit l'hydrodynamisme dans la partie nord ouest de la plage et favorise la rétention des sédiments fins ($< 50 \mu\text{m}$) (Faure, 1969). Un herbier de *Zostera noltii* Hornemann s'étend sur les sables vaseux du médio-littoral moyen depuis la zone de résurgence jusqu'aux parcs ostréicoles.



Figure 4 : Photo satellite du site ostréicole de Rivedoux

- Le site de Fouras-Yves (FY) est situé sur la partie nord de la pointe de la Fumée (Fig. 5). Il est de fait proche de la baie d'Yves soumise à la culture de moules sur bouchots. Les deux types de cultures d'huîtres, sur table et à plat, sont présents sur ce site.
- Le site de Fouras-Charente (FC) est situé sur la partie sud de la pointe rocheuse de la Fumée à Fouras (Fig. 5). Il est soumis au panache de dessalure et de turbidité de la Charente. Les apports du fleuve contribuent à 90 % à l'apport de nutriment dans les eaux côtières. Les irrigations des cultures agricoles dans le bassin versant ont sensiblement augmenté pendant les vingt dernières années passant de 1000 à 3000 m³ par hectare alors que le débit du fleuve a diminué significativement pendant les périodes estivales, passant de 16 m³ pendant les années 1980 à 6 m³ pendant les années 1990, et même jusqu'à un débit nul durant les années de sécheresse, réduisant les apports en nutriment vers les eaux côtières (Gouletquer & Le Moine, 2002). Les huîtres du site de « Fouras-Charente » sont cultivées sur tables.

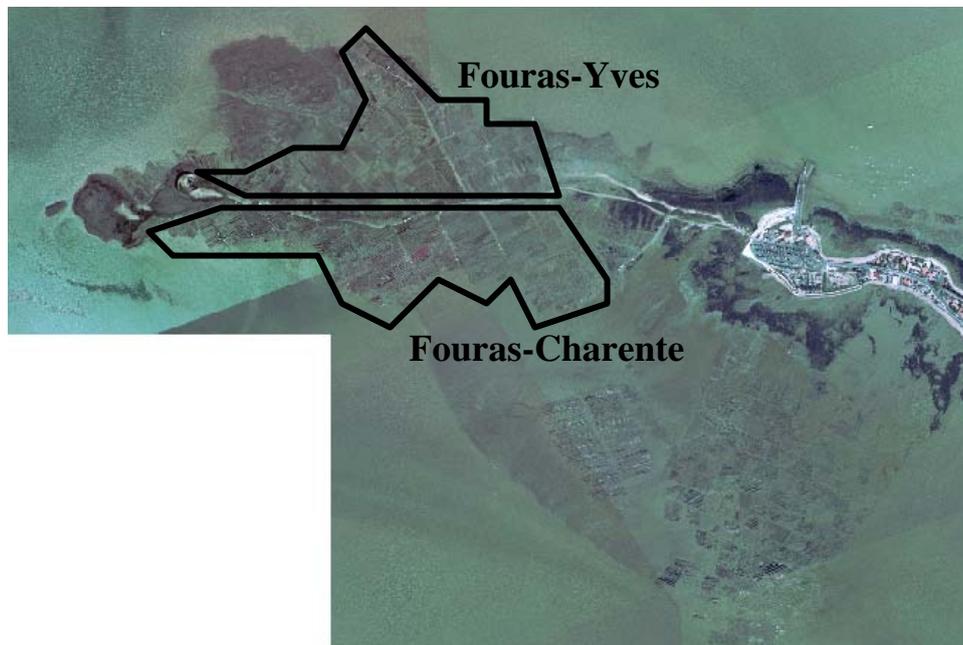


Figure 5 : Photo satellite du site ostréicole de Fouras

- Le site de Bellevue (B) se situe sur la côte est de l'île d'Oléron dans la baie de Marennes-Oléron (Fig. 6). C'est celui qui est le plus soumis à l'influence océanique avec des eaux plus salées et moins riches en matières organiques, et à des remaniements sédimentaires par les houles du large. La culture des huîtres s'y fait sur tables. Une zone de culture de moules sur bouchots est présente à l'aval des tables ostréicoles.



Figure 6 : Photo satellite du site ostréicole de Bellevue

- Le site de Les Traires (LT) est situé dans une zone d'élevage à plat, sur la côte est de l'île d'Oléron dans la baie de Marennes-Oléron (Fig. 7). Il est situé au centre de la baie et bénéficie aussi des apports océaniques en provenance du pertuis d'Antioche.



Figure 7 : Photo satellite du site ostréicole de Les Traires

- Le site de Daire (D) est le plus à l'est dans la baie de Marennes-Oléron (Fig. 8). Il est situé à proximité des vasières continentales et subit un apport conséquent de vases enrichies en matière organique. La présence proche de l'estuaire de la Seudre n'a pas d'effet sur la salinité des eaux car le débit de ce fleuve est très faible. Les huîtres y sont élevées sur tables.



Figure 8 : Photo satellite du site ostréicole de Daire

- Le site de « Ronce-Perquis » (RP) a été choisi en collaboration avec le Laboratoire Environnement Ressource des Pertuis Charentais (LERPC) qui y dispose d'une concession dont l'accès est facile et rapide par bateau. L'ostréiculture sur table y est pratiquée intensément (Soletchnik *et al.*, 1999). C'est le site qui est situé le plus au sud de la baie de Marennes-Oléron.

1.2. Stations échantillonnées et études menées

Au cours de la période 2004 et 2005, les études ont été menées à trois échelles différentes : à l'échelle d'une table ostréicole (micro-échelle), à l'échelle d'un site ostréicole

(méso-échelle) et à l'échelle des pertuis charentais (macro-échelle). Dans les trois cas, un suivi dans le temps a été associé à une étude de distribution spatiale.

1.2.1. Micro-échelle : une table ostréicole

Effet d'un changement saisonnier des conditions environnementales sur la faune benthique

Depuis les années 1980, des mortalités d'huîtres *Crassostrea gigas* cultivées ont été signalées pendant la fin du printemps et de l'été chaque année dans la majorité des sites ostréicoles français (Maurer *et al.*, 1986 ; Costil *et al.*, 2005 ; Dégremont *et al.*, 2005 ; Soletchnik *et al.*, 2005). Des mortalités plus fortes ont été signalées pour les huîtres cultivées directement sur le sédiment en comparaison de celles cultivées sur tables (Soletchnik *et al.*, 1999). L'hypothèse d'une implication du sédiment dans ces mortalités *via* le relargage de substances toxiques vers la colonne d'eau a alors été formulée (Soletchnik *et al.*, 1999 ; Soletchnik *et al.*, 2005 ; Gagnaire *et al.*, 2006).

La dynamique des processus biogéochimiques dans la colonne sédimentaire sur une période courte d'avril à août 2004 et de leurs effets sur les assemblages de foraminifères benthiques vivants (Tableau 1) a été suivie sur le site de « Ronce-Perquis » (RP) (Fig. 9). La mortalité des huîtres *Crassostrea gigas* a été suivie pendant cette même période ainsi que la dynamique des assemblages de foraminifères benthiques vivants dans la colonne sédimentaire de 0 à 8 cm de profondeur (Tableau 1).

Ce travail a été réalisé en collaboration avec Patrick Soletchnik, Pascale Malestroit, Frédéric Blouin et Jean-Luc Seugnet du laboratoire Ifremer de La Tremblade et Joël Knoery du laboratoire Ifremer de Nantes dans le cadre du programme national MOREST (MORTalité ESTivale de l'huître creuse *Crassostrea gigas*) de l'Ifremer.

Tableau 1 : Mesure des variables hydro-sédimentaires et caractérisation des mortalités de *Crassostrea gigas* et des assemblages de foraminifères benthiques vivants à Ronce-Perquis d'avril à août 2004

	Variables mesurées	Position des mesures	Pas de temps
Colonne d'eau	Salinité, Température, Turbidité, Oxygène dissous	15 cm au dessus du sédiment	en continu
Colonne sédimentaire	Température	interface eau-sédiment et 15 cm de profondeur	en continu
	Chl <i>a</i> , Phéopigments, Carbone organique particulaire, Azote organique particulaire, C/N, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, H_2S et NH_4^+	couche 0-1 et 1-2 cm	22 et 26/04/04, 6 et 25/05/04, 9, 14, 22 et 30/06/04, 4/08/04
	pH et Eh	0 à 10 cm 1 cm et 4 cm	6 et 25/05/04, 9, 14, 22 et 30/06/04, 4/08/04 22/04/04, 25/05/04, 9 et 22/06/04, 4/08/04
Faune vivante	<i>Crassostrea gigas</i>	Culture sur table et culture à plat	22 et 26/04/04, 6 et 25/05/04, 9, 14, 22 et 30/06/04, 4/08/04
	Foraminifères	Carottage : 0-0,5, 0,5-1, 1-3, 3-5 et 5-8 cm et prélèvements de la couche 0-0,5 cm autour de la carotte	22/04/04, 25/05/04, 9 et 22/06/04, 4/08/04



Figure 9 : Site de Ronce-Perquis dans la baie de Marennes-Oléron

Répartition verticale de l'endofaune : macrofaune et foraminifères vivants

La répartition verticale, dans le sédiment, des structures biogènes et de la faune endogée a été mise en évidence afin de caractériser les effets de la bioturbation de la macrofaune sur la répartition verticale des foraminifères vivants. La bioturbation permet une oxygénation plus importante du sédiment grâce au remaniement effectué par la macrofaune et la méiofaune et par la circulation d'eau dans les terriers. L'activité bioturbatrice de la macrofaune crée des micro-habitats dans la colonne sédimentaire, sorte d'oasis alimentée en oxygène et en nutriment par les terriers (Mermillod-Blondin *et al.*, 2004). L'hypothèse est que ces structures expliquent l'établissement de foraminifères vivants au-delà de la couche sédimentaire oxygénée de surface. Une nouvelle technique non destructrice décrite par Crémer *et al.* (2000), la tomodynamométrie axiale ou CAT-scan, a été utilisée (voir détails de la méthode Partie Matériel et méthodes section 2.5). Des carottes de sédiment ont été analysées au tomodynamomètre axial puis ensuite découpées suivant la profondeur pour

valider la présence d'espèces vivantes de la macrofaune et la répartition verticale des foraminifères vivants.

Les sites d'Esnandes et de Rivedoux ont été choisis pour cette étude. La station R4, sous les tables à huîtres de Rivedoux et la station E d'Esnandes, non soumise aux effets de l'ostréiculture, ont été échantillonnées le 28 et 29 octobre 2004 et analysées le 30 octobre 2004 au CAT-Scan (Tableau 2).

Ce travail a été réalisé en collaboration avec le Pr Benoit Dupas, chef du service de radiologie du Centre Hospitalier Universitaire de Nantes, le Dr Florian Mermillod-Blondin du laboratoire d'écologie des hydrosystèmes fluviaux de Lyon (UMR5023 CNRS-Université Lyon I LEHF), le Dr Sabine Schmidt du laboratoire d'environnement et de paléoenvironnements océaniques de Bordeaux (UMR5805 CNRS-Université Bordeaux 1 EPOC) et le Dr Jean-Claude Amiard du laboratoire SMAB (EA2160), service d'écotoxicologie de l'Université de Nantes dans le cadre du Programme National d'Environnement Côtier chantier « Baie Atlantique » (PNEC Littoral Atlantique).

Tableau 2 : Mesure des variables hydro-sédimentaires et caractérisation de la répartition verticale de la macrofaune et des foraminifères vivants dans la colonne sédimentaire des stations R4 à Rivedoux et E à Esnandes le 28 et le 29 octobre 2004 respectivement.

	Variables mesurées	Position des mesures
Colonne d'eau	Salinité, température	dans la colonne d'eau
Paramètres sédimentaires	Chl a, Phéopigments, Carbone organique particulaire, Azote organique particulaire, C/N, $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ Température, pH et Eh Taux de bioturbation : $^{234}Th_{xs}$, ^{7}Be et $^{210}Pb_{xs}$	couche 0-1 cm 1 et 4 cm de profondeur 0-6 cm de profondeur
Faune vivante	Macrofaune Foraminifères	Trois carottes de 30 cm de profondeur dont une analysée au CAT-Scan Carotte scannée de 0-30 cm et prélèvements de la couche 0-0,5 cm

1.2.2. Méso-échelle : un site ostréicole

Le site de Rivedoux dans l'île de Ré (Fig. 10) a été choisi pour le suivi des paramètres sédimentaires, des assemblages vivants de foraminifères benthiques et de la macrofaune benthique sous l'influence de l'ostréiculture du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (Tableau 3). Les foraminifères vivants ont été suivis tous les quinze jours pendant deux ans afin de caractériser précisément les variations d'effectifs mensuelles, saisonnières, annuelles et interannuelles sous l'influence de l'ostréiculture. La macrofaune a été suivie tous les deux mois. La situation du site de Rivedoux proche du laboratoire et facile d'accès, en fait un site privilégié pour un suivi bimensuel (Fig. 10). Il faut en effet remarquer que de par la quantité de travail que cela représente, il existe peu de suivis avec un pas de temps resserré des assemblages de foraminifères benthiques vivants sur une longue période (Morvan *et al.*, 2006).

Cinq stations ont été mises en place sur ce site selon un transect sud est- nord ouest parallèle au courant de flot intégrant des zones cultivées, non cultivées et à l'abandon (Fig. 10). L'hydrodynamisme du site favorise un transport des biodépôts riches en matières organiques depuis les concessions les plus au Sud-est vers celles les plus au Nord-ouest. La station R1 se situe à l'extérieur des parcs ostréicoles, et ne subit donc pas l'influence des cultures de *Crassostrea gigas*. Elle est notre station de référence pour les effets de l'ostréiculture. Les stations R2, R3 et R4 sont dans les parcs ostréicoles, et la station R5 se situe 200 mètres environ en aval du site ostréicole de Rivedoux (Fig. 10). Par le mouvement des masses d'eau, la station R5 peut être soumise à l'apport de fécès ou de pseudofécès issus des cultures (SHOM, 2001).

Le travail de terrain a bénéficié de l'aide de Françoise Mornet, Nathalie Malet, Carole Escaravage, Christine Couturier, Didier Leguay, Philippe Pineau, Pierre-Guy Sauriau, Jean-Pierre Debenay et Julien Bernard.



Figure 10 : Stations du site de Rivedoux

Tableau 3 : Mesure des variables hydro-sédimentaires et caractérisation de la macrofaune et des foraminifères vivants sur le site ostréicole de Rivedoux dans l'île de Ré du 6 février 2004 au 3 novembre 2005

	Variables mesurées	Position des mesures	Pas de temps
Colonne d'eau	Salinité, température	dans la colonne d'eau	bimensuel
Paramètres sédimentaires	Chl a, Phéopigments, Carbone organique particulaire, Azote organique particulaire, C/N, $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ Température, pH et Eh Granulométrie	cm	bimensuel
		1 et 4 cm	bimensuel février 2004
Faune vivante	Macrofaune	0-25 cm	bimestriel
	Foraminifères	prélèvements de la couche 0-0,5 cm	bimensuel

1.2.3. Macro-échelle : les Pertuis Charentais

Les variables environnementales des sites de Rivedoux, Fouras-Yves, Fouras-Charente, Bellevue, Les Traires et Daire ont été suivies une fois par saison pendant l'année 2004 en même temps que les assemblages de macrofaune benthique et de foraminifères benthiques vivants (Tableau 4). Ce suivi a permis d'avoir une vision à grande échelle des effets de l'ostréiculture dans divers sites des pertuis charentais aux caractéristiques hydro-sédimentaires différentes.

Pour chacun des sites de Bellevue (Fig. 11a), Daire (Fig. 11b) et Les Traires (Fig. 11c), deux stations ont été échantillonnées : une sous les tables ostréicoles en activité ou dans un parc ostréicole pour la culture à plat et une dans l'allée entre ces tables ou dans une zone sans culture (Fig. 11) afin de disposer d'un témoin local des effets des biodépôts.

Pour les sites de Fouras-Yves (Fig. 12a) et Fouras-Charente (Fig. 12b) (6 stations chacun), les prélèvements ont été effectués en haut, au milieu et en bas d'estran pour déterminer les effets combinés du niveau bathymétrique et de l'ostréiculture (Fig. 12). De la même façon que pour les trois premiers sites, les prélèvements ont été faits à la fois directement sous les tables et dans l'allée entre ces tables. Une 7^{ème} station avec des cultures d'huîtres à plat a été échantillonnée à Fouras-Yves (FYP).

Le travail de terrain a bénéficié de l'aide de Lucette Joassard, Françoise Mornet, Didier Leguay, Philippe Pineau et Pierre-Guy Sauriau.

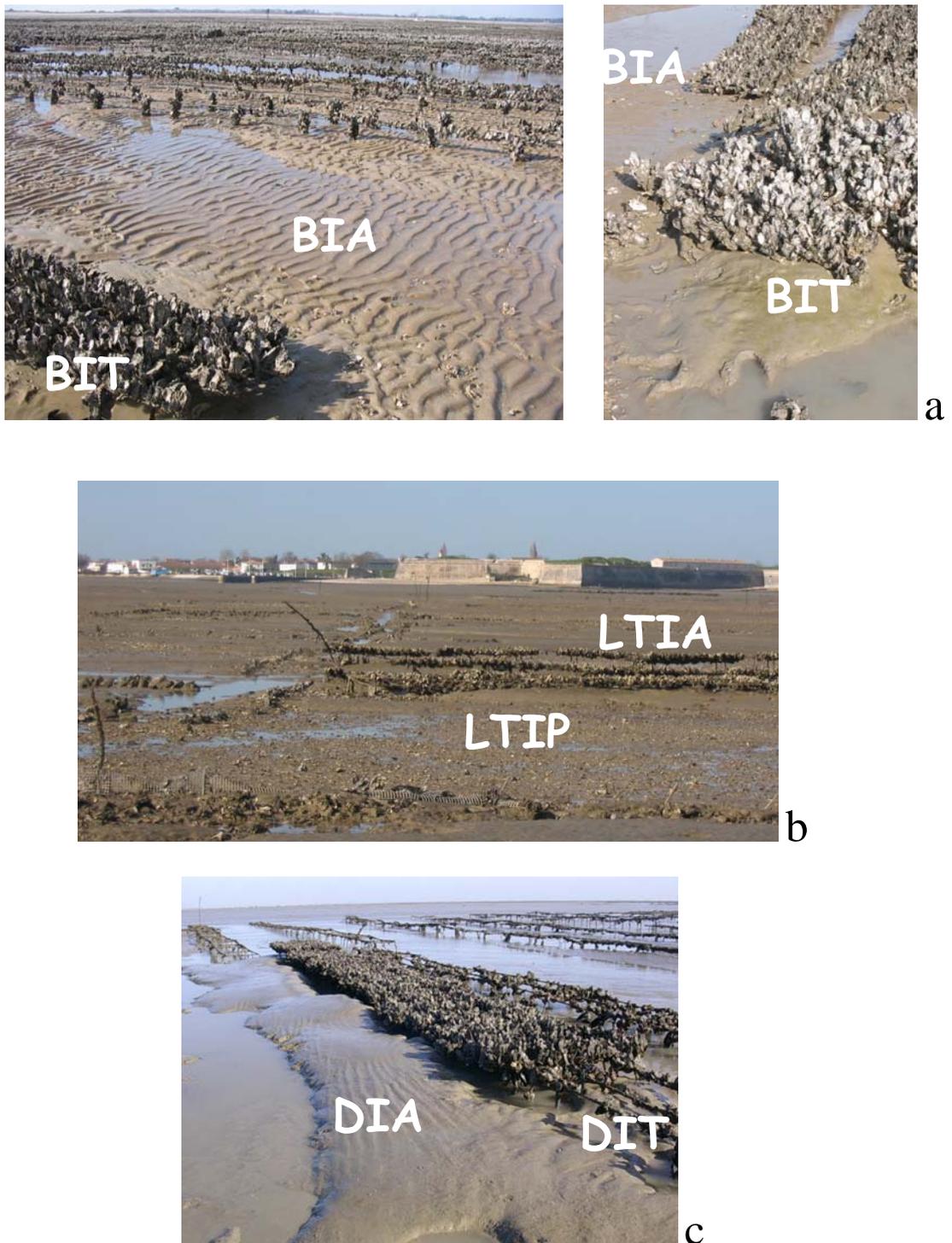


Figure 11 : Stations des sites de Bellevue (a), Les Traires (b) et Daire (c) dans la baie de Marennes-Oléron. La station directement sous les tables ou dans la zone de culture des huîtres à plat est notée par les initiales des sites. (code : Initiale du site / niveau hypsométrique médiolittoral supérieur : S moyen : M et I : inférieur / type de culture table : T plat : P allée : A)



Figure 12 : Stations des sites de Fouras-Yves (a), et Fouras-Charente (b) à la pointe de la Fumée à Fouras. La station directement sous les tables ou dans la zone de culture des huîtres à plat est notée par les initiales des sites. (code : Initiale du site / niveau hypsométrique médiolittoral supérieur : S moyen : M et I : inférieur / type de culture table : T plat : P allée : A, par exemple, la station sous la table à Fouras-Charente au plus haut niveau de l'estran est notée FCST alors que celle dans l'allée est notée FCSA).

Tableau 4 : Mesure des variables hydro-sédimentaires, et caractérisation de la macrofaune et des foraminifères vivants sur divers sites ostréicoles des pertuis charentais durant les mois de mars, juin, septembre et décembre de l'année 2004

	Variables mesurées	Position des mesures
Colonne d'eau	Salinité, température	dans la colonne d'eau
Paramètres sédimentaires	Chl a, Phéopigments, Carbone organique particulaire, Azote organique particulaire, C/N, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ Température, pH et Eh Granulométrie	0-1 cm 1 et 4 cm de profondeur mars 2004
Faune vivante	Macrofaune Foraminifères benthiques	0-25 cm prélèvements de la couche 0-0,5 cm

2. Paramètres environnementaux

Les techniques d'échantillonnage et de mesures pour les paramètres environnementaux utilisées sont décrites ci-après.

2.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment

2.1.1. Salinité, température, pH et potentiel d'oxydoréduction

Un échantillon d'eau de mer a été prélevé lors de chaque sortie et sa salinité et sa température ont été déterminées à l'aide d'un salinomètre.

A l'aide d'une sonde cyberscan pH 300 series de EUTECH instruments, la température (°C), le pH et le potentiel d'oxydoréduction (en mV) ont été mesurés *in situ* dans le sédiment à 1 cm et 4 cm de profondeur pour chaque point de prélèvement (Fig. 13). Un carottier pré-troué à 1 cm et 4 cm a été utilisé pour effectuer le prélèvement de sédiment et mesurer immédiatement les valeurs de pH et Eh de l'eau interstitielle.



Figure 13 : Mesure *in situ* de la température, du pH et du Eh dans le sédiment

2.1.2. Hydrologie

Une sonde multi paramètre YSI, placée à l'endroit où ont été réalisés les prélèvements, a mesuré en continu la température, la salinité, le pH, le pourcentage d'oxygène dissous dans l'eau de mer et la turbidité (en NTU) à +15 cm au-dessus du sédiment.

Deux autres sondes de température (StowAway Tidbit, ONSET) ont été installées, l'une à l'interface eau-sédiment et l'autre à 15 cm de profondeur dans le sédiment. Elles ont mesuré la température toutes les 10 minutes pendant toute la durée de la période d'étude.

Ce travail a été réalisé en collaboration avec Frédéric Blouin et le Dr Patrick Soletchnik du Laboratoire Environnement et Ressources Poitou-Charentes (LERPC) Ifremer de La Tremblade (Charente-Maritime).

2.1.3. Sulfures et azote ammoniacal

Des carottes de 20 cm de profondeur et de 73 mm diamètre ont été prélevées dans la zone ostréicole en bordure des tables à huîtres, sans perturber la structure du sédiment, en vue du dosage de l'azote ammoniacal (NH_4^+ et NH_3) et des sulfures (H_2S) dans l'eau interstitielle (Fig. 14).

L'eau interstitielle a été extraite aux profondeurs voulues au laboratoire (0,5 cm, 1,5 cm, 3,5 cm, 5,5 cm et 10 cm) à l'aide de rhizons RISS (Rhizon *In Situ* Samplers) (décrit dans Seeberg-Elverfeldt *et al.*, 2005) (Fig. 15). Pour cela, des trous espacés de 1 cm ont été préalablement faits dans le carottier. Un maximum de 2 ml d'eau interstitielle a été récupéré avec des seringues fixées à l'extrémité des rhizons par des valves à trois ouvertures (Fig. 15). Une fois l'extraction complète, quelques ml d'eau interstitielle, récupérés dans les seringues, ont été versés dans un tube en polyéthylène en vue du dosage immédiat de l'azote ammoniacal et des sulfures. Les rhizons RISS permettent une extraction de l'eau sans aucun contact avec l'air atmosphérique, évitant ainsi une oxydation des sulfures et de l'azote ammoniacal. L'azote ammoniacal et les sulfures totaux provenant de l'eau interstitielle ont été dosés en suivant le protocole analytique décrit dans les kits Merck (Merck Ammonium ref 1.14752 et Merck Sulfide ref 1.14779). La méthode est basée sur les réactions du bleu de méthylène (Cline, 1969) et de l'indophénol (Solorzano, 1969). La quantité de réactifs utilisée

pour chaque analyse a été adaptée au volume de l'échantillon. Les solutions étalons ont été préparées à partir d'un échantillon d'eau de mer identique à l'échantillon mais avec des concentrations nulles en ammonium et en sulfures afin d'éviter toutes interférences dans les réactions chimiques impliquées. Les dosages des sulfures ont été faits avec de l'eau interstitielle brute alors que les dosages d'ammonium ont été faits après dilution avec de l'eau ultrapure avant l'analyse. La précision de l'analyse est estimée à 10 %. Les réactifs introduits provoquent une coloration de l'eau interstitielle, le dosage s'effectuant par spectrophotométrie par comparaison avec les solutions étalons (Fig. 16).

L'ensemble des analyses a été réalisé en collaboration avec Pascale Malestroit du laboratoire Ifremer LERPC de La Tremblade (Charente-Maritime) et le Dr Joël Knoery du centre Ifremer de Nantes (Loire-Atlantique), département biogéochimie et écotoxicologie.



Figure 14 : Carottier utilisée pour le prélèvement du sédiment pour le dosage de l'azote ammoniacal (NH_4^+ et NH_3) et des sulfures (H_2S) dans l'eau interstitielle



Figure 15 : Extraction de l'eau interstitielle à l'aide de rhizons



Figure 16 : Solutions étalons pour le dosage de l'azote ammoniacal

2.2. Granulométrie

Pour chaque site d'étude, du sédiment a été prélevé en début de chaque suivi afin d'en déterminer les caractéristiques granulométriques. Le sédiment a été homogénéisé au laboratoire et un aliquote a été prélevé en vue de son analyse. Un granulomètre laser Malvern de type Mastersizer, avec un spectre analysant des grains de 0 à 600 μm , a été utilisé (Fig. 17).

Les variables suivantes permettent de décrire la granulométrie des sédiments (Folk & Ward, 1957) (Annexe 1) :

(1) taille moyenne des grains (moyenne) : c'est un paramètre de centralité, il est d'autant plus représentatif de l'échantillon que la courbe des fréquences séparées se rapproche du modèle gaussien. Il donne une idée très globale de la texture de l'échantillon.

(2) distribution des grains autour de la taille moyenne (sorting index ou indice de classement) : c'est un indice de tri, en comparant les parts moyennes et extrêmes d'un échantillon, la dispersion des tailles de grains par rapport à la moyenne de l'échantillon est déduite.

$0 < \sigma_i < 0,50$: très bien classé

$0,60 < \sigma_i < 1,0$: bien classé

$\sigma_i > 1,0$: mal classé

(3) la symétrie de la distribution (skewness ou indice de symétrie) : cet indice exprime l'asymétrie de la courbe des fréquences séparées par rapport à une distribution gaussienne. Dans le cas d'un échantillon sableux, l'indice de symétrie informe sur l'enrichissement en particules fines mal triées (asymétrie positive), enrichi en particules grossières mal triées (asymétrie négative), ou s'il y a symétrie.

$Sk < -0,05$: asymétrie négative

$-0,05 < Sk < +0,05$: symétrie

$Sk > +0,05$: asymétrie positive

(4) degré de concentration des grains par rapport à la moyenne (kurtosis ou indice d'acuité) : c'est l'indice d'acuité du mode, il mesure l'angulosité de la courbe des fréquences séparées, c'est à dire le degré de concentration, ou au contraire de dispersion, du mode. Plus la valeur de l'indice d'acuité est élevée et plus la taille des grains de sable est homogène. Le mode devient alors représentatif de la population considérée.

$K < 0,90$: platycurtique

$0,90 < K < 1,1$: mésocurtique

$K > 1,00$: leptocurtique

Ces variables ont été calculées avec le logiciel GRADISTAT (Blott & Pye, 2001) (Annexe 2). Les variables granulométriques sont calculées arithmétiquement et

géométriquement (en μm) et logarithmiquement (en unité phi) (Krumbein & Pettijohn, 1938). L'interpolation linéaire est aussi utilisée pour calculer ces variables selon la méthode graphique de Folk & Ward (1957) et décrire le sédiment (par exemple, « very coarse sand » ou « moderately sorted »). Les formules proposés par Folk & Ward (1957), et conseillé par Blott & Pye (2001), sont les plus robustes pour comparer des sédiments hétérogènes, comme ceux rencontrés dans nos sites d'étude. Le programme permet aussi de classer le sédiment suivant les groupes texturaux ("fine gravely coarse sand" par exemple) d'après Folk (1954) (Annexe 1). Le programme inclut aussi un tableau donnant les pourcentages de grain dans chaque classe de taille.



Figure 17 : Granulomètre laser Malvern de type Mastersizer

2.3. Matière organique des sédiments

2.3.1. Teneur en matière organique

Le premier centimètre de sédiment a été prélevé à l'aide d'un carottier de 7,5 cm de diamètre pour en doser le pourcentage de matière organique par la méthode dite de « perte au feu » sur un aliquote de sédiment sec de quelques grammes. Après séchage dans une étuve à 70°C pendant 24h, le poids sec (ps) du sédiment a été déterminé. Le sédiment a ensuite été brûlé dans un four à moufles pendant 4h à 450°C pour déterminer le poids des cendres (pc). Le poids sec sans cendres (psc = ps-pc) est ainsi la quantité de matière organique brûlée. Le pourcentage de matière organique dans le premier centimètre de sédiment (MO) a été calculé avec la formule :

$$MO = [(ps-pc) * 100 / ps] \%$$

2.3.2. Carbone organique particulaire et azote organique particulaire

Le premier centimètre de sédiment a été récolté à l'aide d'un carottier de 7,5 cm de diamètre pour doser le carbone organique particulaire et l'azote organique particulaire selon la méthode décrite par Hedges & Stern (1984) et Nieuwenhuize *et al.* (1994). Après homogénéisation du prélèvement, un aliquote a été lyophilisé puis broyé avant d'être tamisé sur 500 µm. Les sédiments ont été décarbonatés dans une fiole en verre préalablement tarée (T en g) ; la quantité pesée peut varier de 100 à 200 mg de sédiment. La fiole a été pesée avec le sédiment (TS en g).

La décarbonatation s'effectue en ajoutant 1ml d'HCl 1N pour 100 g de sédiment sec. Elle peut aussi se faire avec HCl 2N si les sédiments sont très riches en carbonates (ajout alors de 0,5 ml) et à l'inverse avec HCl 0,5N si les sédiments sont pauvres en carbonates. La

décarbonatation est considérée comme finie quand il n'y a plus d'effervescence lors de l'ajout l'acide sur le sédiment dans la fiole. L'acide a été évaporé en disposant la fiole sur une plaque chauffante à 50°C. Après évaporation complète, 1 ml d'eau ultrapure (eau mQ) a été ajouté et le sédiment décarbonaté a été lyophilisé. Le poids total (fiole et sédiment décarbonaté) a été noté (TShcl en g).

Les sédiments ont été réduits en poudre avant de peser un sous-échantillon dans une capsule d'étain. Cette capsule a été analysée à l'aide d'un analyseur CHN (Carbo Erba Strumentazione NA 1500), deux valeurs notées SN et SC respectivement pour l'azote organique et le carbone organique ont été obtenues. Il y a en moyenne 15 à 20 mg de poudre par capsule (Pchn en mg). Un blanc de mesure a été réalisé sur une capsule d'étain vide, une valeur notée Bcaps a été obtenue. Les constantes de calibration KC et KN ont été obtenues après calibration de l'appareil avec de l'acétanilide.

La quantité d'azote organique particulaire (NOP) a été calculée avec la formule :

$$\text{NOP} = (((\text{SN} - \text{Bcaps}) * \text{KN}) / \text{Pchn}) * ((\text{TShcl} - \text{T}) / (\text{TS} - \text{T})) \text{ en } \mu\text{g mg}^{-1} \text{ de sédiment sec}$$

La quantité de carbone organique particulaire (COP) a été calculée avec la formule :

$$\text{COP} = (((\text{SC} - \text{Bcaps}) * \text{KC}) / \text{Pchn}) * ((\text{TShcl} - \text{T}) / (\text{TS} - \text{T})) \text{ en } \mu\text{g mg}^{-1} \text{ de sédiment sec}$$

Ce travail a été réalisé avec la collaboration de Lucette Joassard au CRELA.

2.3.3. Rapports isotopiques du carbone C et de l'azote N

Les échantillons de sédiments décarbonatés ont été analysés par un spectromètre de masse de rapports isotopiques (Micromass, Manchester, Royaume-Uni) couplé à un analyseur élémentaire EuroEA3024-IRMS (Eurovector, Milan, Italie) afin de déterminer les compositions isotopiques du sédiment en azote et carbone. Les compositions isotopiques des échantillons sont comparées à celles de références internationales normalisées par l'Agence Internationale de l'Energie Atomique à Vienne et choisies dans le réservoir terrestre le plus

abondant de l'élément mesuré. Pour le carbone, il s'agit du V-PDB (Pee-Dee Belemnite), rostre de bélemnite fossile (*Belemnita americana*) provenant de la Pee Dee Formation aux Etats-Unis. Les teneurs isotopiques en azote sont exprimées par rapport à l'azote atmosphérique N₂ (Mariotti, 1983). La notation $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ a été utilisée avec l'unité relative δ (‰), elle caractérise la différence relative de rapport isotopique entre l'échantillon et la référence selon la formule :

$$\delta^A\text{X} = ((R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}} - 1) * 10^3 \text{ (‰)})$$

avec A la masse atomique de l'isotope lourd de l'élément X et $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ pour le carbone et ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ pour l'azote.

Une série de trois répliquats de mesure sur plusieurs échantillons a été réalisée. La variabilité entre les répliquats de mesures sur un échantillon a été comparée à la variabilité entre les échantillons. La variabilité entre les répliquats de mesures peut être considérée comme négligeable comparée à celle entre les échantillons ($p > 0,05$). Après cette vérification, une seule mesure par échantillon a donc été réalisée.

Ce travail a été réalisé avec la collaboration de Gaël Guillou au CRELA.

2.4. Chlorophylle *a* et phéopigments

Les dosages de chlorophylle *a* ont été réalisés selon la méthode de Lorenzen (Holm-Hansen *et al.*, 1965). Pour ce faire, le premier centimètre de sédiment a été prélevé à l'aide d'un carottier de 7,5 cm de diamètre. Les échantillons de sédiment lyophilisés, additionnés de 8 ml d'acétone à 90%, ont été placés sur agitateur par retournement dans une enceinte entre 4 et 8°C pendant 24h, puis centrifugés 10 minutes à 2000t/min. Pour les dosages des phéopigments, les échantillons ont été acidifiés par 10 μl de HCl à 1N (Yentsch & Menzel, 1963). Les mesures ont été effectuées avec un fluorimètre Turner 10 AU.

Ce travail a été réalisé avec la collaboration de Martine Bréret et de Lucette Joassard au CRELA.

2.5. Tomodensitométrie axiale

Pour caractériser la répartition verticale de la macrofaune dans le sédiment, des techniques destructrices sont généralement utilisées. Elles consistent à prélever une carotte de sédiment et à la découper suivant la profondeur en plusieurs tranches (Clavier, 1984). En revanche, différents auteurs utilisent la radiographie pour l'interprétation des structures sédimentaires ou de la bioturbation et évaluer l'hétérogénéité du sédiment (Mignon *et al.*, 1999). Cependant, la qualité des images n'est pas parfaite et l'interprétation des résultats peu évidente. Depuis 1999, une équipe de l'Université Bordeaux 1 a développé une nouvelle technique d'analyse non-destructrice appelée SCOPIX (Mignon *et al.*, 1999). Elle consiste en un couplage entre les radiographies classiques des carottes et des photos numériques prises par un appareil CDD. Les images sont d'une meilleure résolution et leur analyse est ainsi plus aisée. Cependant, la radiographie ne fournit pas des images d'une qualité parfaite.

Récemment, Crémer *et al.* (2000) ont utilisé la tomodensitométrie axiale pour mettre en évidence les structures biogènes dans la colonne sédimentaire. La tomodensitométrie est une technique utilisée par les sédimentologues pour caractériser les structures sédimentaires fines (Boespflug *et al.*, 1994 ; Dului, 1999) et de plus en plus d'auteurs l'utilisent pour caractériser les structures biogènes dans le sédiment (de Montety *et al.*, 2003 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2003 ; Michaud *et al.*, 2003 ; Dufour *et al.*, 2005).

Cette technique performante a été utilisée pour caractériser les structures biogènes dans la colonne sédimentaire des sites ostréicoles comparés à un site non perturbé par l'ostréiculture. Deux carottes d'une profondeur de 30 cm et d'un diamètre de 9,5 cm ont été prélevées en octobre 2004 (une à Rivedoux dans les parcs ostréicoles et une dans un site non

soumis à l'ostréiculture à Esnandes). Chaque carotte a été scellée avec un bouchon de paraffine selon la procédure décrite par de Montety *et al.* (2003) afin de conserver intacte les structures biogènes et d'éviter la migration de l'eau.

Les carottes ont été analysées à l'aide du tomodensitomètre axial (scanner) du Centre Hospitalier Universitaire de Nantes. Les carottes ont été radiographiées selon un plan longitudinal avec des coupes tous les 5 mm en continu sur toute la carotte et selon un plan transversal en continu depuis la surface jusqu'à son extrémité. Ces différentes approches, et en particulier les coupes transversales, permettent de quantifier les structures horizontalement en intégrant en continu les variations verticales. Cela ne peut être réalisé à l'aide d'un système de radiographie à rayons X traditionnels (de Montety *et al.*, 2003).

Chaque carotte est déposée sur un charriot qui coulisse au travers de la couronne (source-détecteurs) en rotation et calée par un oreiller (Fig. 18). L'acquisition hélicoïdale des données (Fig. 19) permet une analyse en trois dimensions des carottes.



Figure 18 : Carotte en place sur le support du scanner

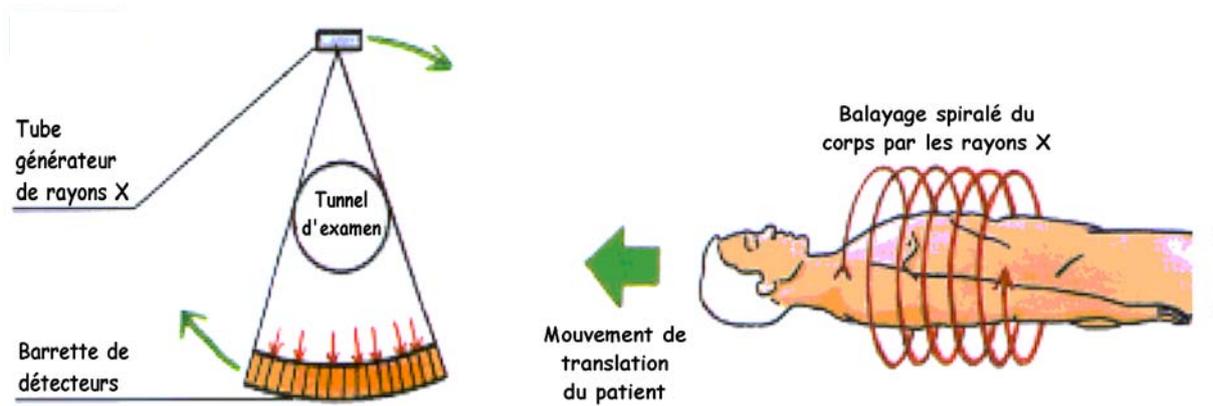


Figure 19 : Schémas caractérisant l'acquisition hélicoïdale des données

Le rayonnement X est atténué en traversant l'échantillon. L'intensité du rayonnement reçu par chaque détecteur est analysé (Fig. 19) et un traitement informatique permet la reconstitution de l'image à partir des signaux reçus par l'ensemble des détecteurs en tenant compte de la géométrie du système (Boespflug *et al.*, 1994). A chaque élément de l'image (pixel élémentaire) est attribué une valeur de l'absorption par l'échantillon.

L'absorption des rayons X est définie par la loi de Beer : $I / I_0 = e^{-\mu x}$ avec I_0 l'intensité initiale du faisceau, I l'intensité de faisceau à la sortie de l'échantillon, x l'épaisseur de l'échantillon dans la direction du faisceau et μ le coefficient d'absorption linéaire. Ce dernier caractérise la densité des matériaux car μ varie principalement en fonction de la densité de la matière mais également en fonction de l'énergie du rayonnement et du numéro atomique des éléments composant l'échantillon traversé par le faisceau (Boespflug *et al.*, 1994). La densité de l'échantillon est exprimée en terme d'intensité tomographique (Hounsfield, 1973) : $IT = (\mu / \mu_{\text{eau}} - 1) * 1000$ avec IT l'intensité tomographique, μ le coefficient d'absorption linéaire et μ_{eau} le coefficient d'absorption linéaire de l'eau. Par convention, IT_{eau} égale 0 et IT_{air} égale -1000 (Boespflug *et al.*, 1994). Une correction peut être réalisée par le logiciel de traitement d'image pour transformer ces unités en valeurs de densité.

Les images ont été traitées avec le logiciel OSIRIS (logiciel de visualisation et de traitement d'images médicales) (Ligier *et al.*, 1994). Il permet de visualiser les images

tomographiques et de les manipuler afin de mettre en évidence les structures sédimentaires, les structures biogènes et les variations de densité.

Ce travail a été réalisé au CHU de Nantes avec le Pr. Benoit Dupas, chef du service de radiologie du CHU de Nantes. Les images ont été analysées avec le Dr Florian Mermillod-Blondin du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux de Lyon (LEHF, UMR5023 CNRS-Université Lyon I).

3. La macrofaune

3.1. Stratégie d'échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués pendant les marées basses de vives-eaux avec une carotte de 9,5 cm de diamètre et 30 cm de profondeur. Trois réplicats ont été réalisés afin de prendre en compte le caractère agrégatif de la distribution des espèces benthiques endogées (Hughes, 1970) qui peut générer des sous-estimations d'abondance. Le choix du nombre de réplicats a aussi tenu compte du coût en temps de prélèvement et de traitement des échantillons (lavage, tri et détermination taxonomique).

3.2. Traitements des échantillons

Les échantillons ont été tamisés avec une maille carrée de 500 µm et conditionnés dans du formol dilué à 4% par de l'eau de mer tamponnée afin de fixer les tissus vivants. Les refus de tamis ont été triés « à vue » pour récupérer la macrofaune présente (polychètes, crustacés, mollusques gastéropodes et mollusques bivalves, autres groupes) qui est ensuite conservée dans de l'éthanol dilué à 70% en vue de sa détermination spécifique. Eventuellement, une coloration au Rose Bengale a été réalisée dans les cas de refus coquilliers très abondants. La macrofaune, ainsi récupérée, a été identifiée et dénombrée à l'aide d'une loupe binoculaire Leica MZ75.

La nomenclature des espèces suit celle donnée par l'European Register of Marine Species (ERMS) et disponible sur le site MarBef (<http://marbef.org/>) :

- Chaque espèce est nommée par son nom latin binomial de genre et d'espèce et ce nom est suivi du nom de l'auteur l'ayant décrite puis de la date de

publication de la description, par exemple *Tellina tenuis* da Costa, 1778 qui est un mollusque bivalve commun des sables fins à moyens.

- Lorsqu'un spécimen est abimé ou lorsqu'un ou des appendices permettant de caractériser l'espèce de ce spécimen est ou sont absents, par exemple palpes, branchies, élytres, parapode, telson, etc., l'analyse taxonomique ne peut être menée à son terme et seul le nom de genre est utilisé, par exemple *Phyllodoce* sp., petit annélide polychète de la famille des Phyllodocidae.

- En cas d'incertitude sur le genre, seul le nom de la famille est utilisé, par exemple Gammaridae et, en cas d'incertitude sur la famille ou sur les niveaux supérieurs de la taxonomie, seul est utilisé le nom de l'embranchement ou de la classe, par exemple Bryozoa ou Oligochaeta.

La classification des espèces suit celle proposée par l'ERMS. Pour les polychètes, la classification des espèces suit celle proposée par les travaux de Rouse & Fauchald (1998) qui se démarquent de la classification proposée au siècle dernier par Fauvel (1923 ; 1927).

Les poids secs individuels (48h à 50°C) et le poids sec sans cendres (4h à 450°C) ont été mesurés à l'aide d'une balance Sartorius BP211D au 10^{-5} g près pour effectuer les estimations de biomasse.

3.3. Descripteurs statistiques

3.3.1. Paramètres synthétiques des assemblages

La moyenne est réalisée entre les trois réplicats de chaque station et à chaque moyenne est associée son écart-type. La richesse spécifique (S), l'abondance (A) et la biomasse (B) sont les paramètres synthétiques utilisés pour décrire l'évolution globale des assemblages de macrofaune :

- La richesse spécifique est le nombre d'espèces par unité de surface.
- L'abondance est le nombre d'individus par unité de surface.
- La biomasse est le poids sec sans cendres par unité de surface.
- L'unité de surface correspond ici à 1 m².

Les espèces représentant plus de 5 % de la faune totale vivante ont été considérées comme les espèces les plus importantes, alors que celles qui représentent moins de 1 % de la faune total ont été considérées comme étant à l'état de « trace » et n'ont pas été prises en compte dans les analyses (Licari *et al.*, 2003).

3.3.2. Indice de diversité et d'équitabilité, diagrammes « rang-fréquence »

Associés aux paramètres synthétiques, les indices de diversité ou les diagrammes rang-fréquence (Frontier, 1976) donnent des résultats complémentaires quant à la structure des peuplements et la façon dont les individus sont répartis entre les différentes espèces (Daget, 1979).

Diversité spécifique et équitabilité

La diversité spécifique peut être définie comme une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en terme de nombre d'espèces et de leur abondance relative (Legendre & Legendre, 1984). De nombreux indices de diversité sont cités dans la littérature :

- L'indice de Shannon (H), utilisé dans cette étude, présente l'avantage d'avoir été le plus fréquemment employé dans les études d'écologie benthique. L'indice de Simpson (D) a aussi été utilisé car cette mesure est plus sensible que la diversité H aux variations d'abondance des quelques espèces les plus importantes de l'échantillon

(Legendre & Legendre, 1984). L'indice de Shannon (H) se calcule avec la formule suivante :

$$H = - \sum P_i * \text{Log}_2 (P_i)$$

avec P_i = abondance relative = N_i / N pour i variant de 1 à n

avec N_i l'effectif de l'espèce i dans l'échantillon et N l'effectif total de l'échantillon.

L'indice de Shannon (H) est minimal quand l'échantillon ne contient qu'une seule espèce. H est maximal (théoriquement infini) lorsque chacun des individus appartient à une espèce différente (Le Bris, 1988). La diversité maximale est donc $\text{Log}_2 (N)$.

- L'indice de concentration de Simpson est basé sur la probabilité que deux individus d'un peuplement appartiennent à la même espèce. Sous la forme $D = 1 / C$, c'est une mesure de diversité : il varie théoriquement entre 1 (une seule espèce regroupe tous les individus) et la richesse spécifique (tous les individus ont la même abondance). Par définition :

$$D = 1 / \sum P_i^2$$

avec P_i = abondance relative = N_i / N pour i variant de 1 à n

avec N abondance totale et n nombre d'espèces de l'échantillon.

- L'indice α de Fisher dont la valeur 5 correspond à la limite entre le milieu marin et le milieu confiné (Murray, 1983 ; Debenay *et al.*, 1996). Par définition :

$$S = \alpha \ln (1 + n / \alpha)$$

avec S le nombre d'espèces, n le nombre d'individus et α l'indice de Fisher

- L'équitabilité (J) (Pielou, 1966) d'un échantillon est calculée avec la formule :

$$J = H / \text{Log}_2 (N).$$

Elle est aussi appelé régularité (Frontier, 1976) ou équirépartition (Blondel, 1979) et correspond au rapport de la diversité réelle (H) à la diversité maximale ($\text{Log}_2(N)$) (Zar, 1984).

Les calculs de diversité on été réalisés avec le logiciel PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Diagrammes rang-fréquence

La distribution des densités relatives des espèces dans un prélèvement ou dans une station donne une représentation qui contient plus d'informations qu'un indice de diversité qui condense cette distribution en une seule valeur (Hily, 1984). Les diagrammes rang-fréquence, développés par Frontier (1976 ; 1977) en planctonologie et appliqués en benthologie (Bachelet, 1979 ; Hily, 1984 ; Davoult *et al.*, 1998) ont été utilisés pour décrire les variations temporelles de structure des assemblages de la macrofaune et de foraminifères .

Les fréquences relatives des espèces sont portées sur une double échelle logarithmique et ordonnées en ordre décroissant de rang (Frontier, 1985). L'interprétation écologique des diagrammes rang-fréquence a été précisée par Frontier (1985) sur la base de modèles mathématiques théoriques (Mouillot & Lepretre, 2000). L'interprétation consiste à distinguer trois types d'allure de courbes auxquelles correspondent trois stades écologiques d'un assemblage d'espèces (Fig. 20). La courbe du stade 1 est lineaire-concave et caractérise un assemblage pionnier avec une faible richesse spécifique, le stade 2 convexe caractérise un assemblage intermédiaire avec une augmentation de la richesse spécifique et le stade 3 rectiligne est dit mature. Une évolution temporelle du stade 1 au stade 3 caractérise un assemblage qui se met en place alors qu'une succession du stade 3 mature au stade pionnier caractérise un assemblage qui se dégrade (Fig. 20).

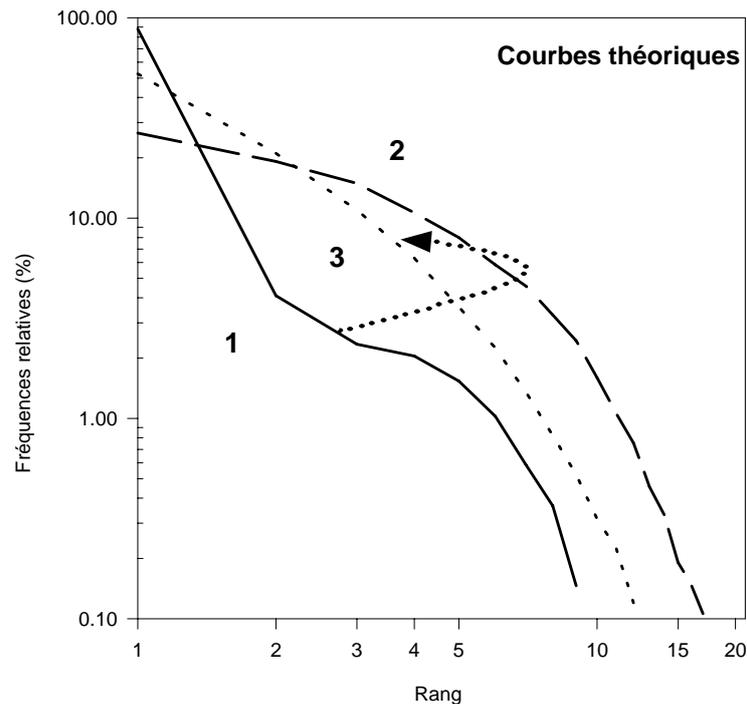


Figure 20 : Diagramme rang-fréquence. Courbes théoriques des trois stades écologiques

3.4. Indices biotiques

Comme toute espèce vivante, les espèces du macrobenthos répondent aux stress anthropiques et naturels (Dauer, 1993). Il est reconnu que des groupes taxonomiques particulier comme les amphipodes (Gesteira & Dauvin, 2000), les cumacés (Corbera & Cardell, 1995) ou les polychètes (Ros & Cardell, 1991 ; Samuelson, 2001), sont des indicateurs pertinents de stress ou pollution. La macrofaune benthique possède une faible mobilité et une longévité assez longue pour indiquer et intégrer les conditions environnementales à long terme. Suite à une variation des variables environnementales, les assemblages de macrofaune vont montrer des changements de composition spécifique (S), de densité (A) et de biomasse (B). Ils révèlent ainsi un changement dans leur habitat et indiquent la localisation et l'étendue du phénomène perturbateur. Les indices biotiques synthétisent les informations données par les peuplements (richesse spécifique, abondance, biomasse) en réponse aux variations des paramètres physico-chimiques du milieu et de nombreux indices

ont été proposés (Warwick, 1986 ; Simboura & Zenetos, 1992 ; Borja *et al.*, 2000 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Rosenberg *et al.*, 2004 ; Dauvin & Ruellet, sous presse ; Flaten *et al.*, sous presse).

IE2C

L'Indice de l'Evaluation de l'Endofaune Côtière (I2EC) (Grall & Glémarec, 2003) se fonde sur la distinction au sein de la macrofaune de cinq groupes d'espèces plus ou moins sensible à la teneur en matière organique et en oxygène (Tableau 5). Chaque espèce est ainsi affectée à un groupe écologique en fonction de sa sensibilité au gradient croissant de stress environnemental. Cette méthode des groupes écologiques a été mise au point par Hily (1984), et reprise par Borja *et al.* (2000) pour l'indice AMBI.

Tableau 5 : Groupes écologiques de polluo-sensibilités différentes (d'après Hily, 1984)

Groupe	Type d'espèces	Caractéristiques	Groupes trophiques
I	sensibles à une hypertrophisation	- largement dominantes en conditions normales - disparaissent les premières lors de l'enrichissement du milieu. - dernières à se réinstaller	- suspensivores, carnivores sélectifs, quelques dépositivores tubicoles de subsurface
II	Indifférentes à une hypertrophisation	- espèces peu influencées par une augmentation de la quantité de MO	- carnivores et nécrophages peu sélectifs
III	Tolérantes à une hypertrophisation	- naturellement présentes dans les vases, mais, leur prolifération étant stimulée par l'enrichissement du milieu, elles sont le signe d'un déséquilibre du système	- dépositivores tubicoles de surface profitant du film superficiel chargé de MO
IV	Opportunistes de second ordre	- cycle de vie court (souvent <1 an) proliférant dans les sédiments réduits	- dépositivores de subsurface
V	Opportunistes de premier ordre	- prolifèrent dans les sédiments réduits sur l'ensemble de leur épaisseur jusqu'à la surface	- dépositivores

Les auteurs conseillent de combiner l'utilisation des groupes écologiques avec des mesures de paramètres biologiques essentiels ; il s'agit de l'abondance, de la richesse spécifique, des indices de diversité de Shannon-Weaver et l'indice d'équitabilité de Pielou. La définition de l'I2EC d'un site repose sur des valeurs seuils (20, 40 %) pour les parts respectives des différents groupes (Tableau 6). Cet outil apparaît comme un outil opérationnel

puisque'il traduit les réponses de l'endofaune aux perturbations variées que subit l'écosystème côtier. Il a été appliqué avec succès le long des côtes bretonnes et de la Manche (Grall & Glémarec, 2003 ; Grall *et al.*, 2003). Une extension à une échelle géographique plus large nécessitera une calibration concernant l'appartenance des espèces aux différents groupes écologiques.

Tableau 6 : Pourcentages des différents groupes écologiques définissant les indices de valeur paire et l'état de santé du milieu d'après Grall & Glémarec (2003)

Groupes écologiques	I2EC			
	0	2	4	6
I	> 40	20-40	< 20	-
III	20-40	> 40	20-40	< 20
IV	< 20	< 20	> 40	20-40
V	-	-	-	> 40
Etat de santé du milieu	Normal	Enrichi	Dégradé	Fortement dégradé

AMBI et M-AMBI

Borja *et al.* (2000) proposent un indice biotique marin (AMBI) pour établir la qualité écologique du benthos sur substrat meuble pour les estuaires européens, et l'environnement côtier. Cet indice est basé sur le paradigme de Pearson & Rosenberg (1978), qui prend en compte l'influence de l'enrichissement en matière organique pour les communautés benthiques. Les espèces doivent être classées en 5 groupes écologiques (Glémarec & Hily, 1981 ; Hily, 1984 ; Grall & Glémarec, 1997 ; Borja *et al.*, 2004b) (Tableau 5). La proportion d'abondance d'individus dans les 5 groupes écologiques, est en relation avec la sensibilité/tolérance envers un gradient de stress environnemental (Borja *et al.*, 2000). La qualité écologique d'un site particulier est déterminée sur une échelle allant de 1 à 5 (1 : très bonne, 2 : bonne, 3 : moyenne, 4 : mauvaise et 5 : très mauvaise) avec le calcul du coefficient

biotique (BC) représentant la qualité des conditions benthiques dans des rangs de 0 (non pollué) à 7 (extrêmement pollué) (Hily, 1984 ; Majeed, 1987) (Tableau 5) selon la formule :

$$\text{AMBI} = [(0 * \% \text{GI}) + (1,5 * \% \text{GII}) + (3 * \% \text{GIII}) + (4,5 * \% \text{GIV}) + (6 * \% \text{GV})] / 100$$

L'indice AMBI peut être calculé au moyen d'un logiciel disponible sur le site de l'AZTI-tecnalia (Borja & Muxika, 2005b). Ce logiciel fournit les résultats et les interprétations en terme de qualité écologique.

Cet indice possède aussi l'avantage d'avoir été validé dans de nombreux sites européens (Borja *et al.*, 2003a ; Borja *et al.*, 2003b ; Gorostiaga *et al.*, 2004 ; Salas *et al.*, 2004 ; Borja & Muxika, 2005a ; Muniz *et al.*, 2005 ; Muxika *et al.*, 2005 ; Reiss & Kröncke, 2005 ; Albayrak *et al.*, 2006 ; Borja *et al.*, 2006 ; Carvalho *et al.*, sous presse ; Dauvin & Ruellet, sous presse ; Dauvin *et al.*, sous presse ; Flaten *et al.*, sous presse ; Zettler *et al.*, sous presse) et d'être intercalibré avec d'autres indices biotiques (Borja *et al.*, sous presse). Borja *et al.* (2004b) suggèrent l'utilisation de l'analyse factorielle (AF) en complément de l'AMBI pour déterminer la qualité écologique d'un site. L'analyse factorielle permet la recherche d'un indice absolu, avec la définition de conditions de références quelles que soient les variables environnementales. Ainsi, Muxika *et al.* (sous presse) combinent l'abondance spécifique, l'indice de Shannon-Wiener et l'AMBI avec des analyses multivariées (analyse multifactorielle et analyse discriminante) pour proposer une amélioration de l'indice AMBI. Le nouvel indice, appelé M-AMBI, est un indice encore plus performant pour déterminer la qualité écologique d'un site (Muxika *et al.*, sous presse). Ce nouvel indice est disponible dans la version 4.0 du logiciel AMBI qui calcule à la fois l'indice AMBI et l'indice M-AMBI.

Bentix

Le Biological Benthic Index (Bentix) (Simboura & Zenetos, 1992) est une variante simplifiée de l'indice AMBI. Il ne considère que deux groupes écologiques avec les espèces sensibles du groupe I défini précédemment et les espèces tolérantes des groupes II, III, IV, et

V dans un même groupe. Il est validé dans de nombreux sites européens (Albayrak *et al.*, 2006 ; Dauvin & Ruellet, sous presse ; Dauvin *et al.*, sous presse ; Simboura *et al.*, sous presse ; Simboura & Reizopoulou, sous presse). Cet indice possède un pouvoir discriminant inférieur à l'indice M-AMBI et il est principalement adapté aux écosystèmes côtiers méditerranéens qui ont une forte biodiversité (Dauvin *et al.*, sous presse).

BQI

Le Benthic Quality Index (BQI) (Rosenberg *et al.*, 2004) se base sur l'attribution à chaque espèce d'un taux de sensibilité à la pollution. Ce taux de sensibilité est obtenu en considérant la répartition des espèces sur un gradient de stations non perturbées à perturbées. A une faible richesse spécifique correspond une perturbation maximale et à une richesse spécifique importante correspond un état non perturbé. La valeur de tolérance d'une espèce est donnée à partir de la répartition de l'espèce selon l'indice de diversité (ES50). Il a été appliqué dans plusieurs sites européens (Reiss & Kröncke, 2005 ; Labrune *et al.*, 2006 ; Dauvin *et al.*, sous presse ; Zettler *et al.*, sous presse). L'avantage de cet indice est que l'attribution du taux de sensibilité d'une espèce est spécifique et objectif. La mise en place est assez lourde puisqu'il faut par conséquent déterminer la sensibilité de chaque espèce rencontrée et posséder un grand nombre d'échantillons pour obtenir des valeurs pertinentes.

BOPA

Le Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods index (BOPA) (Dauvin & Ruellet, sous presse) est une amélioration du ratio polychètes opportunistes / amphipodes décrit par Gesteira & Dauvin (2000). Il est relié à l'indice AMBI, puisque tous les amphipodes (excepté le genre *Jassa*) font partie du groupe écologique I et les polychètes des groupes écologiques IV et V. C'est un indice qui calcule le ratio entre les espèces tolérantes et les espèces sensibles pour déterminer la qualité écologique d'un site. L'effort pour classer les espèces dans les

différents groupes écologiques est réduit par rapport aux indices AMBI et BENTIX mais cet indice est seulement applicable aux communautés benthiques des sédiments meubles des côtes de la Manche (Dauvin & Ruellet, sous presse). Il a été validé avec succès par son auteur dans divers sites des côtes du nord de la France (Dauvin & Ruellet, sous presse ; Dauvin *et al.*, sous presse).

CDI

Le Community Disturbance Index (CDI) (Flaten *et al.*, sous presse) est basé sur la modélisation de conditions de référence représentant les variations naturelles des communautés. Les déviations par rapport à ce modèle multivarié sont normalisées et sont utilisées comme des indices de stress des communautés benthiques. La limite supérieure du modèle est fixée à 1,0. Les échantillons qui ont un indice CDI inférieur à 1,0 sont « dans » les limites du modèle. Le site est qualifié de non-pollué et l'assemblage des espèces correspond aux échantillons de référence. Les échantillons qui ont un indice CDI supérieure à 1,0 sont « hors » des limites du modèle et caractérisent un site pollué dont l'assemblage des espèces ne correspond pas aux variations naturelles décrites par le modèle.

ABC

L'indice Abundance-Biomass Comparison (ABC) (Warwick, 1986 ; Warwick & Clarke, 1994) repose sur la comparaison des courbes d'abondance et de biomasse des espèces (courbes de *k*-dominance). Les courbes de *k*-dominance sont réalisées avec les espèces classées par ordre décroissant d'importance selon l'axe x (en échelle logarithmique) et le pourcentage correspondant pour chaque espèce selon l'axe y. L'allure des courbes d'abondance et de biomasse détermine la qualité écologique des sites (Fig. 21). Cet indice a été testé par Dauer *et al.* (1993) qui rapportent qu'il est sensible aux espèces rares et aux

recrutements importants de petits individus provoquant des biais dans la classification en site pollué ou non-pollué.

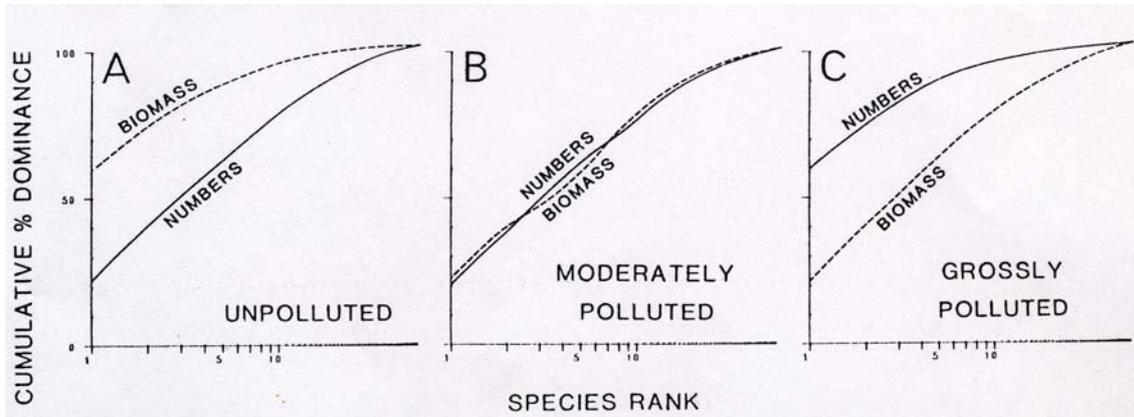


Figure 21 : Courbe de k-dominance théorique en fonction des abondances et des biomasses des espèces, et classification des sites correspondante selon Warwick (1986)

Au regard des intercalibrations existantes, les classifications déduites des différents indices actuellement utilisés sont similaires (Borja *et al.*, sous presse). Les sédiments fins sont ceux qui portent le plus à divergence du fait de leur enrichissement naturel en matière organique et ainsi à la présence d'espèces tolérantes. En considérant l'ergonomie, la facilité de mise en œuvre et la pertinence, l'indice AMBI et l'indice M-AMBI sont ceux qui ont été utilisés dans cette étude. Des applications nombreuses dans divers sites européens de cet indice permettent des comparaisons intersites faciles. Il convient toutefois de combiner à l'application de ces indices une prise en compte des paramètres environnementaux pour valider la classification des sites.

4. Les foraminifères

La majorité des études écologiques sur les foraminifères s'intéressent aux assemblages vivants dans la couche sédimentaire 0-1 cm (revue par Alve & Murray, 2001). Scott *et al.* (2001) précisent que c'est en surface que l'on trouve la majorité des foraminifères. C'est aussi en surface que les foraminifères sont le plus directement soumis aux variations de l'environnement (Debenay *et al.*, 1996). Toutefois, les foraminifères sont capables de vivre jusqu'à une profondeur de 30 cm (Goldstein *et al.*, 1995). En tenant compte des problèmes de micro-distribution des foraminifères (Morvan *et al.*, 2006), il faudrait réaliser un grand nombre de carottage et ainsi d'échantillons pour réaliser un suivi à long terme de la distribution verticale des foraminifères benthiques vivants (Debenay *et al.*, 1996). C'est pourquoi l'étude est basée principalement sur le suivi des foraminifères benthiques de surface qui sont soumis directement aux effets de l'ostréiculture. Toutefois, des prélèvements de carottes ont permis d'appréhender la répartition verticale des foraminifères dans les sédiments soumis à la présence de l'ostréiculture en comparaison d'un site témoin.

4.1. Stratégie d'échantillonnage

4.1.1. La pseudoréplication

Pour s'affranchir des problèmes de micro-distribution des foraminifères (Morvan *et al.*, 2004), la technique de « pseudoréplication » décrite par Hurlbert (1984) adaptée pour les foraminifères par Debenay (com. pers) a été utilisée pour prélever les échantillons lors des marées basses de vives-eaux. Sur une surface de 1-2 m², le sédiment de surface est gratté

aléatoirement à l'aide d'une cuillère sur environ 5 mm d'épaisseur et conservé dans une solution d'éthanol à 70% contenant du Rose Bengale à 1 g l^{-1} .

4.1.2. Le carottage

A Ronce-Perquis, des carottes de 7,5 cm de diamètre et de 8 cm de profondeur ont été prélevées à chaque date (22/04/04, 25/05/04, 9 et 22/06/04, 4/08/04). Ces carottes ont été découpées selon la verticale en cinq tranches (0-0,5, 0,5-1, 1-3, 3-5 et 5-8 cm) puis conservées dans une solution d'éthanol à 70% contenant du Rose Bengale à 1 g l^{-1} .

A Esnandes (station E) et Rivedoux (stations R4 et R5), le 28 et 29 octobre 2004, les prélèvements ont été effectués avec une carotte de 9,5 cm de diamètre et environ 30 cm de profondeur. Les carottes ont été découpées selon les couches sédimentaires mises en évidence à l'aide du CAT-scan et les tranches conservées dans une solution d'éthanol à 70% contenant du Rose Bengale à 1 g l^{-1} .

4.2. Traitements des échantillons

Dans les études sur l'écologie des foraminifères, les assemblages totaux, c'est à dire la somme des individus morts et des individus vivants, sont utilisés par la plupart des auteurs. Toutefois, Murray (2000b) discute l'inconcevabilité de cet usage pour les études sur la dynamique des assemblages. Il considère que seuls les assemblages vivants sont significatifs dans les études actuelles sur les variations d'abondances des foraminifères puisque ce sont les individus vivants qui réagissent aux variations environnementales. Il convient aussi de préciser qu'en raison de la variabilité des assemblages vivants, les études sur les seules biocénoses n'ont de validité que si elles sont effectuées sur au moins un cycle annuel complet

(Debenay *et al.*, 1996). Les assemblages vivants ont été utilisés dans cette étude pour étudier les effets de l'ostréiculture sur les foraminifères.

4.2.1. Coloration au Rose Bengale

Il existe différentes techniques pour différencier les foraminifères vivants des foraminifères morts. La coloration au Rose Bengale est la méthode la plus utilisée pour distinguer les individus vivants des individus morts (Walton, 1952). Cependant, le protoplasme peut subsister dans le test après la mort de la cellule. Celui de foraminifères d'Antarctique peut encore être coloré 4 semaines après la mort de l'individu (Bernhard, 1988), montrant les limites de cette méthode. La méthode basée sur l'adénosine-triphosphate est la plus précise puisque 5 heures après la mort elle est indétectable (Bernhard, 1988, 1989). Cette méthode est très onéreuse et chronophage. Une autre méthode consiste à marquer les cellules vivantes des foraminifères avec une sonde vitale fluorogénique, le CellTracker™ Green CMFDA (Bernhard *et al.*, 2006). Les foraminifères sont ensuite observés sous un microscope à épifluorescence et la distinction entre les foraminifères vivants et morts est aisée (Murray & Bowser, 2000). Elle est toutefois longue à mettre en place. La technique utilisée dans cette étude est la coloration par le Rose Bengale. Comme le recommandent Murray & Bowser (2000), malgré ses inconvénients maintes fois relevés par les spécialistes, cette méthode est la plus rapide et la plus pratique pour différencier les individus vivants des individus morts, d'autant plus dans un suivi à long terme et à grande échelle spatiale des assemblages de foraminifères.

4.2.2. Lavage et extraction

Les échantillons sont traités au minimum 48h après leur prélèvement afin de permettre une coloration efficace des foraminifères vivants par la solution de Rose Bengale.

Les échantillons sont homogénéisés et 50 cm³ de sédiment sont prélevés quand cela est possible (Debenay *et al.*, 1996). Cet aliquote est tamisé sur une maille de 315 µm puis 50 µm pour récupérer les foraminifères et éliminer les éléments soit très grossiers soit très fins. Après séchage dans une étuve à 40°C, les foraminifères sont concentrés par flottage sur du trichloréthylène pour faciliter le comptage. Les tests de foraminifères flottent sur ce liquide de forte densité contrairement aux particules terrigènes. Le surnageant contenant les tests de foraminifères est alors filtré, et le trichloréthylène évaporé sous une hotte à flux laminaire. Le trichloréthylène est un produit hautement toxique, il convient donc de prendre toutes les dispositions nécessaires pour éviter son contact et ne pas l'inhaler.

4.2.3. Comptage et détermination

Sous une loupe binoculaire LeicaMZ75, 300 individus vivants et morts, suivant la méthode décrite par de nombreux auteurs (Nagy & Alve, 1987 ; Alve, 1990, 1991 ; Coccioni, 2000 ; Debenay *et al.*, 2000), ont été comptés dans les échantillons riches en foraminifères alors que dans ceux qui contenaient moins de 500 individus, l'ensemble des foraminifères ont été comptés. Fatela & Taborda (2002), dans leur travail sur le seuil de significativité des comptage de foraminifères, ont montré que le comptage de 100 individus suffit. Toutefois, dans les études qui décrivent aussi les espèces représentant moins de 3 % de l'assemblage, ils recommandent de compter environ 300 individus. Seuls les individus vivants ont été déterminés. Les foraminifères au test agglutiné ou porcelané sont mouillés pour faciliter la

distinction entre individus vivants et morts. Les individus sont déterminés en suivant la classification décrite par Loeblich & Tappan (1988).

4.3. Descripteurs statistiques

Dans la partie 3.3 du chapitre Matériel et Méthodes, les paramètres synthétiques, les indices de diversité et les diagrammes rang-fréquence ont été décrits. Ci-après n'ont été détaillées que des précisions quant à leur utilisation sur les assemblages de foraminifères.

4.3.1. Paramètres synthétiques des assemblages

Pour comparer les échantillons de foraminifères entre eux, les résultats sont normalisés à un volume standard de 50 cm³. La richesse spécifique (S) correspond au nombre d'espèces dans l'échantillon concerné. Les abondances (A) correspondent au nombre d'individus vivants dans 50 cm³. Les foraminifères ont été caractérisés par la nature de leur test (agglutiné, porcelané ou hyalin), et le pourcentage des différentes formes a été calculé pour chaque échantillon.

4.3.2. Indice de diversité et diagrammes « rang-fréquence »

La description de ces analyses est détaillée dans la partie Matériel et méthodes section 3.3.2.

5. Analyses statistiques

5.1. Tests statistiques utilisés

Le test t de Student, les analyses de variance à un facteur et à deux facteurs avec répétitions et le test de Kolmogorov-Smirnov ont été appliqués. Chaque fois que ces tests ont été appliqués dans l'étude, les conditions d'application et les hypothèses ont été décrites. Les analyses ont été réalisées avec le logiciel PAST (Hammer *et al.*, 2001).

5.2. Ordination en espace réduit

La solution multifactorielle consiste à représenter la dispersion des objets dans un graphique multivariable, comportant autant d'axes qu'il y a de descripteurs dans l'étude (Legendre & Legendre, 1998).

En réalisant une analyse factorielle des correspondances (AFC), une typologie des lignes et une typologie des colonnes sont obtenues et ces deux typologies sont reliées entre elles (Escofier & Pagès, 1990). L'analyse de la liaison entre ces deux variables est l'objectif fondamental de l'AFC. La projection des points permet de relier les sites ou dates ou espèces qui présentent des caractéristiques communes.

L'analyse en composantes principales (ACP) permet de décrire un tableau R de valeurs numériques continues du type : « variables-individus » (Lebart *et al.*, 1979). L'objectif principal de l'ACP est une étude exploratoire (Escofier & Pagès, 1990). Les deux voies principales de l'exploration sont un bilan des ressemblances entre les individus (ici, les stations) et un bilan des liaisons entre les variables.

L'analyse canonique des correspondances (ACC) relie les données provenant des assemblages et les paramètres environnementaux (Ter Braak, 1986). L'ordination produit un diagramme où les espèces et les sites sont représentés par des points et les variables environnementales par des vecteurs. La projection des points perpendiculairement aux vecteurs permet de relier chaque espèce ou site par rapport à chaque variable (Ter Braak, 1986 ; Legendre & Legendre, 1998 ; Wiens *et al.*, 2001).

L'analyse de classification hiérarchique permet de regrouper des objets présentant les mêmes caractéristiques (Legendre & Legendre, 1998), comme par exemple des espèces de foraminifères ou des stations dans cette étude. Cette méthode est entre autre très utile pour différencier des assemblages différents ou des stations différentes. Les analyses sont effectuées en utilisant la distance euclidienne et la méthode d'amalgamation de Ward.

Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel PAST (Hammer *et al.*, 2001)

Partie 2. Processus à petite échelle :

**Dynamique des assemblages de
foraminifères et structuration des
interactions macrofaune /
foraminifères**

Chapitre 1. Effets d'un changement environnemental temporaire sur les foraminifères vivants benthiques pendant la mortalité estivale de l'huître creuse dans le bassin de Marennes-Oléron (France)

Article sous presse dans *Marine Environmental Research* sous le titre « Effects of short-term environmental disturbances on living benthic foraminifera during the Pacific oyster summer mortality in the Marennes-Oléron Bay (France) » avec les auteurs suivants : Vincent M.P. Bouchet^{1,2}, Jean-Pierre Debenay^{3,2}, Pierre-Guy Sauriau¹, Joël Radford-Knoery⁴, Patrick Soletchnik⁵.

¹ CRELA (UMR 6217 CNRS-IFREMER-ULR), Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés, Place du Séminaire, B.P. 5, 17137, L'Houmeau, France

² Laboratoire BIAF (UPRES EA 2644 Université d'Angers), Laboratoire d'étude des bio-indicateurs actuels et fossiles, 2 Bd Lavoisier, 49045, Angers cedex, France

³ IRD, UR Paleotropique, Centre de Nouméa, BP A5, 98848, Nouméa cedex, New Caledonia

⁴ IFREMER, Centre de Nantes, Département Biogéochimie et Ecotoxicologie, B.P. 21105, 44311, Nantes, France

⁵ IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources Poitou-Charentes (LERPC), B.P. 133, 17390, La Tremblade, France

1. Abstract

Sediment cores were collected from April to August 2004 on tidal mudflats of the macrotidal Marennes-Oléron Bay (SW France), famous for the cultivation of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). The response of living (stained) benthic foraminifera to short-term biogeochemical disturbances in the sediment and overlying water, which may be involved in oyster summer mortality, was monitored. Short-term hypoxia occurred in early June, in conjunction with a sudden rise in temperature. In mid-June, the ammonia content of sediment porewater increased, leading to potentially maximal flux towards overlying waters. Foraminiferal assemblages, particularly in the topmost layer, were altered. *Ammonia tepida* was the most tolerant to temperature increase and hypoxic conditions whereas *Brizalina variabilis* and *Haynesina germanica* were sensitive to organic degradation and hypoxia. *Criboelphidium gunteri* was the most opportunistic during recolonisation. Benthic foraminifera showed that short-term biochemical changes in the sediment are toxic and may be involved in the summer mortality of Pacific oysters.

2. Keywords

Living benthic foraminifera – organic matter – hypoxia – ammonium – intertidal – *Crassostrea gigas* – aquaculture – Marennes-Oléron Bay

3. Introduction

In many parts of the world, including Japan, North America and North-western Europe, mass mortality affects the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) (Imai *et al.*, 1965 ; Glude, 1974 ; Maurer *et al.*, 1986 ; Soletchnik *et al.*, 1999 ; Cheney *et al.*, 2000). Along the French coasts of the Atlantic and English Channel, summer mortality was first reported from the Arcachon Bay during the early 1980s (Maurer *et al.*, 1986), and since then from most shellfish production areas (Costil *et al.*, 2005 ; Dégremonet *et al.*, 2005 ; Soletchnik *et al.*, 2005). A number of studies have established that summer mortality not only occurs during periods of physiological stress associated with gonad development and maturation, but it is also driven by complex interactions between environmental factors and oyster-farming practices. For example, in Marennes-Oléron Bay, daily mortality rates of “on-bottom” oysters, reared directly on the intertidal sediments, were significantly higher than those of “off-bottom” oysters reared on trestles (Soletchnik *et al.*, 1999 ; Soletchnik *et al.*, 2005 ; Gagnaire *et al.*, 2006). These observations provide circumstantial support for the idea that intertidal muddy sediments play a role in the summer mortality of Pacific oysters (Soletchnik *et al.*, 1999; Soletchnik *et al.*, 2005; Gagnaire *et al.*, 2006). As reported for blue mussel farming (e.g. Grant *et al.*, 1995 ; Ragnarsson & Raffaelli, 1999 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004), the properties of soft-sediments beneath oyster cultivation sites are modified by significant organic enrichment due to biodeposition of faeces and pseudofaeces, and sedimentation of silt (Sornin *et al.*, 1983 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Mallet *et al.*, 2006). Driven by seasonal and tidal cycles, simultaneous increase in temperature, availability of organic biodeposits, and varying oxidation levels in the surface sediment can lead to active mineralisation of sedimentary organic matter. This phenomenon favours geochemical cycling within the sediments, with a complex balance between aerobic and

anaerobic processes (Sornin *et al.*, 1983 ; Lerat *et al.*, 1985 ; Feuillet-Girard *et al.*, 1988 ; Santschi *et al.*, 1990). On some occasions, back-diffusion of released toxic nutrients such as ammonia and sulphur to the water column may occur (Sornin *et al.*, 1983 ; Feuillet-Girard *et al.*, 1988 ; Santschi *et al.*, 1990 ; Vouvé *et al.*, 2000 ; Gray *et al.*, 2002). Physicochemical and geochemical changes resulting from the input of organic deposits associated with oyster cultivation influence benthic communities and can modify species richness and distribution patterns of soft-bottom macrofauna (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1998) and meiofauna (Castel *et al.*, 1989 ; Dinet *et al.*, 1990). Although benthic foraminifera have been used successfully as biological indicators to assess the status of various pristine or polluted ecosystems (Alve, 1995a, b ; Grant *et al.*, 1995 ; De Rijk *et al.*, 2000 ; Annin, 2001 ; Debenay *et al.*, 2001 ; Alve, 2003 ; Morvan *et al.*, 2004 ; Debenay *et al.*, 2006), only a few studies have been carried out on benthic foraminifera related specifically to aquaculture. The main ones are those carried out in Atlantic Canada by Schafer *et al.* (1995) and Scott *et al.* (1995), related to blue mussel and salmon aquaculture respectively, and in the Red Sea by Angel *et al.* (2000), which was related to fish farming. As far as we know, temporal variations of benthic foraminiferal assemblages associated with oyster cultivation have never been described. It is well established that foraminifera responses, such as changes in species richness, dominance of calcareous vs. agglutinated species, specific depth distribution and test morphology, are related to environmental parameters. Among the factors reported to affect foraminiferal assemblages, both oxygen availability and organic matter fluxes are regarded as major structuring forces acting on benthic foraminifera in marine environments (van der Zwaan *et al.*, 1999 ; De Rijk *et al.*, 2000 ; den Dulk *et al.*, 2000 ; Ernst *et al.*, 2005).

In the present study, changes in living (stained) benthic foraminiferal assemblages were analysed and compared with temporal changes in the properties of intertidal sediments

influenced by Pacific oyster cultivation during a critical period in spring/summer oyster mortality. The parameters taken into account were the concentration in sedimentary organic matter, dissolved ammonia and sulfide dynamics within the sediment porewaters and the hydrology (temperature, salinity, turbidity and oxygen saturation) of the overlying waters. The aim of the study was to use the rapid response of foraminiferal assemblages to environmental parameters in order to assess the impact of physicochemical changes on benthic communities.

4. Materials and methods

4.1. Site location and survey design

The study was carried out at Ronce-Perquis, an intertidal oyster cultivation area located in the southern part of Marennes-Oléron Bay, on the French Atlantic coast north of the Gironde estuary (Fig. 1). Experiments were performed in an oyster park subject to 50-65% immersion, i.e. emergent at low tide when the tidal coefficient is over 60-70. Tidal coefficients range from 20 to 120 according to SHOM (Service Hydrographique de la Marine, Brest), corresponding to extreme neap tides and extreme spring tides, respectively. Pacific oysters *Crassostrea gigas* were reared in plastic mesh bags placed on trestles at 70 and 15 cm above the sediment surface, hereafter called “off-bottom” and “on-bottom” culture, respectively. The initial rearing density was set at 200 oysters per bag, and mortality rates were estimated by counting dead and live specimens at each sampling date.

Soletchnik et al. (1999), in their study on dynamics of oyster mortality at the same site, reported that the oyster mortalities are seasonal, occurring during spring and summer. The period selected for the study of temporal variations in water column parameters, sediment properties and foraminiferal assemblages was chosen on the basis of this previous study.

Samples were collected between 22 April (before the beginning of oyster mortality) and 4 August 2004 (several weeks after the mid-June, mortality maximum). Sediments were analysed on 22 April, 6 and 25 May, 9, 14, 22 and 30 June and 4 August, and foraminiferal assemblages collected on 22 April, 25 May, 9 and 22 June, and 4 August.

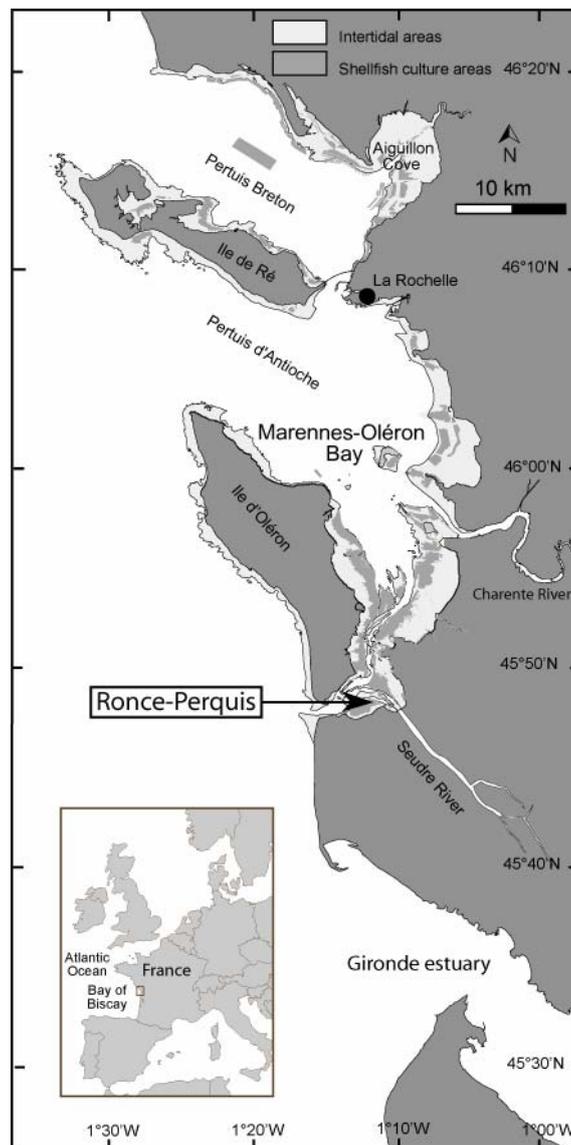


Figure 1. Map of the Marennes-Oléron Bay with the location of the Ronce-Perquis sampling site

4.2. Bottom water characteristics

A YSI multiparameter probe was deployed 15 cm above the sediment surface of the oyster cultivation site. The YSI probe measured temperature, salinity, oxygen content and

turbidity (measured in Nephelometric Turbidity Units, NTU) continuously for 2 min every 15 min from April to August 2004.

4.3. Sediment temperature and biochemistry

Two temperature loggers (StowAway TidbiT, ONSET) were deployed at the water-sediment interface and at 15 cm sediment depth. Both were set to measure temperature every 10 min for the entire study period. Furthermore, on each sampling date, in situ sediment temperature, pH and redox levels were determined using a Cyberscan pH 300 series probe (EUTECH Instruments) at 1 and 4 cm below the water-sediment surface of sediment cores sampled at low tide. Measurements were made immediately through 1 cm-spaced holes predrilled into the core tube.

For organic matter analyses, the top of two sediment cores (diameter = 73 mm) was sliced off in two layers (0-1 cm and 1-2 cm) and each one homogenized. One sub-sample of sediment organic matter (SOM) was analysed for particulate organic carbon and nitrogen (POC and PON) using a C/N analyser (Carlo Erba NA 1500), and carbon and nitrogen stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) following procedures described by Riera, Richard, Grémare & Blanchard (1996). Carbon and nitrogen stable isotopes were analysed using a mass spectrometer (Micromass, Manchester, UK) interfaced to an elemental analyser EuroEA3024-IRMS (Eurovector, Milan, Italy). Data were expressed in the standard δ notation as parts per thousand (‰) relative to the Peedee Belemnite Limestone (PDB) and atmospheric N_2 for carbon and nitrogen, respectively. Replicate analyses of SOM show a standard deviation of 0.1 ‰ for both C and N isotope ratios, which was small, compared to between-sample variability (Bouchet & Sauriau, unpub. data). The top 1 cm sediment chlorophyll *a* (chl *a*) and phaeopigment concentrations were determined following Lorenzen's method (Holm-Hansen

et al., 1965). Two subsamples were freeze-dried, extracted overnight in 90% acetone (4°C), centrifuged 10 min at 2000 rpm, analyzed spectrophotometrically (Turner 10 AU), and corrected for phaeopigments, which were determined after 1N HCl treatment (Yentsch & Menzel, 1963).

For dissolved ammonia (NH_4^+ and NH_3) and sulfide (H_2S) analyses in pore water, 73 mm diameter transparent acrylic tubes, were used to retrieve 20 cm long sediment cores. Immediately after sample collection, porewater extraction began. Predilled 1 cm-spaced holes in the core tube covered with electrical tape allowed easy insertion of glass-fibre reinforced Rhizon in situ samplers (RISS, described in Seeberg-Elverfeldt *et al.*, 2005). A maximum of 2 ml of porewater (0.1 μm -filtered by the RISS) was then vacuum extracted at each sampling depth using 2.5 ml polyethylene syringes tipped with Luer-Lock 3-way valves. Once the extraction was complete (10 to 30 min.), the syringes were then used to dispense the appropriate amount of sample into polyethylene test tubes and analyses carried out immediately. The RISS devices are particularly convenient because the entire sample collection process is conducted without atmospheric contact and hence adverse effects on sulfide or ammonia oxidation. Commercially available reagents (Merck Ammonium ref 1.14752 and Merck Sulfide ref 1.14779) were used to determine sulfide and ammonia. The methods are based the well-known methylene blue (e.g., Cline, 1969) and indophenol reactions (e.g., Solorzano, 1969). The amounts of the reagents used for each analysis were scaled to the sample volume. External calibrations were carried out using an aqueous matrix identical to that of the sample but ammonium- and sulfide-free in order to avoid for any potential interference in the chemical reactions involved. Sulfide determinations were performed on undiluted porewaters, whereas ammonia samples were diluted with ultrapure water 5- to 20-fold before analysis. Reported concentrations are well above the detection

limits, and precision is estimated to be 10% or better, based on replicate analyses and on the calibration using linear, least squares regression fits.

4.4. Samples for benthic foraminifera

At each sampling date, the superficial sediment (0-0.5 cm) was scraped off over a 1-2 m² surface, using a “pseudoreplication” procedure (Hurbert, 1984) that limits the potential bias due to the patchiness of foraminifera. In addition, one core was collected using a coring tube (8 cm long and 7.5 cm in diameter), capped on site and transported back to the lab for processing. The core was sliced into 5 segments i.e. 0-0.5 cm, 0.5-1 cm, 1-3 cm, 3-5 cm and 5-8 cm in order to describe the vertical distribution of benthic foraminifera. Each sample was preserved in 70% ethanol with 1 g l⁻¹ Rose Bengal for staining foraminifera in order to distinguish stained (living) from dead specimens (Murray & Bowser, 2000). This study solely focused on living foraminifera as recommended by Murray (2000b). After at least three days in the staining solution, samples were washed through 50 µm mesh sieves and dried at 50°C. After drying, tests were concentrated by heavy liquid flotation using carbon tetrachloride (CCl₄). Before examining foraminifera, each sample was split into two aliquots from which two counts were made. When necessary, the aliquots were divided again to give a maximum of approximately 2000 living specimens. These specimens were carefully spread over a picking tray with 42 cells. Cells were selected randomly and all the living specimens in each cell were picked and counted, until a total of at least 150 specimens, under a stereomicroscope (Leica MZ75). Only the living specimens were identified. Fatela & Taborda (2002), in their study on the confidence limits of benthic foraminiferal counts, demonstrated that counts as low as 100 specimens are sufficient in studies based on the species representing at least 5% of the assemblage. For recognition of “living” specimens, opaque agglutinated and porcelaneous tests were completely soaked in the water, over a white bottom, to allow observation of

stained cytoplasm to be made. Species were classified according to Loeblich and Tappan's ordinal classification (1988). Abundances were expressed as total number of living specimens in 50 cm³ of sediment and abundances of each stained species (number of living individuals in 50 cm³ of sediment) was determined. The relative abundance of stained foraminifera species within a sediment layer was calculated. The species richness was defined as the number of living (stained) species per 150 individuals within a sediment layer. At each sampling date, 40 living (stained) specimens of *Ammonia tepida* were randomly picked from the first two core layers i.e. 0-0.5 and 0.5-1 cm. The maximum diameter of their tests was measured in order to assess size frequency distributions of the *A. tepida* population.

4.5. Data analysis

Depth profile of ammonia and sulfide concentrations were mapped by kriging methods using Surfer 6 (Golden Software Inc.). Both data sets were fitted with linear variogram models, which incorporated anisotropy to take into account the higher continuity between data points located along the vertical axis.

Distribution patterns of living (stained) foraminifera abundances are represented by using rank-frequency diagrams (RFD). This technique relies on ranked frequencies of species plotted against their respective ranks organized in decreasing order, and with both axes in logarithmic scale (Legendre & Legendre, 1984 ; Frontier, 1985). Ecological interpretation of RFDs was reviewed by Frontier (1985) in a comparison of mathematical models (Mouillot & Lepretre, 2000). It relies on the recognition of 3 ecological succession stages associated with 3 different RFD curve shapes: linear-concave = pioneer assemblage with low species richness (stage 1); convex = intermediate assemblage with increasing species diversity (stage 2) and straight-line = mature assemblage (stage 3) (Fig. 7d). In some cases, a straight-line may reflect mixtures of different assemblages of intermediate diversity. The method was

successfully applied to compare polluted vs. unpolluted macrobenthic assemblages (Hily, 1983) and to describe their long-term changes (e.g. Davoult *et al.*, 1998). For example, ecological succession from pioneer assemblage to mature assemblage reveal a recovery in the assemblage (dotted arrow in Fig. 7d).

Student t-test for paired data was performed to evaluate the null hypothesis that total and specific foraminiferal abundances from surface sediments did not differ between sampling methods (i.e. pseudoreplication vs. core sampling). One-way and two-way ANOVA with replication and fixed effects were performed to test, for instance, the null hypothesis that temporal changes in environmental conditions of the sediments did not affect the abundances and depth distribution of the foraminiferal taxa. Prior to ANOVA analyses, species abundances were square-root transformed in order to improve equality of variances and normality (Zar, 1984). A Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test (K-S test) was used to reveal any differences in size distribution frequencies in the *Ammonia tepida* population between the surface (0-0.5 cm) and the subsurface (0.5-1 cm) sediment layers. All statistical analyses were performed with Statistica v.7.1 or computed according to Zar (1984).

5. Results

5.1. Variations in bottom water characteristics

The salinity of the water over the oyster culture site ranged from 31 to 35 except during 5 days in early May, when values ranged from 25 to 30. Although the turbidity of the bottom waters was lower than 100 NTU most of the time, there were two periods with values higher than 900 NTU, i.e. on 12 May and between 26 May and 10 June (Fig. 2). During this last period, oxygen levels dropped to hypoxic conditions (20% air-saturation) compared to normoxic conditions recorded before 26 May and after 10 June (Fig. 2).

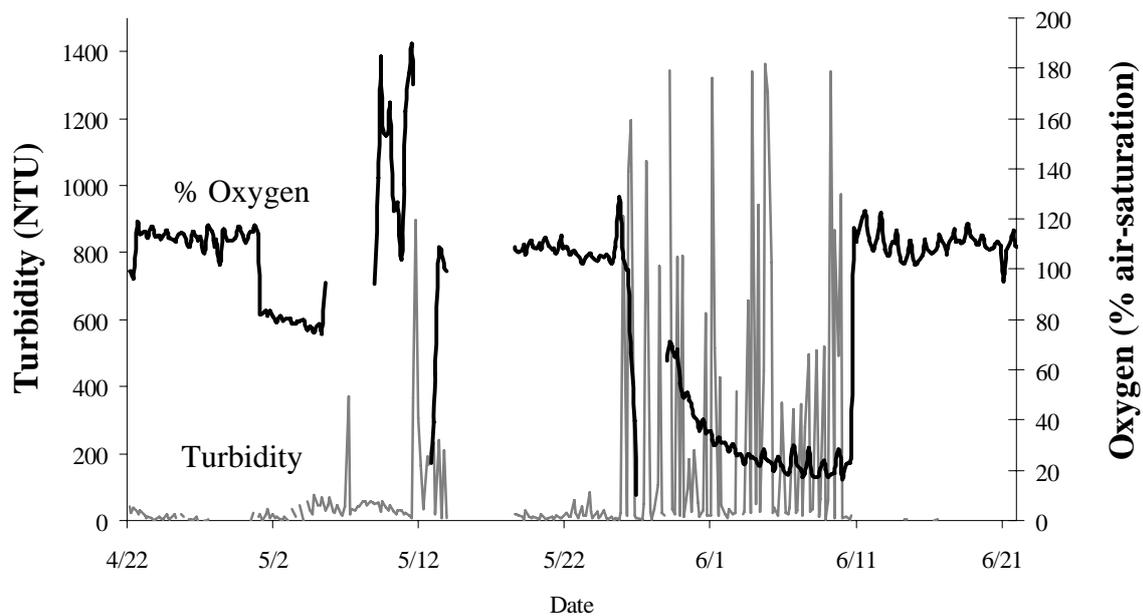


Figure 2. Time series of turbidity (grey line) and oxygen content as % air-saturation (black line) in the water column at 15 cm above the sediment surface at the oyster culture site of Ronce-Perquis from 22 April to 23 June.

5.2. Variations in sediment temperature and oyster mortality

Mean daily temperature at the sediment water interface increased from 13.3°C in April to 21.9°C in early August (Fig. 3). Increase in temperature was however discontinuous since two periods of sharp increase occurred, one in mid-May (+ 4°C in 6 days) and the other in early June (+4.0°C in 10 days) (Fig. 3). During these two periods, the temperature range was the highest. This led to a difference of ca. +12°C between the minimal and maximal daily temperature in a few days, in conjunction with an increase in the spring tide amplitude. The fact that periods of the highest day-to-day temperature variability coincide with extreme spring tides in Marennes-Oléron Bay results from the occurrence of extreme low spring tide at midday. From 15 June to 4 August, day-to-day variation in mean temperature was reduced and ranged from 19.2 to 21.9°C (Fig. 3). Variations in temperature at 15 cm depth followed

similar trends but were smoother, the daily temperature amplitude being lower than 1.5°C (Fig. 3).

The highest daily mortality rates of oysters were observed from early to mid-June for both rearing conditions after mean temperature had reached 18-19°C on 5 June and day-to-day temperature reached its highest, 28°C on 7 June (Fig. 3). Daily mortality rates were always significantly higher for “on-bottom” than for “off-bottom” rearing conditions (two-way ANOVA results: $P < 0.01$) with maximum mortality rates of 0.43 day⁻¹ (Fig. 3). After a 6-month rearing period, cumulative mortality was also significantly higher for “on-bottom” than for “off-bottom” conditions (Student t test results $P < 0.001$), with cumulative values of 14.8 ± 2.9 and $5.7 \pm 0.9\%$, respectively.

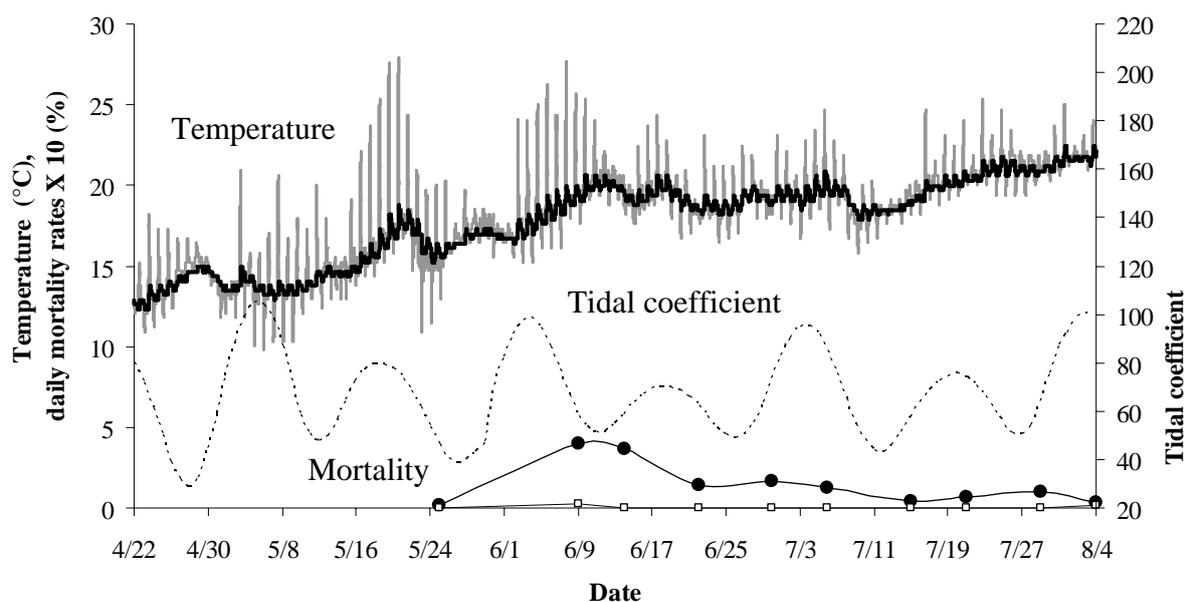


Figure 3. Temperature time series at the sediment-water interface (grey line) and 15 cm sediment depth (black line) at the oyster culture site of Ronce-Perquis from 22 April to 4 August. Day-to-day changes in the tidal coefficient (see text for definition, dashed line) are shown together with mortality rate (% day⁻¹; scale X 10) of oysters from “on-bottom” (filled circle) and “off-bottom” (open square) culture conditions.

5.3. Variations in sediment characteristics

The measures of sediment characteristics are found on Table 1.

Salinities recorded within intertidal sediment porewater ranged from 31 to 35, similar to those of the overlying bottom water. The temperature of surface sediments (at 1 cm depth) was higher than that of subsurface sediment (at 4 cm depth) from June to August when both pH and Eh values were lower in surface than subsurface sediments. Respective ranges of pH and Eh were 6.9 to 8.0 and -112 to -183 mV. For surface sediments, the lowest Eh was recorded on 22 June (-160 mV) and then increased to -112 mV on 4 August.

Chlorophyll *a* contents from the top 1 cm of the sediments continuously increased from early April to 9 June, suddenly dropped on 14 June and then increased again from the end of June to early August. Phaeopigments followed a similar trend with maximal values on 9 June ($> 1500 \pm 700 \text{ mg m}^{-2}$) followed by minimal values (ca $300 \pm 60 \text{ mg m}^{-2}$) on 14 June. Chlorophyll *a* and phaeopigments at 1-2 cm depth were always significantly lower than those of the top 1 cm of sediments (ANOVA results: $P < 0.001$ and $P < 0.01$ respectively) but exhibited similar seasonal changes. Particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON) also matched these seasonal variations with minimal values recorded on 14 June after maximal values on 9 June, whatever the sediment layers. Values of POC and PON recorded at the end of June and early August were similar or higher than those recorded on 9 June. C/N ratios were relatively stable over the sampling period and ranged from 6.6 to 7.5. Similarly, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values from the top 1 cm of sediments did not exhibit large variations and ranged from -20.5 to -21.8 ‰ and 5.9 to 6.4 ‰, respectively.

Table 1. Changes in water salinity and in sediment parameters from 22 April to 4 August 2004 (nd: no data).

Sample date		4/22/2004	4/26/2004	5/6/2004	5/25/2004	6/9/2004	6/14/2004	6/22/2004	6/30/2004	8/4/2004
Salinity		32	31	33	34	35	34	34	nd	nd
T (°C)	1 cm	nd	nd	nd	20	27	18	27	nd	26
	4 cm	nd	nd	nd	20	25	19	25	nd	24
pH	1 cm	nd	nd	nd	7.1	7.3	7.6	7.4	nd	6.9
	4 cm	nd	nd	nd	7.4	8.0	7.9	8.0	nd	7.4
Eh (mV)	1 cm	nd	nd	nd	-146	-153	-155	-160	nd	-112
	4 cm	nd	nd	nd	-183	-176	-178	-175	nd	-123
Chl <i>a</i> (mg m ⁻²)	0-1 cm	285 ± 8	262 ± 87	335 ± 22	409 ± 264	864 ± 12	313 ± 58	310 ± 57	634 ± 325	757 ± 99
	1-2 cm	nd	nd	224 ± 38	272 ± 57	314 ± 68	142 ± 43	173 ± 45	304 ± 70	210 ± 58
Phaeopigments (mg m ⁻²)	0-1 cm	442 ± 12	422 ± 170	633 ± 90	611 ± 225	1586 ± 702	383 ± 37	411 ± 69	717 ± 92	998 ± 300
	1-2 cm	nd	nd	494 ± 69	550 ± 78	648 ± 111	218 ± 65	269 ± 90	648 ± 132	435 ± 125
POC (μg mg ⁻¹ dry sediment)	0-1 cm	5.50	5.83	5.05	5.35	8.78	4.61	5.63	6.73	9.67
	1-2 cm	nd	nd	4.43	5.80	6.66	3.68	5.28	7.49	5.70
PON (μg mg ⁻¹ dry sediment)	0-1 cm	0.76	0.78	0.71	0.81	1.26	0.66	0.83	1.00	1.44
	1-2 cm	nd	nd	0.65	0.81	0.92	0.55	0.77	0.98	0.81
C/N ratio	0-1 cm	7.2	7.5	7.1	6.6	7.0	7.0	6.8	6.7	6.7
	1-2 cm	nd	nd	6.8	7.1	7.2	6.7	6.9	7.6	7.0
δ ¹³ C (‰)		-21.8	-21.5	-21.5	-21.1	-20.7	-20.6	-21.3	-20.5	-20.8
δ ¹⁵ N (‰)		6.2	6.2	6.2	5.9	6.2	6.1	5.9	6.4	6.3

Temporal changes in porewater profiles of ammonia and sulfide content within the sediment matrix revealed the occurrence of peak values in mid-June at 5-6 cm depth and in early July at a depth of 0.5 cm, respectively (Figs. 4a, b). Maximum values of porewater ammonia content occurred from 14 to 22 June and extended through the entire sedimentary column on 14 June with a peak value of 45 mg l^{-1} (Fig. 4 a). A similar phenomenon occurred in porewater sulfide content on 30 June with a maximal value of 0.62 mg l^{-1} but this event occurred within a stable background content averaging $0.1\text{-}0.2 \text{ mg l}^{-1}$. It also came after a small peak, which started on 25 May at 1.5 cm and extended up to the sediment-water interface by 14 June (Fig. 4b).

5.4. Living (stained) foraminifera: species richness and abundances

T-tests for paired data were performed to compare the pseudoreplication and core sampling protocols using results from surface sediments. Neither living (stained) foraminiferal species richness nor total and specific abundances of surface sediments varied significantly from one method to the other (Table 2). Patchiness affects the results on one date but its effect is reduced on a long-term series of samples.

Thirty living (stained) species were determined (Appendix A). Species richness significantly varied by sampling date and depth (two-way ANOVA results: $P < 0.001$) with maximum and minimum values recorded in surface and deep sediment layers, respectively (Fig. 5). On three dates, 25 May, 9 June and 4 August, species richness at 0.5-1 cm was significantly higher than that at 0-0.5 cm (Fig. 5).

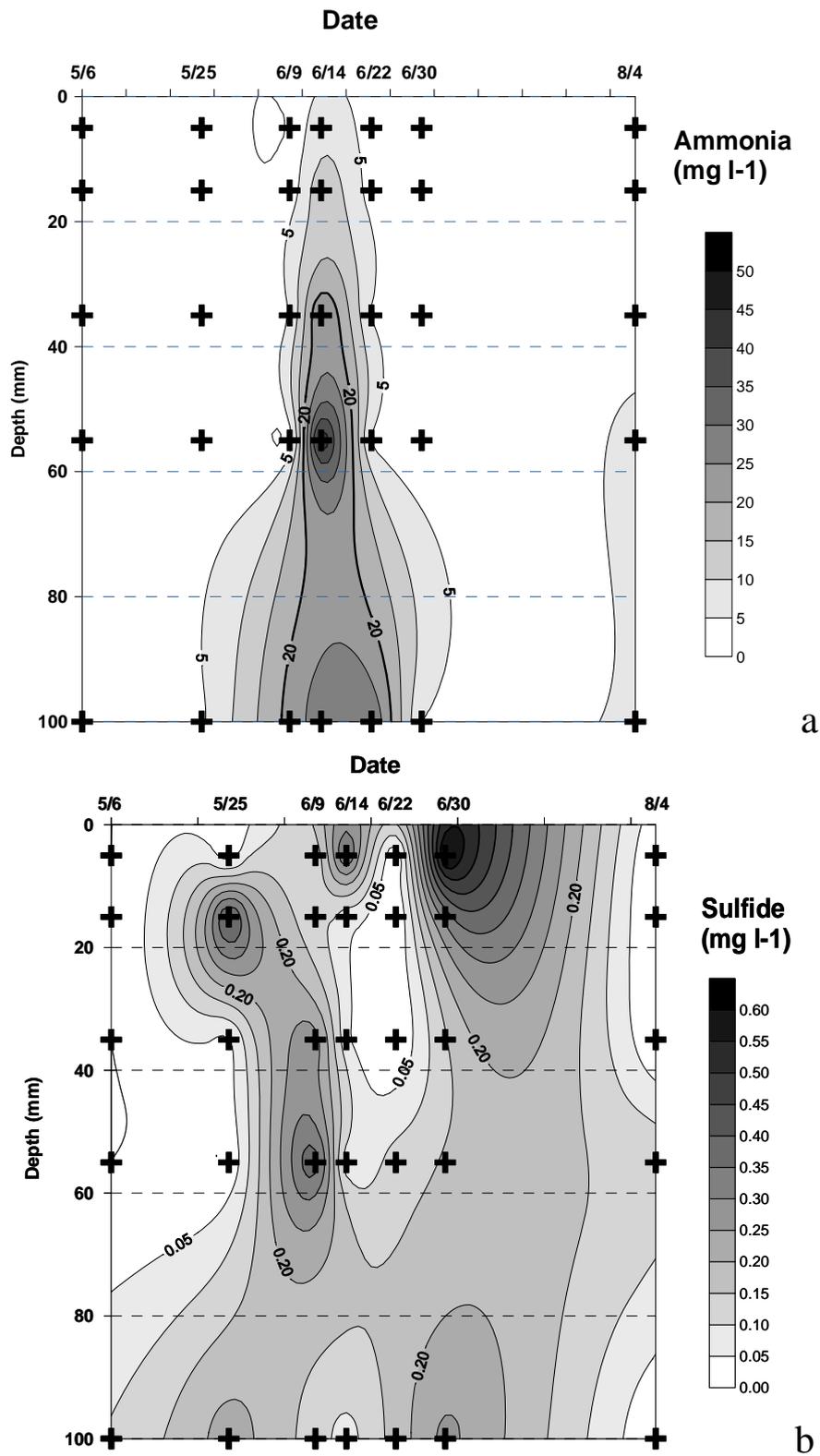


Figure 4. Temporal changes in depth profiles of porewater ammonium and sulfide contents (mg l⁻¹) within sediment cores sampled at Ronce-Perquis from 22 April to 4 August.

Table 2. Characteristics of the six main living (stained) species from the pseudoreplication samples (PS) and from the core samples (CS) from 0-0.5 cm sediments. Total number of living test (abundance), species richness and abundances of each species per sample from 22 April to 4 August 2004 in 50 cm³ of sediment and P values are statistics for Student t-test for paired data.

Sample date	04/22/2004		05/25/2004		06/09/2004		06/22/2004		08/04/2004		Student t-test
Method	PS	CS	P								
Abundance (stained)	16844	10365	5855	6629	7709	4686	3720	10146	5257	10295	0.83
Species richness (stained)	12	14	8	8	7	8	11	9	8	7	0.99
<i>Ammonia tepida</i>	12807	5688	4960	4184	7188	3218	2530	6956	3235	6806	0.74
<i>Brizalina striatula</i>	550	1338	448	363	52	428	174	797	168	294	0.08
<i>Criboelphidium excavatum</i>	2459	658	224	1640	156	693	74	665	303	252	0.81
<i>Criboelphidium gunteri</i>	330	82	37	0	52	142	223	310	1112	2438	0.43
<i>Haynesina germanica</i>	183	973	75	78	52	82	0	133	135	126	0.28
<i>Quinqueloculina seminula</i>	220	647	37	130	156	0	521	930	135	336	0.15

Temporal changes in depth profiles of relative abundances were highly significant (two-way ANOVA results: $P < 0.001$) and the lowest relative abundances of living foraminifera were recorded within the 1–3 to 5–8 cm layers on 22 June. Living specimens were mainly concentrated within the topmost 1 cm of sediments (Fig. 5).

Temporal changes in abundances of living foraminifera were highly significant (two-way ANOVA results: $P < 0.001$) with a decrease by 50 to 65% in living specimens for both the 0–0.5 and 0.5–1 cm layers from early April to 9 June (Fig. 5). The abundance of living foraminifera for surface sediments (0–0.5 cm depth) had recovered by the end of June but that of subsurface sediments (0.5–1 cm depth) did not and remained lower than initial values (Fig. 5).

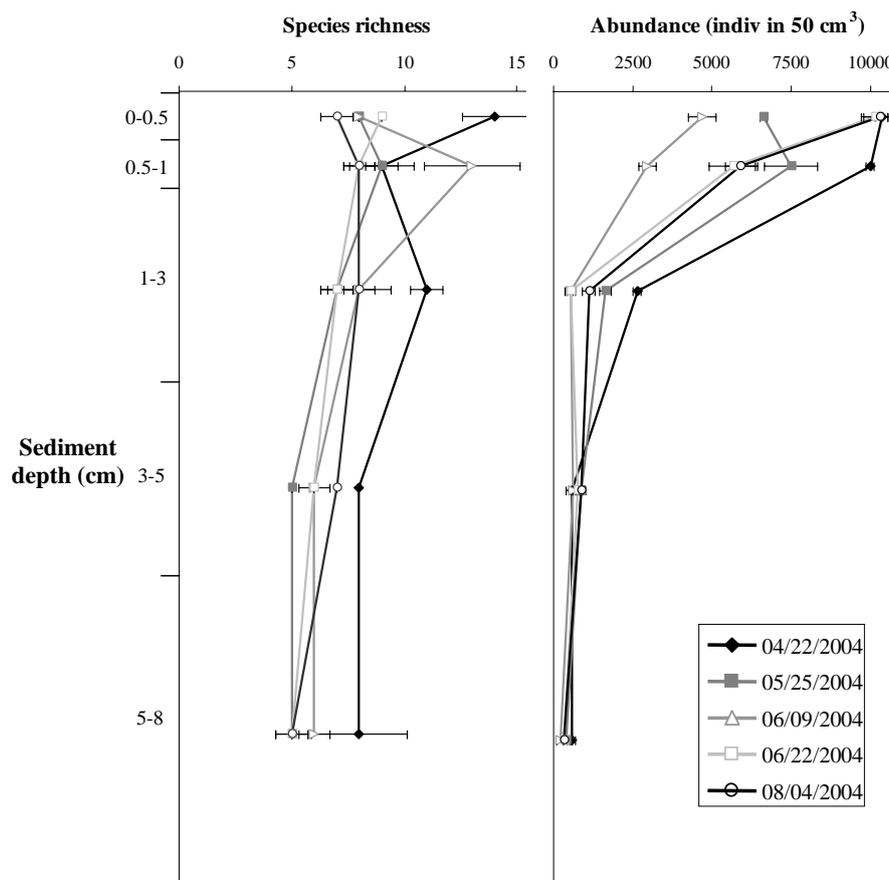


Figure 5. Changes in species richness and abundances of living (stained) foraminifera with depth of sediment cores sampled at Ronce-Perquis from 22 April to 4 August.

Benthic foraminiferal assemblages were dominated by 6 species i.e. *Ammonia tepida* (Cushman), *Brizalina striatula* (Cushman), *Criboelphidium excavatum* (Terquem), *Criboelphidium gunteri* (Cole), *Haynesina germanica* (Ehrenberg) and *Quinqueloculina seminula* (Linné) (Appendix A). Four of these species (*Ammonia tepida*, *Brizalina striatula*, *Criboelphidium gunteri* and *Quinqueloculina seminula*) exhibited higher abundances at depths of 0-0.5 cm than at 0.5-1 cm (Figs. 6a, b, d, f, two-way ANOVA results: $P < 0.001$). *Ammonia tepida* was the most abundant and comprised up to 76% of total abundance of stained species (Appendix A). Its abundances significantly decreased from 22 April to 9 June (Fig. 6a) (two-way ANOVA results: $P < 0.001$) in both 0-0.5 and 0.5-1 cm layers, with 46 and 41% of the total abundance of live specimens, respectively (Appendix A). The decrease of the abundance was however significantly higher within the 0.5-1 cm depth range (two-way ANOVA, results: $P < 0.001$). On 22 June, the abundance of *A. tepida* was again above 7000 specimens per 50 cm^{-3} in surface sediments whereas it was lower than 3000 specimens per 50 cm^{-3} at 0.5-1 cm (Fig. 6a). At the end of the survey, the *A. tepida* abundance was still significantly higher at 0-0.5 cm than at 0.5-1 cm (two-way ANOVA results: $P < 0.001$). *Haynesina germanica* and *Brizalina striatula* were largely represented on 22 April in both the 0-0.5 and 0.5-1 cm layers (Figs. 6b, e) but their abundances significantly declined during the survey (two-way ANOVA results: $P < 0.001$). In contrast, *Criboelphidium excavatum* exhibited significant peaks in density on 25 May in the 0-0.5 cm layer and on 22 June in the 0.5-1 cm layer (two-way ANOVA results: $P < 0.001$). On 22 June, *C. excavatum* was the dominant species in place of *A. tepida* in the 0.5-1 cm layer but its abundance on 4 August was lower than that on 22 April (Fig. 6c). At the end of the survey, *Criboelphidium gunteri* became the second most dominant species after *A. tepida* in the 0-0.5 cm layer with a highly significant increase in density (two-way ANOVA results: $P < 0.001$).

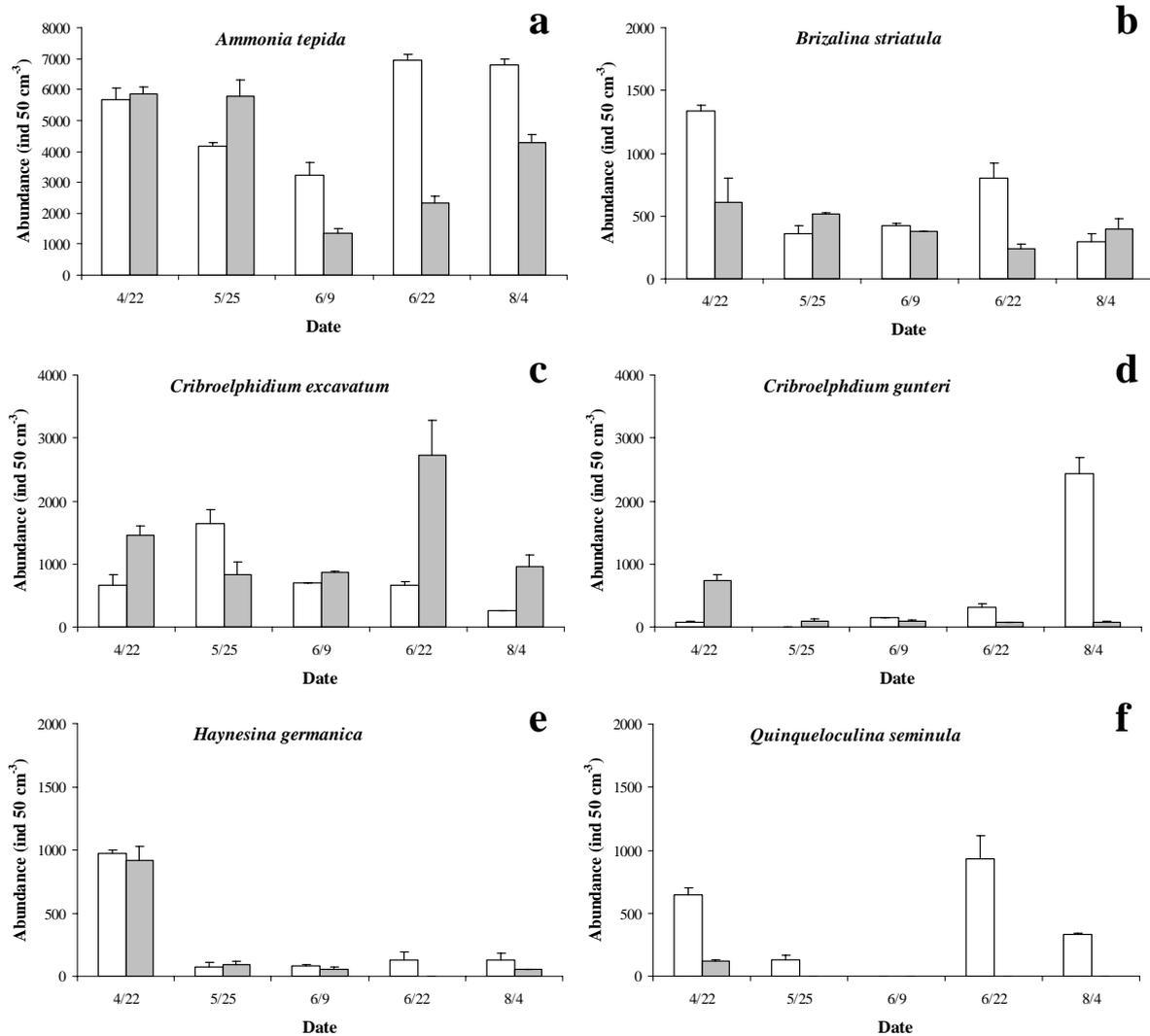


Figure 6. Abundances of *Ammonia tepida* (a), *Brizalina striatula* (b), *Criboelphidium excavatum* (c), *Criboelphidium gunteri* (d), *Haynesina germanica* (e) and *Quinqueloculina seminula* (f) at 0-0.5 (white) and 0.5-1 cm depth (grey) of sediment cores sampled at Ronce-Perquis from 22 April to 4 August.

5.5. Structure of living (stained) foraminiferal assemblages

From 22 April to 25 May, rank-frequency diagrams (RFDs) from topmost sediments (0-0.5 and 0.5-1 cm) appeared as a straight line (Figs. 7a, b). On 9 June and 22 June, RFD appeared to be more convex and those of 4 August linear concave. All RFDs of deeper layers (5-8 cm) were convex and characterized by a lower species richness than those of surface sediments (Fig. 7c). From 22 April to 4 August, large changes in RFDs appeared for surface sediments due to changes in species richness and species dominance (Figs. 7a, b, Appendix

A). On 22 April, *Ammonia tepida*, *Brizalina striatula* and *Haynesina germanica* dominated foraminiferal assemblages, composed of 14 species, in the 0-0.5 cm layer, and *A. tepida*, *Criboelphidium excavatum* and *B. striatula* dominated the low-diversity foraminiferal assemblage, made up of only 8 species, in the 0.5-1 cm layer. Several species were absent from surface sediments on 9 June such as *Bolivina pseudoplicata* Heron-Allen & Earland, *Brizalina variabilis* (Williamson), *Fissurina lucida* (Williamson), *Massilina secans* (d'Orbigny), *Adelosina bicornis* (Walter & Jacob), *Quinqueloculina jugosa* Cushman, *Q. seminula* (which was the second most abundant species on 22 June), *Reophax scorpiurus* de Monfort, *Rosalina* cf. *vilardeboana* (d'Orbigny) and *Spirillina vivipara* Ehrenberg (only recorded on 22 April). In contrast, several species were recorded mainly on 9 June in surface sediments, such as *Brizalina spathulata* (Williamson), *Bulimina elegans* d'Orbigny and *Eggerelloides scabrus* (Williamson), the later being recorded earlier in both the 3-5 and the 5-8 cm layers on 22 April (Appendix A).

Foraminiferal assemblages from the 5-8 cm sediment layers were dominated equally by two species i.e. *Ammonia tepida* and *Criboelphidium excavatum*, and this explained the more convex shape of the RFDs (Fig. 7c). The third most abundant species was *C. gunteri*, but on 9 and 22 June, *C. gunteri* was not recorded and was replaced by *Haynesina germanica*. From 22 April to 4 August, no differences in the shape of the RFDs from the 5-8 cm layers were apparent although a higher number of rare species was recorded on 22 April (Fig. 7c). The dominance by species reported on 22 April i.e. *A. tepida*, *C. excavatum* and *C. gunteri* was modified on 9 and 22 June but recovered on 4 August (Appendix A).

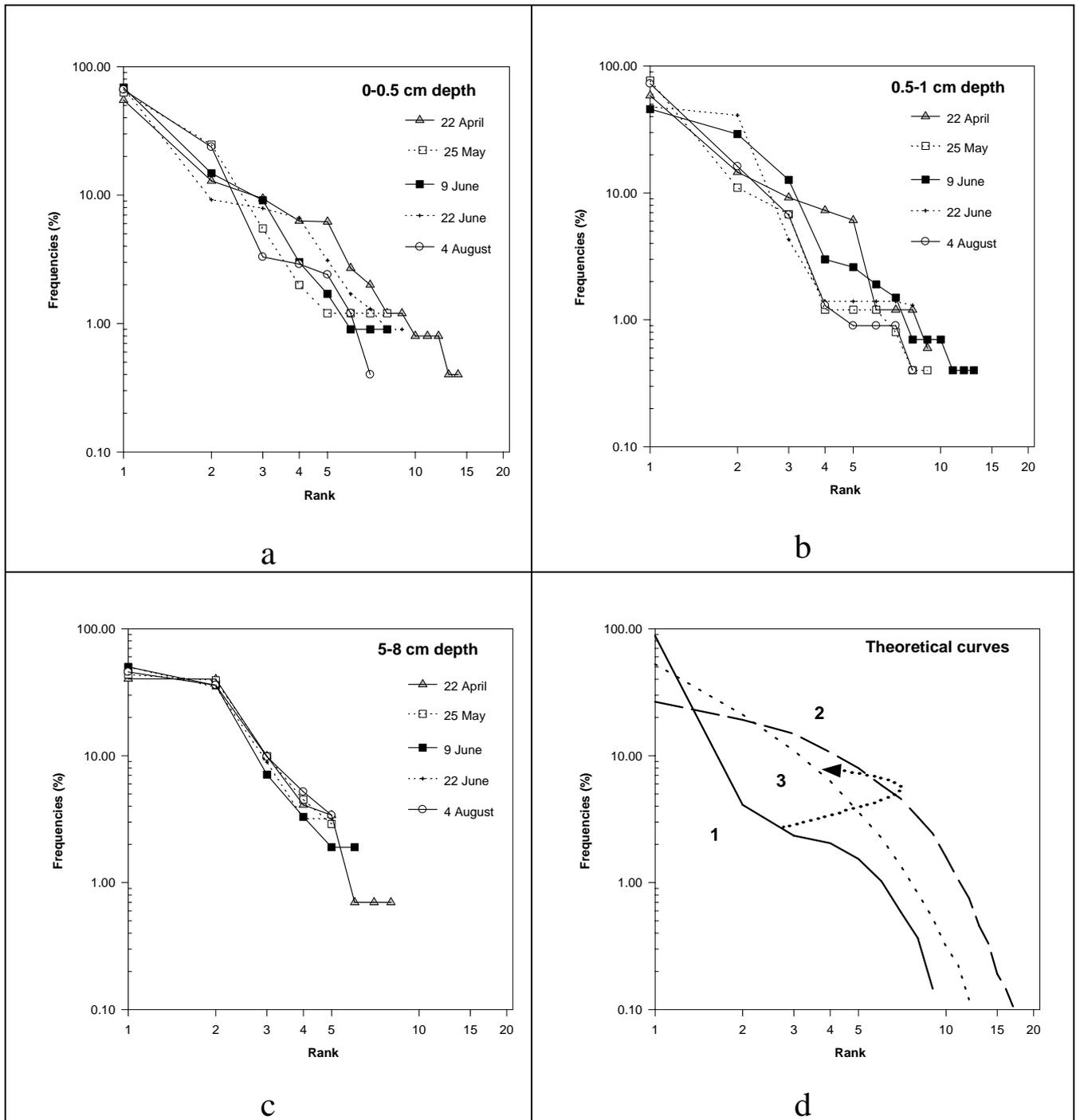


Figure 7. Benthic foraminifera rank-frequency diagrams at 0-0.5 (a), 0.5-1 (b) and 5-8 cm depth (c) of sediment cores sampled at Ronce-Perquis from 22 April to 4 August and theoretical RFD curve shapes (d, 1: linear-concave = pioneer assemblage, 2: convex = intermediate assemblage and 3: straight-line = mature assemblage, dotted arrow = example of ecological succession: recovery in the assemblage).

5.6. Size-frequency distributions of *Ammonia tepida*

Temporal changes in the size-frequency distributions of *Ammonia tepida* from both the 0-0.5 and the 0.5-1 cm layers are shown in Fig. 8. On 22 April, small individuals (175-275 μm in diameter) dominated the population in the 0-0.5 cm layer, whereas bigger specimens (300-475 μm) were also abundant in the 0.5-1 cm layer (K-S test results: $P < 0.001$). Over April and May, specimens grew and 425-500 μm specimens dominated both histograms from 25 May. However, these histograms significantly differed from each other due to a higher proportion of bigger specimens within surface sediments (K-S test results: $P < 0.001$). Major mortalities occurred between the end of May and 9 June leading to size-frequency distributions between the two sediment layers becoming homogeneous (K-S test results: $P = 0.23$). At the end of June, size-frequency distributions of the two sediment layers differed in the occurrence of large specimens ($> 450 \mu\text{m}$ in length) in 0.5-1 cm depth which led to a significant difference between the layers (K-S test results: $P < 0.05$). On 4 August, huge numbers of juveniles occurred only in the surface sediment layer, while larger specimens dominated the *A. tepida* population of the 0.5-1 cm depth (Fig. 8, K-S test results: $P < 0.001$).

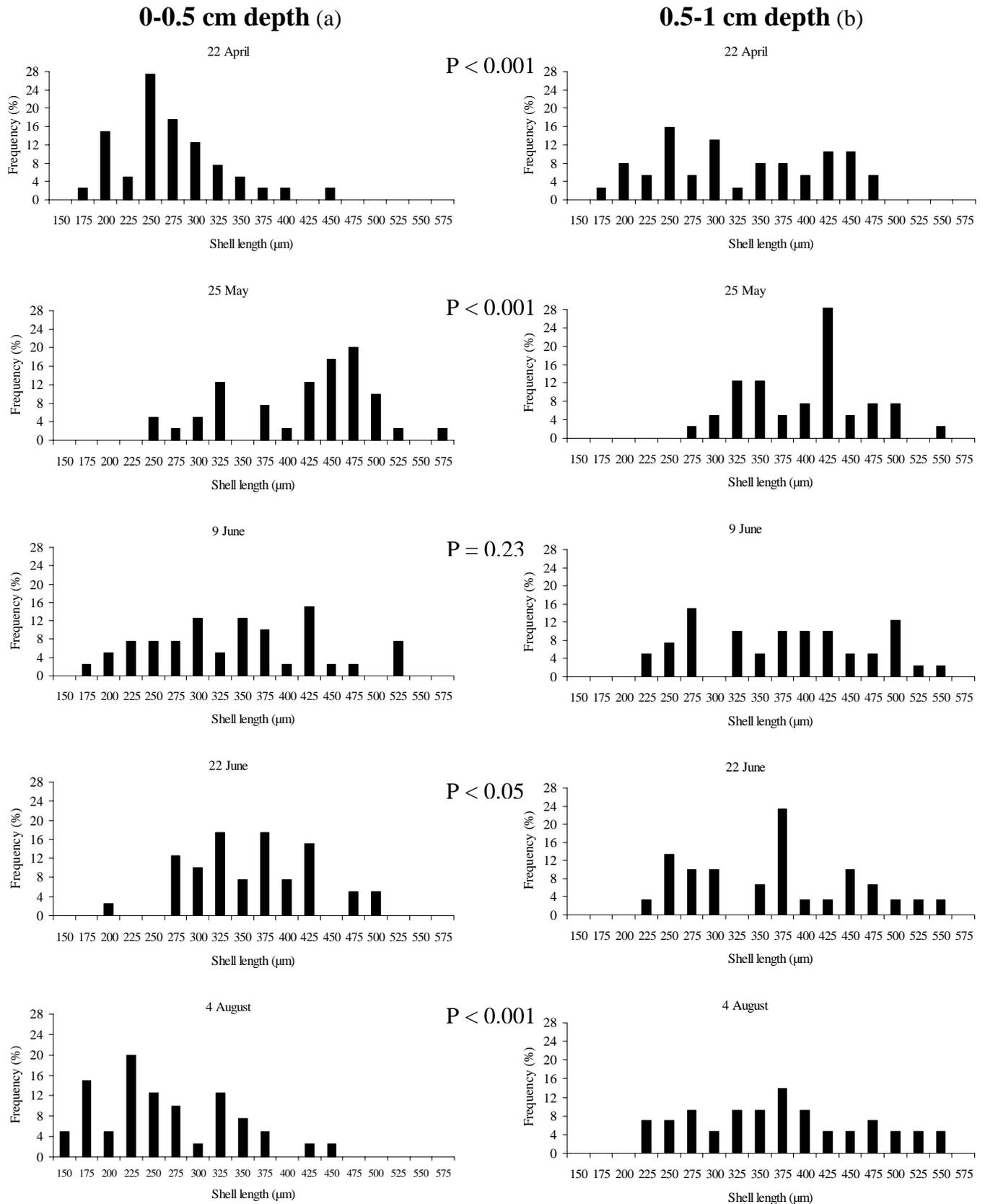


Figure 8. Changes in *Ammonia tepida* size class frequencies at 0-0.5 (a) and 0.5-1 cm depth (b) of sediment cores sampled at Ronce-Perquis from 22 April to 4 August and P values are statistics for K-S test.

6. Discussion

6.1. Microdistribution of living (stained) foraminifera

It is well known that patchiness may be an important issue, particularly in stressed, shallow systems like intertidal mudflats. The microdistribution of foraminifera may induce bias, especially on absolute abundances (see a review in Morvan *et al.*, 2006). Most authors (e.g. Alve & Murray, 2001 ; Licari *et al.*, 2003) made replicates when they used core sampling method. In contrast, a study on salt marsh foraminifera microhabitats by Goldstein *et al.* (1995) had only a single core per sampling site. In the present study, the potential bias due to small-scale patchiness of foraminifera was tested by using two different sampling methods. The t-tests for paired data indicate that similar results were obtained with both methods. This suggests that small-scale patchiness of foraminifera does not affect significantly the results in the study site during the sampling period and that the collection of a single core per sampling date did not induce significant biases.

6.2. Short-term hypoxic conditions

From the end of May to mid-June, the geochemical characteristics at the water-sediment-interface and within the sedimentary column underwent marked changes. A sudden decrease in Chl *a* concentrations occurred during the second week of June. An increase in POC and PON values was found on 9 June and hypoxic conditions in the water column from 25 May to 9 June (Table 1). At the same time, high concentrations of dissolved ammonia, which is composed of un-ionised (NH₃-N) and ionised forms (NH₄⁺), were recorded in the sediment porewater in the upper horizons of sediment cores. The anaerobic oxidation of organic nitrogen yielded the un-ionised form which is the most toxic to aquatic organisms

(Kir *et al.*, 2004). A decrease in microphytobenthos concentrations occurred also when the NH_4^+ concentrations were the highest. Important amounts of biodeposits, which accumulated during autumn and winter under the oyster culture tables (Lerat *et al.*, 1985), led to organic enrichment of the sediment (Sornin *et al.*, 1983 ; Ottman & Sornin, 1985), followed by remineralisation. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values from the top 1 cm of sediments also confirmed that oyster biodeposits contribute to the organic enrichment of the sediment (Feuillet-Girard *et al.*, 1994 ; Riera *et al.*, 1996 ; Kang *et al.*, 1999). In association with the increasing temperatures during spring and early summer diurnal emersions, the remineralisation of accumulated organic matter on intertidal mudflats is accelerated (Mazouni *et al.*, 1996 ; Vouvé *et al.*, 2000). Sediment-water exchanges were altered and short-term sediment anoxia likely occurred within surface sediments. Feuillet-Girard *et al.* (1988) indicated that sediment anoxia permits NH_4^+ fluxes from the sediment to the water column. Santschi *et al.* (1990) reported the redox sequence commonly observed in time and space. A value of -160 mV is characteristically observed at 40 cm depth, associated with sulphate reduction. However, we observed this value at only 1 cm depth. Anaerobic processes occurred at very shallow depths, due to enhanced remineralisation which produced sulfide in the topmost layers on 1 June. Thus, both organic enrichment by oyster cultures and seasonal warming induced an alteration of the biochemical cycles in the sedimentary column.

6.3. Temperature, hypoxia and ammonium: limiting factors for living foraminifera

As seen previously, high temperatures and hypoxic waters characterised the critical period from the end of May to mid-June. This environmental disturbance strongly affected living (stained) foraminiferal assemblages through significant modifications in the density and

the population structure between 25 May and 9 June, and may have contributed to the maximum of mortality for oysters that occurred from early to mid-June.

Large amounts of organic matter in the sediments and high temperatures are known to enhance foraminifera development. Lee & Müller (1974) demonstrated that the optimal range of temperature for reproduction of coastal species is between 20 and 30°C. The generation time of *Ammonia tepida* shifts from 88 days at 20°C, to 33 days at 30°C (Bradshaw, 1961). In our study however, the temperature range previously found most favourable for foraminifera reproduction coincided with the period of maximal decline in foraminifera abundances. Temperatures were not high enough to explain such a mortality, which could be explained by a synergetic effect of several deleterious parameters. The combination of a general increase and diurnal pulses in temperature may boost the remineralisation of accumulated organic matter (Vouvé *et al.*, 2000). This remineralisation consumes oxygen and may in turn lead to oxygen depletion in the ambient water and the surface sediment porewater. Thus, temperature may have a paradoxical effect on living foraminifera such that temperature enhances the reproduction until a critical value above which it becomes an indirectly limiting factor through its influence on biogeochemical processes.

Oxygen is a prime factor controlling and structuring benthic ecosystems, including their foraminiferal assemblages (den Dulk *et al.*, 2000). Depending on the level of oxygenation, sensitive species of foraminifera may or may not be present. For instance, *Elphidium magellanicum* and *Stainforthia fusiformis* are oxytolerant species (Alve, 1995a ; Gustafsson & Nordberg, 2000). In this study, hypoxic conditions (20 % air-saturated water, Eh=-160 mV) occurred from 26 May and 10 June. Simultaneously, the structure of the foraminiferal assemblages was modified.

From the RFDs established for the three layers (0-0.5, 0.5-1 and 5-8 cm), it appeared that foraminiferal assemblages in the topmost sediments were more affected than those in the deepest which were equally dominated by two species for the entire survey period. Changes

in RFDs are sensitive to events that affects dynamics of foraminiferal populations such recruitment and mortality. Large recruitment of a dominant species increases both its abundance and rank and lead to a shift in RFDs from intermediate or mature stages (curves 2 and 3) to pioneer stage (curve 1). In the uppermost slice, the living foraminiferal assemblage was at a mature stage on 22 April and five species dominated: *Ammonia tepida*, *Brizalina striatula*, *Haynesina germanica*, *Criboelphidium excavatum* and *Quinqueloculina seminula*. This assemblage was subsequently altered by 9 June and species dominances were similar to those of deeper layers. At the same time, only *A. tepida* dominated the assemblages. The other species declined but did not disappear totally. From late June, a recovery in environmental conditions allowed regeneration and reorganisation of the living foraminiferal assemblages dominated by large recruitments of juvenile *A. tepida*. Contrary to the topmost layers, benthic foraminiferal assemblages in the 5-8 cm slice were not modified during the hypoxic crisis recorded in surface sediment. RFDs indicated that the assemblages were constant in shape, with *A. tepida* and *C. excavatum* as the dominant species, on all sampling dates. Environmental conditions in the 5-8 cm slice remained fairly similar during the study, and the same two species appeared to be tolerant of the anoxia that occurs regularly at this level.

6.4. *Haynesina germanica* and *Brizalina striatula* (sensitive species), *Ammonia tepida* (tolerant species) and *Criboelphidium gunteri* (pioneer species)

Many foraminiferal species have been reported to be tolerant to oxygen depletion and organic matter enrichment. For instance, Bernhard (1993) indicated that meiofauna taxa (ostracoda, nematods and copepods) totally disappear during anoxia whereas living foraminifera were tolerant to short periods of anoxia and sulfide fluxes. The living benthic foraminiferal assemblages described in our study illustrate their resistant capacity, e.g.

Ammonia tepida dominated the stained assemblage during the whole sampling period with an average occurrence of 80 %. Samir (2000), in his study on the foraminiferal assemblages of the Nile delta, also reported *A. tepida* as the most tolerant species in environments submitted to organic pulses. Armynot du Châtelet *et al.* (2004) reported the same characteristic for *A. tepida* in their study on foraminiferal assemblages in moderately polluted harbours. Moreover, although its abundances declined, *A. tepida* was able to regenerate rapidly as a recruitment of juveniles occurred in August, characterised by individuals with three chambers or fewer.

The abundances of *Haynesina germanica* and *Brizalina striatula*, however decreased significantly and rapidly during the hypoxia event. They appeared to be sensitive to organic degradation and anoxia, in contrast to Armynot du Châtelet *et al.* (2004) and Debenay *et al.* (2005) description of *H. germanica* as tolerant to organic matter enrichment. Thus, both hypoxia and high ammonia concentrations may be the main variables explaining the decline of *H. germanica*. Observations of living foraminiferal assemblages on 4 August, showed that the abundance of *Criboelphidium gunteri* had increased significantly whereas the abundances of the other species were still low and *C. gunteri* had become the dominant species together with *A. tepida*. Debenay *et al.* (2006) reported *C. gunteri* as a pioneer species. Moreover, Boudreau *et al.* (2001) reported this species to occur in fresh waters showing its great adaptability to various environmental conditions. In their study, they observed a rapid development of *C. gunteri*, and concluded that it is a pioneer species. *C. gunteri* appears better specialised for colonisation and dispersal than the other species in this study.

7. Conclusion

The remineralisation of the organic matter that had accumulated under the oyster racks was controlled by the seasonal warming. This occurred in conjunction with an hypoxic crisis in the water column at the beginning of the warmest season. We have found that living (stained) foraminiferal assemblages in the topmost layer were significantly altered during this warm-season hypoxic event, and that living (stained) foraminiferal responses were species specific. *Haynesina germanica* and *Brizalina striatula* are sensitive to hypoxia and ammonia concentration and changes in their abundance may be considered as good proxies for such events. However, sensitive species did not totally disappear. *Ammonia tepida* appears as a tolerant species capable of regenerating its abundances rapidly and *Criboelphidium gunteri* appears as a pioneer species able to rapidly colonize the topmost sediment layers after the warm-season hypoxic event. These results from living (stained) foraminiferal dynamics and assemblage structures finally support the idea that toxic changes in sediment biochemistry are involved in Pacific oyster summer mortalities.

8. Acknowledgements

The authors are grateful to F. Blouin[†], P. Malestroit, J.-L. Seugnet, L. Joassard and M. Bréret for their assistance during field and laboratory work. This study was supported by CNRS and IFREMER through the program on summer mortality of Pacific oysters “MOREST” conducted by J.-F. Samain. This study also received support from the Région Poitou-Charente. V.B. was supported by a PhD grant from Angers Agglomération. The paper benefited from the helpful comments of David B. Scott, Hugh Grenfell, Peter Frenzel, two anonymous referees and the editor J. Widdows.

Appendix A. Benthic foraminifera: relative abundance of each species per sample according to depths in sediment cores sampled from 22 April to 4 August 2004 (“0”: relative abundances >0 and <1 per 50 cm³ of sediment).

Sample date	04/22/2004					05/25/2004					06/09/2004					06/22/2004					08/04/2004				
	0-0.5	0.5-1	1-3	3-5	5-8	0-0.5	0.5-1	1-3	3-5	5-8	0-0.5	0.5-1	1-3	3-5	5-8	0-0.5	0.5-1	1-3	3-5	5-8	0-0.5	0.5-1	1-3	3-5	5-8
<i>Ammonia tepida</i>	55	59	47	56	40	63	77	43	38	39	69	46	45	40	50	69	41	54	52	50	66	73	70	52	45
<i>Bolivina pseudoplicata</i>	1
<i>Brizalina</i> cf. <i>seminuda</i>	0	1	.
<i>Brizalina</i> sp.	1
<i>Brizalina spathulata</i>	1
<i>Brizalina striatula</i>	13	6	6	3	4	5	7	7	15	4	9	13	10	3	3	8	4	14	5	.	3	7	8	9	5
<i>Brizalina variabilis</i>	.	.	1	.	1	1
<i>Bulimina elegans</i>	1	.	.	.	1	1	.	1	.	.	1
<i>Buliminella elegantissima</i>	1	1	0	1	.	1	.	.	6	.	.	3	1	0	.	2	1	.	2	.	.	1	1	.	.
<i>Criboelphidium excavatum</i>	6	15	27	25	40	25	11	37	28	44	15	29	30	51	36	7	48	16	19	35	2	16	16	25	35
<i>Criboelphidium gunteri</i>	1	7	11	6	10	.	1	4	13	10	3	3	10	5	.	3	1	10	15	.	24	1	3	8	10
<i>Cribratomoides jeffreysii</i>	0
<i>Eggerelloides scabrus</i>	.	.	.	3	1	.	0	.	.	.	1
<i>Fissurina lucida</i>	1
<i>Fursenkoina</i> sp.	0	0
<i>Gavelinopsis praegeri</i>	.	1	2	2	3
<i>Haynesina germanica</i>	9	9	3	6	3	1	1	7	.	3	2	2	2	.	7	1	.	.	8	9	1	1	0	2	3
<i>Hopkinsina pacifica</i>	1	1	.	2	.	.	.	1	2	.	.	.	0	1	.	.
<i>Massilina secans</i>	.	1
<i>Adelosina bicornis</i>	1
<i>Quinqueloculina jugosa</i>	0
<i>Quinqueloculina seminula</i>	6	1	.	.	.	2	9	.	4	.	.	3
<i>Quinqueloculina</i> sp.	1
<i>Quinqueloculina stelligera</i>	3	.	1	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2	3
<i>Reophax scoriurus</i>	2	.	1
<i>Rosalina</i> cf. <i>vilardeboana</i>	1
<i>Spirillina vivipara</i>	0
<i>Spirobolivina</i> sp.	0	.	.	.	1
<i>Stainforthia fusiformis</i>	.	.	1	1	1	2	.	.	.	1	1	2	.
<i>Textularia earlandi</i>	1	1	1	.	.	.

**Chapitre 2. Interaction entre le mode de
bioturbation de la macrofaune et la répartition
verticale des foraminifères benthiques vivants :
utilisation de la tomodesitométrie axiale**

1. Résultats

1.1. Répartition verticale de la faune vivante dans la colonne sédimentaire

1.1.1. Les foraminifères

Avec huître (Rivedoux 4)

L'assemblage des foraminifères est dominé par les espèces *Ammonia tepida* et *Criboelphidium excavatum* (Tableau 1). Seulement 51 foraminifères vivants ont été observés dans la carotte de sédiment prélevé appartenant à 9 espèces différentes. La majorité des foraminifères vivants (87%) est regroupée dans le 1^{er} cm de sédiment (Fig. 1).

Tableau 1 : Richesse spécifique et nombre d'individus observés par espèce de foraminifère vivant dans les différentes couches sédimentaires de la station R4 de Rivedoux

	Couches sédimentaires		
	0-1	1-11	11-24
<i>Ammonia tepida</i>	6	12	1
<i>Brizalina</i> spp.		4	
<i>Brizalina striatula</i>	7	4	
<i>Buliminella elegantissima</i>		1	
<i>Criboelphidium excavatum</i>	1	3	2
<i>Cribrononion gerthi</i>		1	
<i>Eggerelloides scabrus</i>		1	
<i>Fissurina lucida</i>	4		
<i>Haynesina germanica</i>		1	
<i>Hopkinsina pacifica</i>	2		
<i>Quinqueloculina seminula</i>		1	
Richesse spécifique	5	9	2

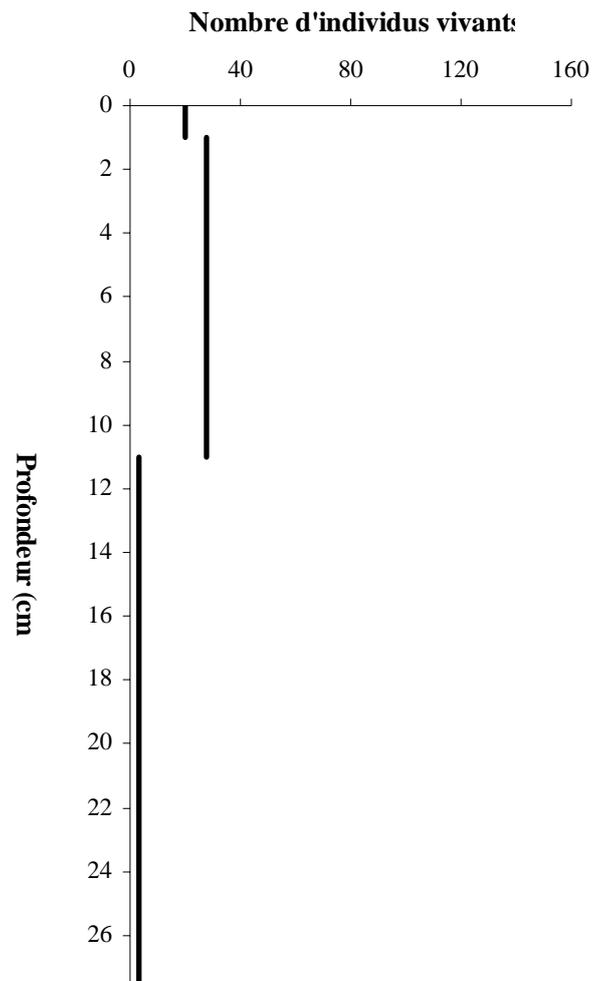


Figure 1 : Répartition verticale des foraminifères vivants (en nombre total d'individus observés) dans la colonne sédimentaire (0-1, 1-11 et 11-24) des sédiments de la station R4 de Rivedoux.

Sans huître (Esnandes)

Au total, 645 foraminifères benthiques vivants ont été observés dans la colonne sédimentaire prélevée dans la station d'Esnandes. Onze espèces ont été identifiées dans les différentes couches sédimentaires (Tableau 1), les espèces *Ammonia tepida*, *Haynesina germanica* et *Criboelphidium excavatum* dominant dans cet ordre l'assemblage de foraminifères. Seulement 21 % des individus sont concentrés dans la couche 0-1 cm alors que 48 % et 31 % des foraminifères vivants sont observés dans les couches 1-10 cm et 10-30 cm respectivement (Fig. 2).

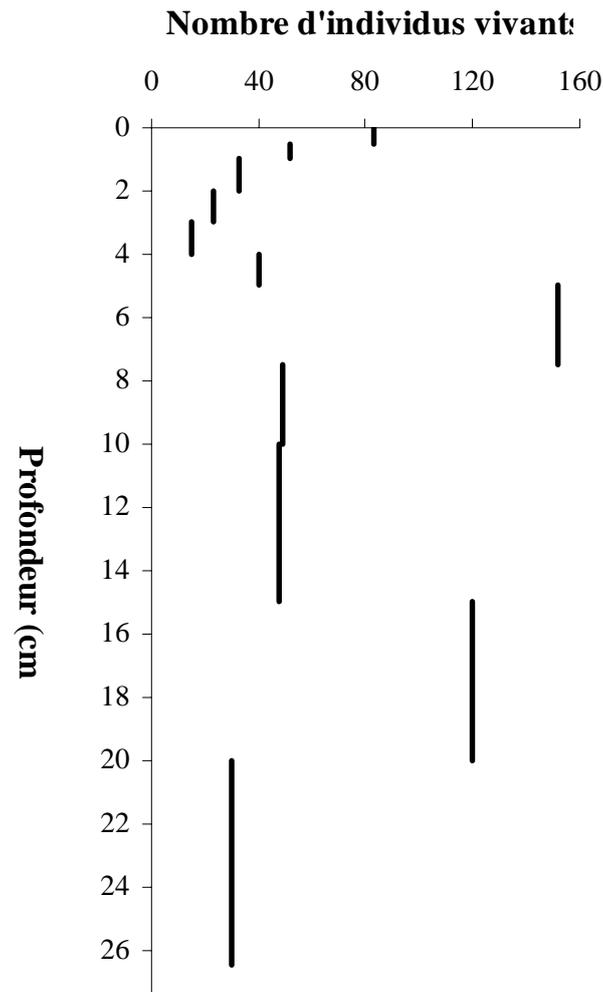


Figure 2 : Répartition verticale des foraminifères vivants (en nombre total d'individus observés) dans la colonne sédimentaire (0-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2, 2-3 ; 3-4 ; 4-5 ; 5-7,5 ; 7,5-10 ; 10-15 ; 15-20 et 20-26,5) des sédiments de la station d'Esnandes.

Les espèces *Ammonia tepida* et *Criboelphidium excavatum* sont observées à la fois en surface et en profondeur (Fig. 3), le plus grand nombre d'individus étant concentré dans la couche 5-7,5 cm (Tableau 2). Au contraire, l'espèce *Haynesina germanica* est surtout observée vivante dans la couche de surface à Esnandes

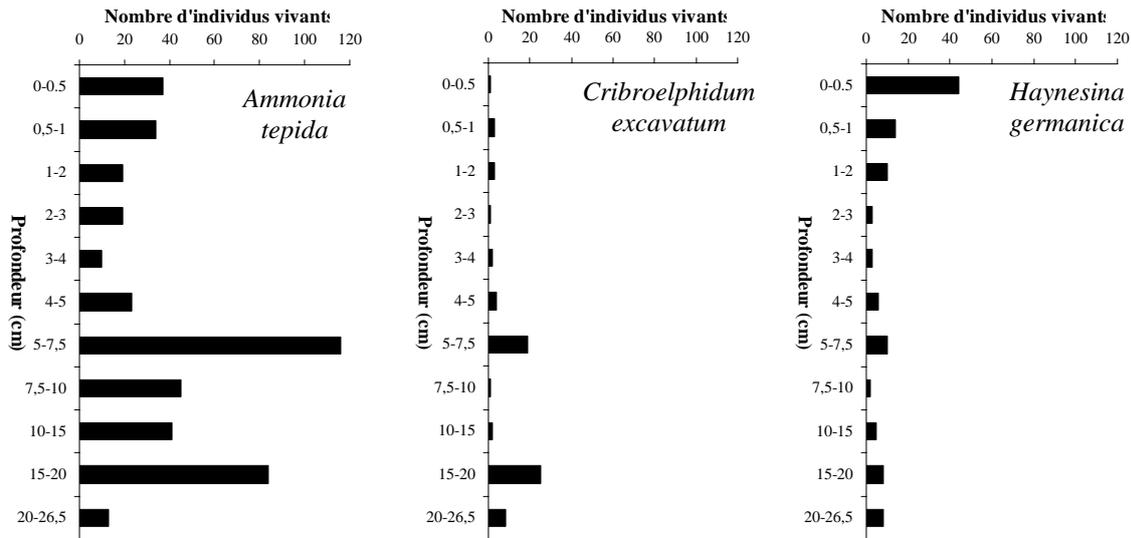


Figure 3 : Répartition verticale des trois espèces dominantes dans l'assemblage de foraminifères vivants des sédiments d'Esnandes.

1.1.2. La macrofaune

Sans huître (Esnandes)

Les assemblages de la macrofaune sont composés d'1 espèce de gastéropode, de 3 bivalves et de 3 polychètes (Tableau 3). Le gastéropode *Hydrobia ulvae* est distribué principalement dans les couches superficielles. Le bivalve *Abra tenuis* est observé dans les 2 premiers centimètres de sédiment alors que le bivalve *Scrobicularia plana* est dominant dans la tranche 2-7,5 cm. Le polychète *Streblospio shrubsolii* est observé dans la tranche 0-3 cm alors que *Nephtys hombergii* et *Nereis diversicolor* dans toute la colonne sédimentaire. Ainsi, une partie du corps d'un individu *N. hombergii* a été retrouvée dans la tranche 1-2 cm et le pygidium de cet individu dans la tranche 5-7,5 cm, montrant la continuité de la galerie de cet individu dans la carotte prélevée.

Tableau 2 : Richesse spécifique et nombre d'individus observés par espèce de foraminifère vivant dans les différentes couches sédimentaires de la station d'Eslandes

	Couches sédimentaires										
	0-0,5	0,5-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-7,5	7,5-10	10-15	15-20	20-26,5
<i>Ammonia tepida</i>	37	34	19	19	10	23	116	45	41	84	13
<i>Bolivina pseudoplicata</i>							1				
<i>Brizalina spp.</i>								1			
<i>Brizalina striatula</i>	1					3	1			3	1
<i>Cassidulina crassa</i>						1					
<i>Criboelphidium excavatum</i>	1	3	3	1	2	4	19	1	2	25	8
<i>Criboelphidium gunteri</i>		1	1			2	3				
<i>Cribronionion gerthi</i>							1				
<i>Gavelinopsis praegeri</i>							1				
<i>Haynesina germanica</i>	44	14	10	3	3	6	10	2	5	8	8
<i>Stainforthia fusiformis</i>						1					
Richesse spécifique	4	4	4	3	3	7	8	4	3	4	4

Tableau 3 : Nombre d'individus observés de nématodes, d'ostracodes et par espèce de la macrofaune dans les différentes couches sédimentaires de la station d'Eslandes.

	Couches sédimentaires										
	0-0,5	0,5-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-7,5	7,5-10	10-15	15-20	20-26,5
<i>Hydrobia ulvae</i>	21	16	1	1	2	0	2	0	0	0	0
<i>Abra tenuis</i>	8	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scrobicularia plana</i>	0	0	0	5	5	2	2	0	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Streblospio strubsolii</i>	6	9	27	5	0	1	0	0	0	0	0
<i>Nephtys hombergii</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Nereis diversicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Nématodes	25	34	9	7	4	15	6	0	1	0	0
Ostracodes	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Total Polychètes	6	10	27	5	0	1	0	1	1	0	0
Total Bivalves	8	4	1	5	6	2	2	0	0	0	0
Total Macrofaune	35	30	29	11	8	3	4	1	1	0	0

1.2. Quantification de l'activité bioturbatrice de la macrofaune benthique endogée (cas de la station d'Esnandes)

Les structures fabriquées par la macrofaune sont visibles à l'œil nu sur la carotte de sédiment prélevée à la station d'Esnandes (Fig. 4). Le sédiment est très remanié le long d'une galerie comme le montre le sédiment de couleur brune oxygénée.



Figure 4 : Sédiment oxygéné autour du terrier d'un annélide sur la carotte sédimentaire prélevée à Esnandes.

Au contraire, il existe peu de structures construites par la macrofaune dans la colonne sédimentaire de Rivedoux 4 (Fig. 5, 6). Sur les images en 3D, la couche bioturbée est plus importante dans la colonne sédimentaire du site sans culture d'huître comparé au site avec cultures (Fig. 5).



Figure 5 : Images 3D des carottes prélevées (A : Rivedoux 4, B : Esnandes)

Sur les images en coupe longitudinale issues du scanner médical, il est possible de voir distinctement ces structures (Fig. 6 et 7). Elles sont plus diversifiées pour la carotte de la station d'Esnandes.

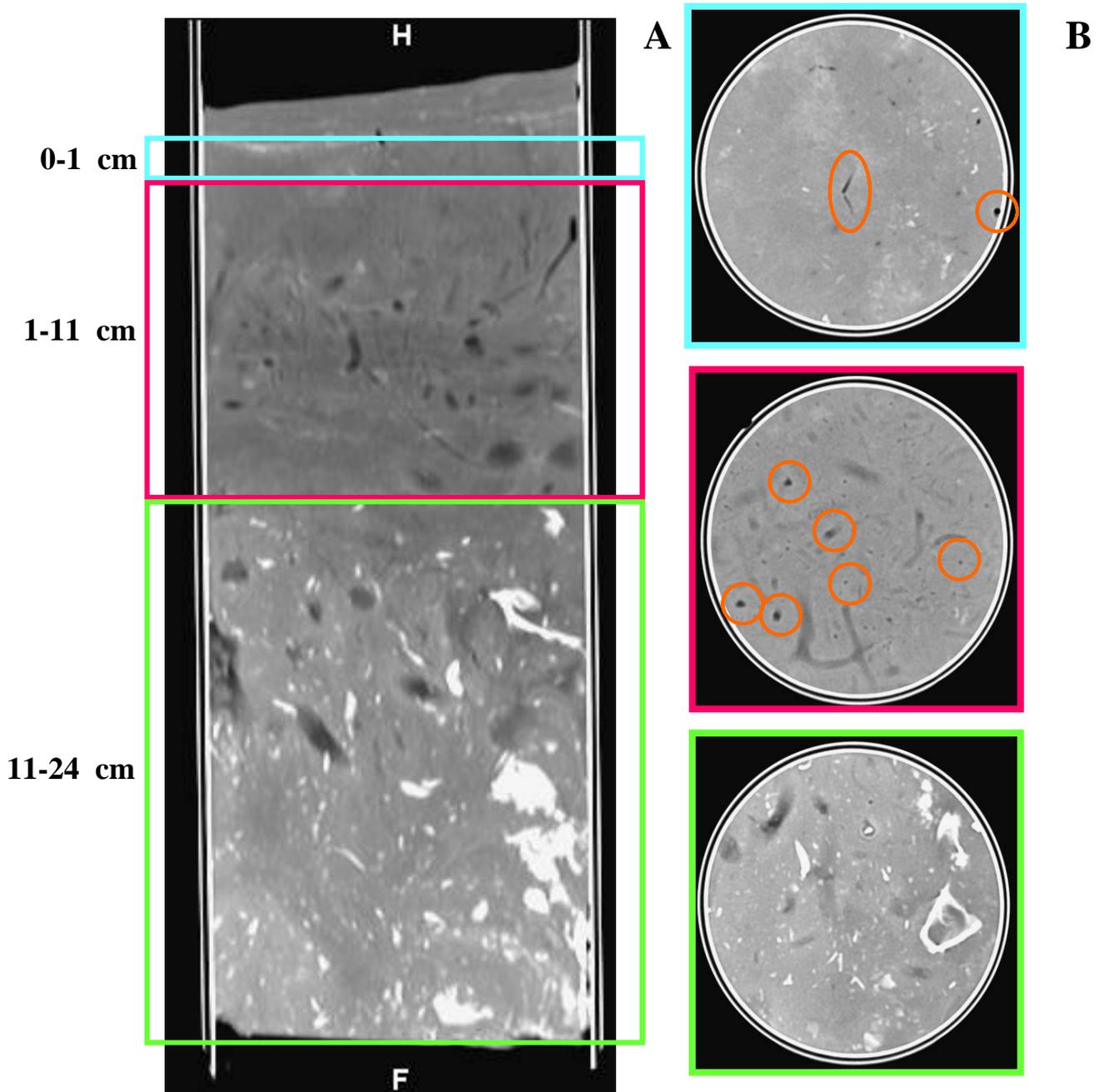


Figure 6 : Coupes longitudinale (a) et transversales (b) de la carotte sédimentaire prélevée dans la station R4 de Rivedoux obtenues grâce à l'utilisation de la tomographie axiale (rond orange : polychètes cirratulidés)

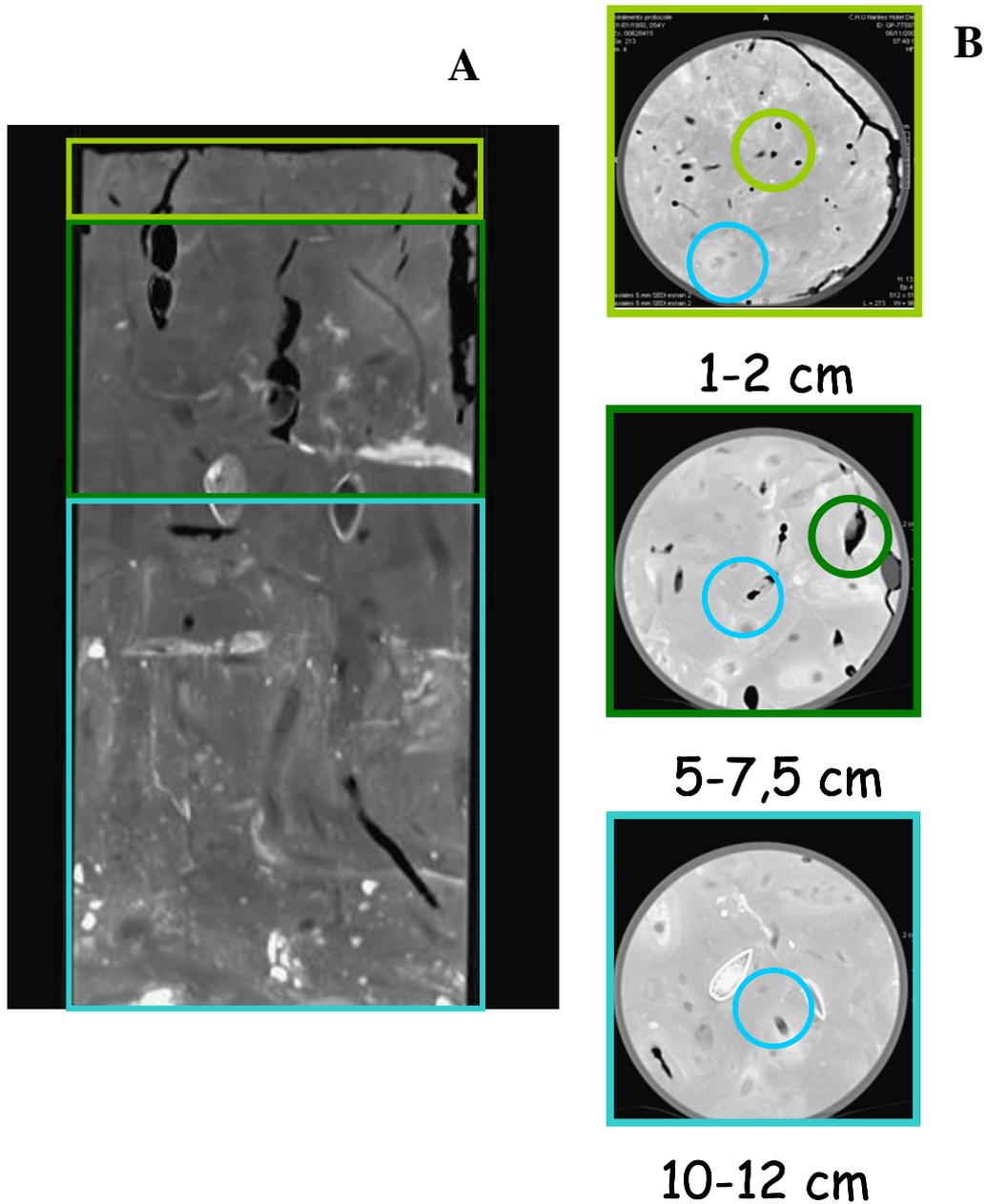


Figure 7 : Coupes longitudinale (a) et transversales (b) de la carotte sédimentaire prélevée dans la station d'Esnandes obtenues grâce à l'utilisation de la tomodynamométrie axiale (rond vert clair : siphons des bivalves, rond vert foncé : coquille et corps des bivalves et rond bleu : polychètes néreidés et nephtydés).

Pour la station d'Esnandes, par analyse des coupes transversales, il est ainsi possible de séparer les structures dues au corps des bivalves avec la coquille, de leurs siphons et des terriers des polychètes. Ainsi, dans la tranche 0-4 cm, 5 % du volume de la carotte est occupé par les siphons des bivalves et les terriers des polychètes (Fig. 7). Dans la tranche 4-8 cm,

jusqu'à 7 % du volume de la carotte est occupé par le corps des bivalves avec leur coquille. Les terriers des polychètes occupent entre 0,8 % et 2 % du volume de la carotte dans les tranches 6-8, 10,5-13 et 14,5-15 cm. Au delà de 26 cm de profondeur, le volume des structures biogènes dans le sédiment de la station d'Esnandes devient nul.

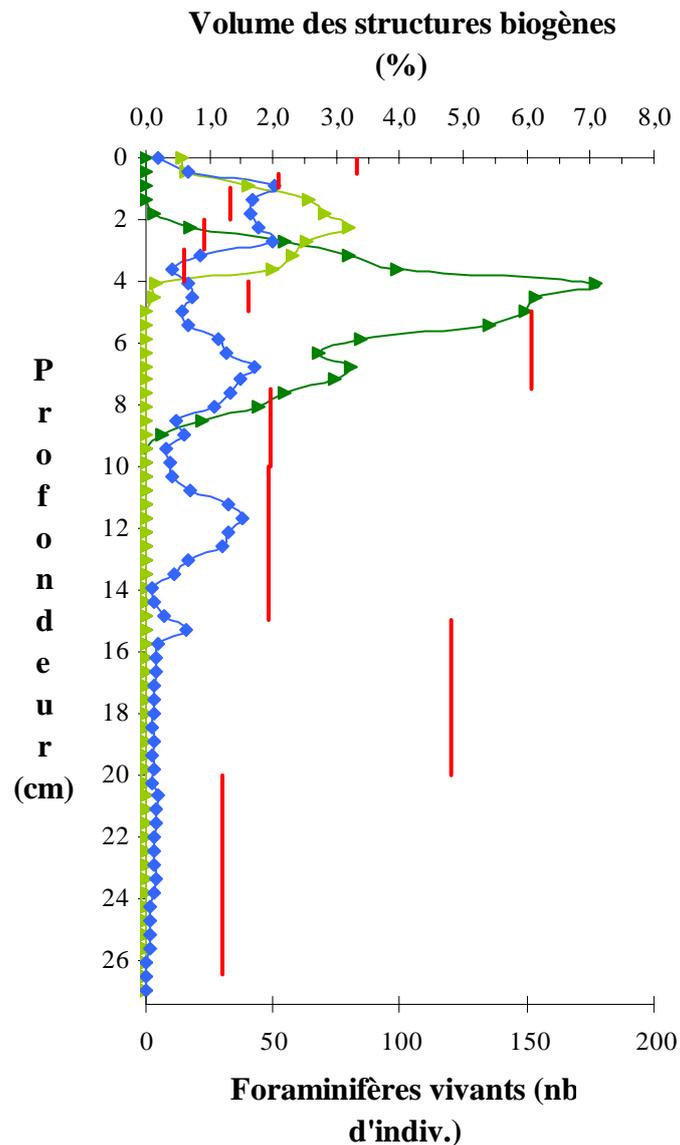


Figure 8 : Volume des structures biogènes des siphons des bivalves (vert clair), du corps des bivalves avec la coquille (vert foncé) et des polychètes (bleu) et répartition des foraminifères vivants dans la colonne sédimentaire (trait rouge, en nombre d'individus comptés par tranche).

2. Discussion

Bien qu'ils soient le plus souvent observés et étudiés à partir de prélèvement réalisés dans le 1^{er} cm du sédiment, les foraminifères colonisent la colonne sédimentaire au-delà de 5 cm de profondeur et jusqu'à 30 cm (Moodley, 1990 ; Goldstein *et al.*, 1995 ; Gooday *et al.*, 1996 ; Culver & Horton, 2005 ; Tobin *et al.*, 2005). Les foraminifères sont capables de migrer activement dans la colonne sédimentaire (Severin & Erskian, 1981 ; Severin *et al.*, 1982 ; Severin, 1987 ; Kitazato, 1988 ; Wetmore, 1988 ; Weinberg, 1991) ou d'être transportés passivement par l'activité bioturbatrice de la macrofaune (Moodley, 1990). Plusieurs auteurs ont émis l'hypothèse que le remaniement du sédiment par la macrofaune benthique pourrait avoir un impact positif sur la colonisation des couches sédimentaires situées au-delà du 1^{er} cm (Moodley, 1990 ; Goldstein *et al.*, 1995 ; Fontanier *et al.*, 2002).

Dans la colonne sédimentaire de la station d'Esnandes, les foraminifères vivants ont été observés jusqu'à une profondeur de 26,5 cm. La majorité des individus vivants sont même concentrés au-delà de 3 cm de profondeur alors que de nombreuses études concluent que les foraminifères de surface sont les plus abondants et les plus représentatifs de l'assemblage d'un site (Gooday *et al.*, 1996 ; Culver & Horton, 2005 ; Tobin *et al.*, 2005). Parmi les trois espèces dominantes, l'espèce *Haynesina germanica* est exclusivement épibenthique, l'espèce *Ammonia tepida* est à la fois épibenthique et endogée et l'espèce *Criboelphidium excavatum* est endogée dans les sédiments de la station d'Esnandes. L'espèce *H. germanica* est généralement distribuée en surface et ne migre pas en profondeur, au contraire d'*A. tepida* qui a un régime mixte épigée/endogée comme l'espèce *A. beccarii* du même genre (Goldstein *et al.*, 1995) et de *C. excavatum* (Linke & Lutze, 1993). La plus forte proportion de *C. excavatum* en profondeur peut s'expliquer par sa grande capacité à extraire l'oxygène et par un métabolisme qui peut devenir facultativement anaérobie (Bernhard & Bowser, 1999).

La richesse spécifique et le nombre d'individus vivants de foraminifères diminuent de la surface jusqu'à une profondeur de 4 cm puis augmente significativement. Ce pic d'abondance et richesse spécifique des foraminifères est associé avec le maximum de volume bioturbé observé. A ce niveau, la bioturbation est due à la présence des corps et des coquilles du bivalve *Scrobicularia plana* et des polychètes *Nephtys hombergii* et *Nereis diversicolor*. Les bivalves sont des bio-diffuseurs, ils participent au mélange du sédiment dans leur zone de vie alors que le polychète *Nereis diversicolor* est un galerie-diffuseur, créant un réseau très dense de galeries permettant une irrigation plus importante des sédiments (François *et al.*, 1997 ; François *et al.*, 2002) (Fig. 9). Pour les bivalves, l'animal en place migre verticalement, stabilise le sédiment et fournit ainsi un refuge aux autres organismes endogés (Vaughn & Hakenkamp, 2001). Les *Nereidae* et en particulier *N. diversicolor* participent activement à l'oxygénation de la colonne de sédiment par leur mode de bioturbation (Tita *et al.*, 2000). Des insectes endogés d'eau douce sont aussi capables de créer des microhabitats oxiques en profondeur dans le sédiment avec des niveaux de saturation en oxygène supérieurs à 75 % (Wang *et al.*, 2001). La ventilation de ces insectes endogés augmente la pénétration de l'oxygène dans le sédiment, et les parois de leurs terriers sont enrichies en matière organique favorisant le développement de colonies bactériennes (Stief & de Beer, 2002 ; Stief *et al.*, 2004). Les parois des terriers de la macrofaune sont aussi activement colonisées par des bactéries (Reise, 1985 ; Marinelli *et al.*, 2002), source de nourriture potentielle pour les foraminifères (Bernhard & Bowser, 1992 ; Nomaki *et al.*, 2006), comme cela a été observé pour l'espèce *N. diversicolor* (Lucas *et al.*, 2003 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2004 ; Papaspyrou *et al.*, 2006). Les foraminifères vont ainsi bénéficier en profondeur des deux modes de bioturbation présents dans la colonne sédimentaire des sédiments d'Esnandes. La présence du bivalve *Scrobicularia plana* crée des cavités et les foraminifères vont pouvoir coloniser leurs parois. Ces cavités sont potentiellement irriguées par l'intermédiaire de

l'activité des galeries-diffuseurs *N. diversicolor* et *N. hombergii*. Les foraminifères peuvent donc être alimentés en oxygène et se nourrir des bactéries qui colonisent activement ces microhabitats de la matrice sédimentaire.

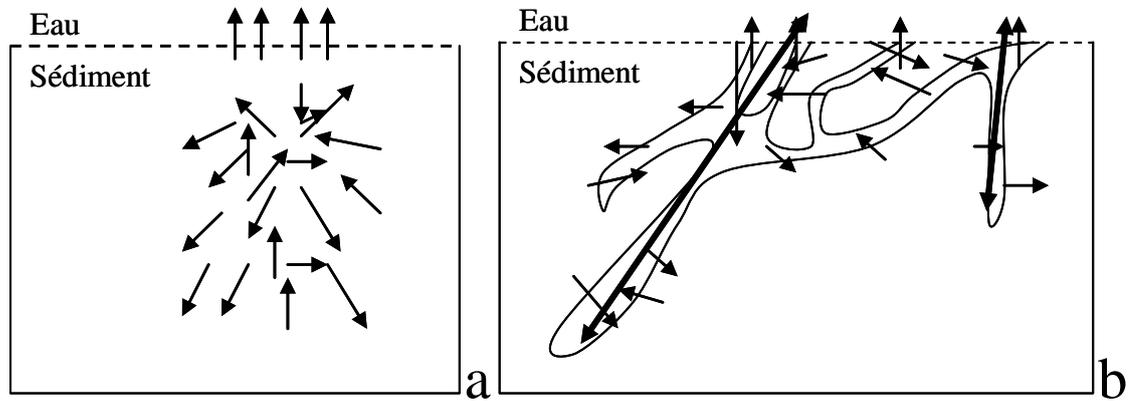


Figure 9 : Représentation schématique de l'activité de bioturbation des bio-diffuseurs (a) et des galerie-diffuseurs (b) dans la colonne sédimentaire (d'après François, 1999)

Dans les sédiments des sites soumis à l'ostréiculture, des changements dans les assemblages de la macrofaune ont été observés, les espèces tolérantes et opportunistes étant favorisées (Nugues *et al.*, 1996 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Kaiser, 2001 ; Mallet *et al.*, 2006 ; Duport *et al.*, sous presse). Duport *et al.* (sous presse) signalent que le changement de composition des assemblages vers des espèces opportunistes comme *Capitella capitata* diminue la bioturbation dans les sédiments et ainsi limite les voies d'oxygénation des couches de subsurface et de profondeur du sédiment. La qualité et l'intensité de l'activité bioturbatrice de la macrofaune sont en effet modifiées suivant les caractéristiques de l'assemblage (biomasse, densité, groupes fonctionnels) et des paramètres environnementaux. Dans les pertuis charentais, l'un des effets de l'ostréiculture pourrait être de modifier la composition faunistique des assemblages. Ainsi, l'analyse complémentaire de la carotte de sédiment prélevée dans les parcs ostréicoles (R4) montre que l'assemblage de la macrofaune est ici composé en majorité de deux espèces de petits polychètes *Streblospio shrubsolei* et *Pseudopolydora antenata*. Ces deux espèces appartiennent au groupe fonctionnel des convoyeurs vers le bas (Fig. 10).

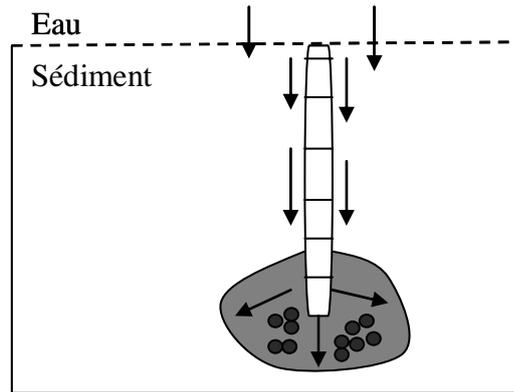


Figure 10 : Représentation schématique de l'activité de bioturbation des convoyeurs vers le bas dans la colonne sédimentaire (d'après François, 1999)

La diminution de la richesse spécifique a ici pour effet de modifier la diversité fonctionnel au sein de l'assemblage. L'activité de bioturbation est aussi moins importante du fait de l'influence réduite des convoyeurs vers le bas sur les processus dans la colonne sédimentaire. En réponse, le nombre de foraminifères vivants est significativement plus faible dans le site avec la présence de cultures ostréicoles comparé au site sans huître même si la richesse spécifique est similaire dans les deux sites. Les convoyeurs vers le haut limitent la répartition des foraminifères dans les couches de surface dans le site de Rivedoux.

Ainsi, dans les sites où l'activité de bioturbation est faible, les foraminifères colonisent principalement la couche superficielle de sédiment. Au contraire, dans le cas d'une bioturbation importante et diversifiée par des espèces appartenant aux groupes fonctionnels des bio-diffuseurs et des galerie-diffuseurs, les foraminifères sont répartis dans toute la colonne sédimentaire avec des pics d'abondance corrélés avec l'activité de ces groupes fonctionnels. Il est possible de suggérer que les bivalves en créant des cavités alimentées en oxygène et en nutriments et les néréidés et les nephtydés par leur déplacement favorisent le développement des foraminifères dans ces microhabitats (Fig. 11).

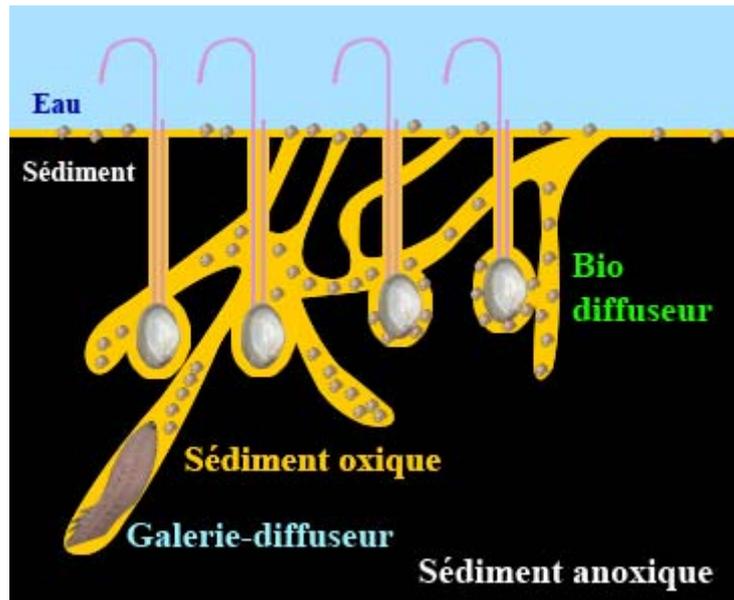


Figure 11 : Schéma de la structure d'une colonne sédimentaire. Cavités de bivalves alimentées par les galeries d'un annélide. Les foraminifères colonisent le sédiment oxique dans toute la colonne sédimentaire.

**Partie 3. Dynamique des paramètres
environnementaux et des assemblages
vivants de la macrofaune et des
foraminifères benthiques dans les
sédiments du site ostréicole de
Rivedoux (Ile de Ré)**

Chapitre 3. Paramètres environnementaux

1. Résultats

1.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment

1.1.1. Salinité

La salinité de l'eau de mer à basse mer varie peu du mois de février 2004 au mois de novembre 2005 (Fig. 1). Les valeurs les plus basses sont relevées pendant la période hiver-printemps (minimum : 28,7 le 6 février 2004) et les plus fortes pendant la période été-automne (maximum : 33,1 le 5 septembre 2005). Le site ne semble donc pas supporter ni de fortes dessalures hivernales, ni de sursalures estivales.

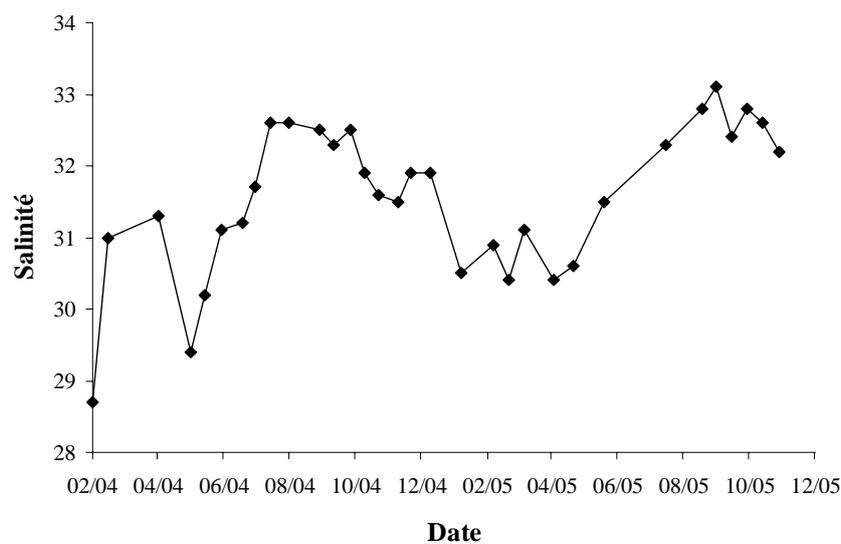


Figure 1 : Variations de la salinité du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 sur le site de Rivedoux.

1.1.2. Température

Les températures de l'eau de mer et de l'air varient respectivement entre 4,4°C en hiver et 24,2°C en été et entre 2°C en hiver et 24,4°C en été (Fig. 2).

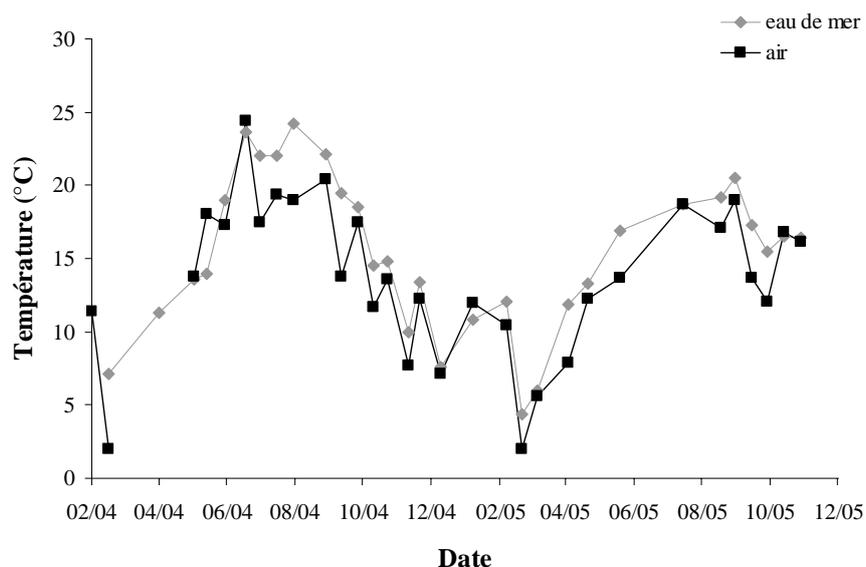


Figure 2 : Variations de la température de l'eau de mer et de l'air du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 sur le site de Rivedoux.

Les températures des sédiments de surface relevées pour les cinq stations de Rivedoux suivent également un cycle saisonnier avec des valeurs significativement plus faibles en hiver et plus fortes en été ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 3). Compte tenu des variations temporelles, il n'y a pas de différence significative entre les températures mesurées sur les différentes stations ($P = 0,086$).

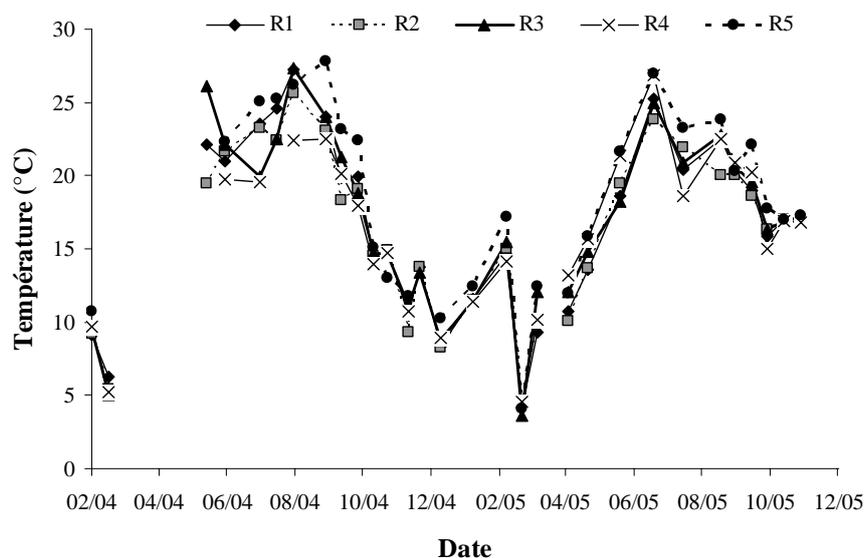


Figure 3 : Variations de la température du sédiment de surface du 06 février 2004 au 3 novembre 2005 pour les stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site de Rivedoux.

1.1.3. pH

Les valeurs de pH sont significativement ($P < 0,001$) plus basiques en hiver et en été et plus acides au printemps et en automne quelle que soit la profondeur (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, station, profondeur) (Figure 4a, b, c, d et e). Le pH varie significativement d'une station à l'autre ($P < 0,001$) mais ne varie pas suivant la profondeur de la mesure (1 et 4 cm) ($P = 0,094$).

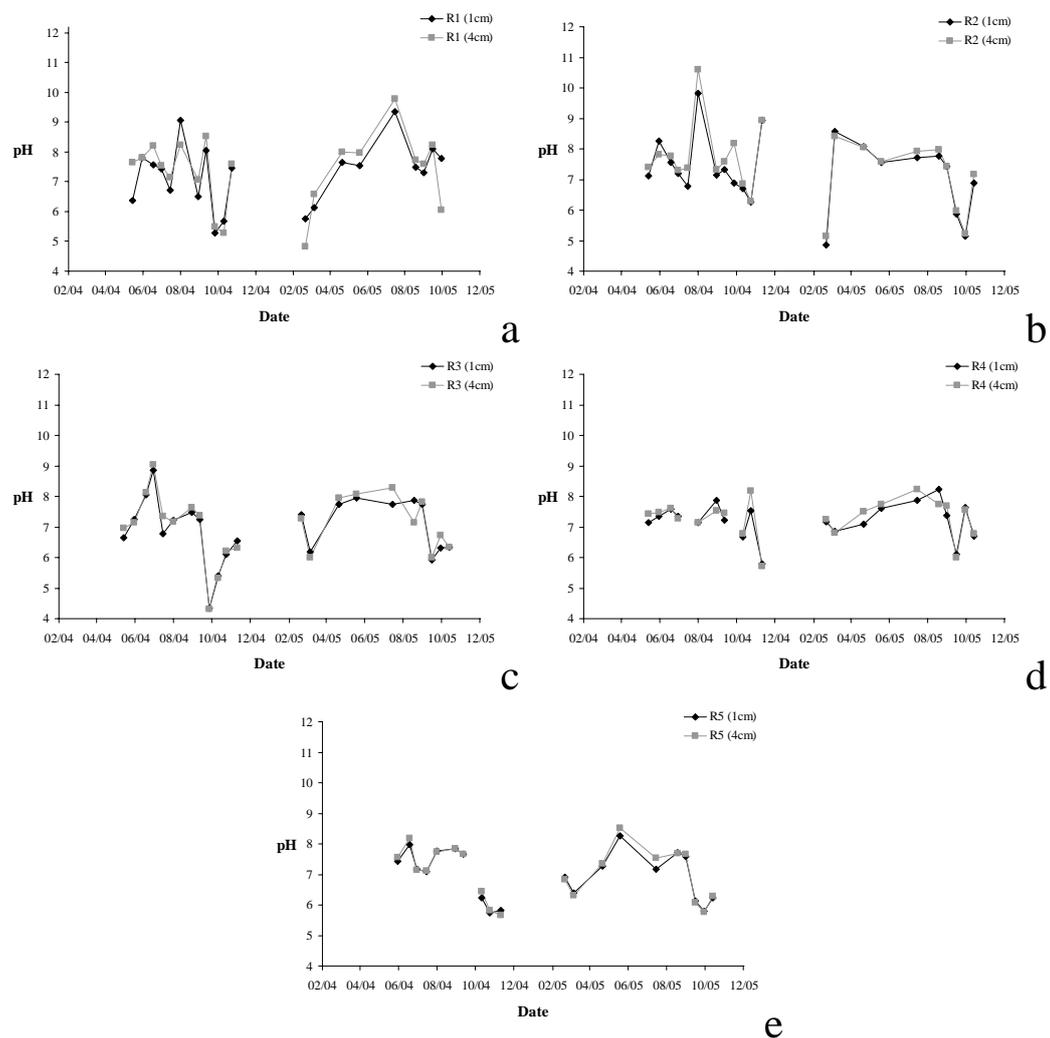


Figure 4 : Variations du pH à 1 et 4 cm de profondeur dans le sédiment du 19 mai 2004 au 3 novembre 2005 pour les stations R1 (a), R2 (b), R3 (c), R4 (d) et R5 (e) du site de Rivedoux.

1.1.4. Eh

Des valeurs positives de Eh sont associées à un sédiment oxydé ou un environnement oxygène, et des valeurs négatives à un sédiment réduit ou un environnement anoxique (Teasdale *et al.*, 1998). Les mesures ont été effectuées à 1 et 4 cm car la profondeur limite entre les couches oxygènes et anoxiques oscille au cours de l'année.

Il existe des variations saisonnières significatives avec des valeurs négatives pendant la période printemps-été quelles que soient la profondeur et la station choisies ($P < 0,001$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, station, profondeur) et, de plus, pour toutes les stations, le Eh est significativement différent suivant la profondeur de la mesure ($P < 0,001$) (Fig. 5 a, b, c, d et e).

A 1 cm de profondeur, 85% des valeurs sont positives pour la station R1 alors que seulement 43% des valeurs sont positives pour R2 et R3, 31% pour R4 et 50% pour R5 et ces différences sont significatives ($P < 0,001$) (Fig. 5). A 4 cm de profondeur, les différences entre les sites sont significatives avec plus de valeurs négatives pour les sites R2 (75%), R3 (71%), R4 (77%) et R5 (58%) par rapport au site R1 (21%) ($P < 0,001$).

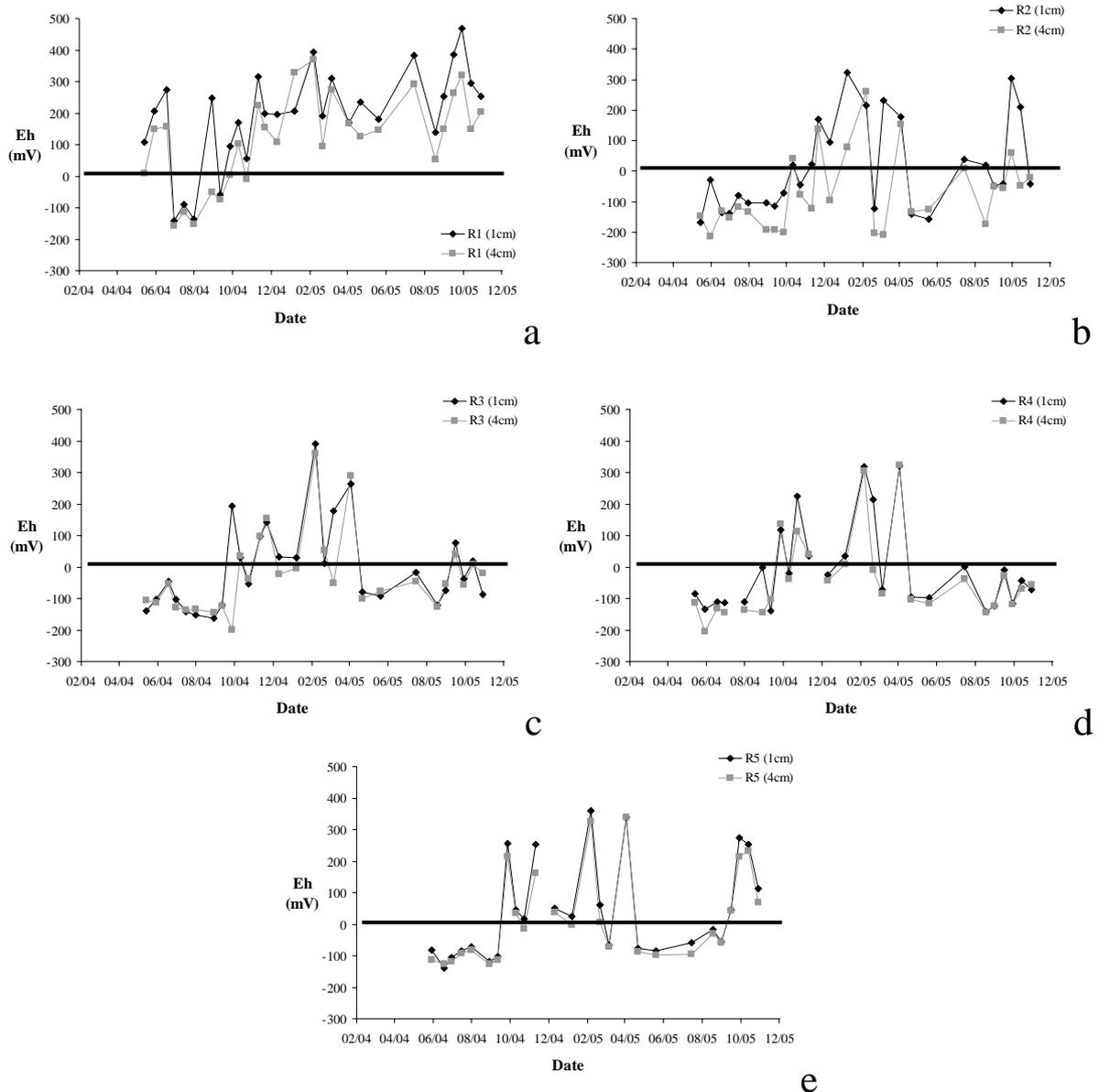


Figure 5 : Variations du Eh à 1 et 4 cm de profondeur dans le sédiment du 19 mai 2004 au 3 novembre 2005 pour les stations R1 (a), R2 (b), R3 (c), R4 (d) et R5 (e) du site de Rivedoux.

1.2. Granulométrie

L'ensemble des résultats concernant la granulométrie des sédiments est exposé Figure 6 et Tableau 1.

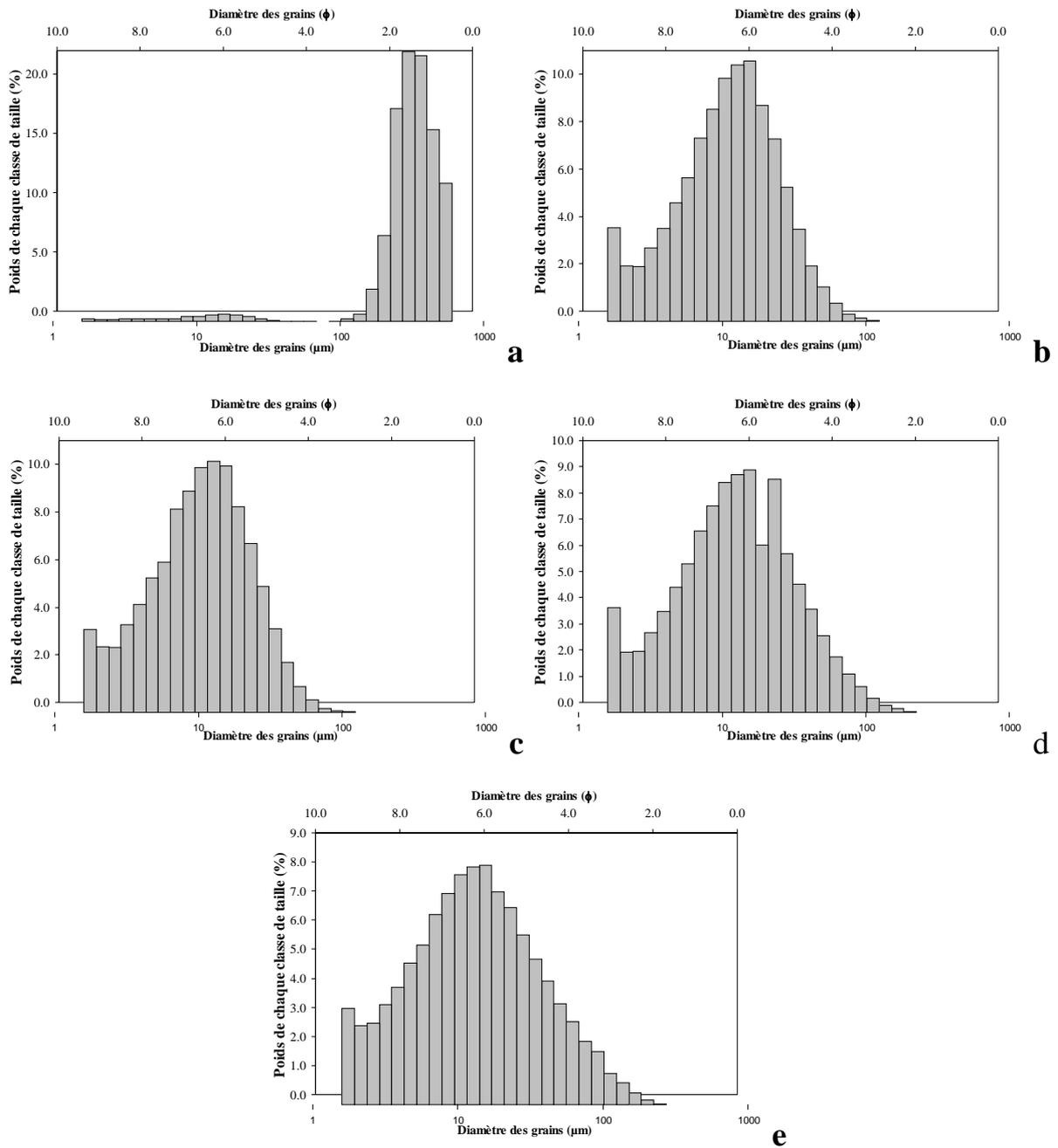


Figure 6 : Courbe des fréquences des classes granulométriques selon l'analyse au granulomètre laser des sédiments des stations R1 (a), R2 (b), R3 (c), R4 (d) et R5 (e).

Les sables dominant à la station R1 alors que les particules fines (limons et argiles) dominant dans les autres stations, situées sous l'influence des parcs ostréicoles. Les sédiments sont composés à 95% de sable à la station R1 et d'au moins 95% de vases pour les autres stations. Les sédiments des stations R2 à R5 contiennent peu d'argile (3-4%). Les sédiments sont bien classés à la station R1 ($\sigma = 0,6$) alors qu'ils sont mal classés pour les stations R2 à R5 ($\sigma > 1,0$). Les diagrammes de fréquences sont symétriques pour les stations R1, R4 et R5 ($-0,05 < S_k < +0,05$) alors que les stations R2 et R3 présentent une asymétrie vers les particules fines ($S_k > +0,05$). La distribution des sédiments de la station R1 est leptokurtique ($K > 1,00$), indiquant une taille de grain homogène, alors que celle des stations R2 à R5 est mésokurtique avec des tailles de grains moins homogènes.

Tableau 1 : Caractéristiques granulométriques des sédiments des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site de Rivedoux pendant la période d'étude.

Stations	R1	R2	R3	R4	R5	
Sable	95.6%	0.8%	0.5%	4.2%	7.3%	
Vase {	Limon	4.2%	95.5%	96.2%	92%	89.6%
	Argile	0.2%	3.7%	3.3%	3.8%	3.1%
Groupe textural	Sable	Vase	Vase	Vase	Vase	
(en unité ϕ)	Taille moyenne des grains	1.564	6.536	6.627	6.362	6.268
	Indice de classement (σ)	0.631	1.217	1.204	1.411	1.540
	Indice de symétrie (S_k)	0.019	0.144	0.122	0.057	0.003
	Indice d'acuité (K)	1.214	1.064	1.019	1.037	1.012

1.3. Matière organique des sédiments

1.3.1. Teneur en matière organique (MO)

Les teneurs en matière organique (par perte au feu) dans les sédiments de surface sont comprises entre 0,5% à la station R1 au mois de février 2005 et 11,5% à la station R5 au mois d'octobre 2004 (Fig. 7).

Il existe un gradient croissant de teneurs en matière organique entre les stations. Elles sont significativement ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station) les plus faibles à la station R1, puis croissent à la station R2 puis les valeurs sont les plus fortes et semblables aux stations R3, R4 et R5 ($R1 < R2 < R3 = R4 = R5$). Les teneurs sont significativement plus élevées pendant l'automne pour chaque station ($P < 0,001$). Selon la station, les variations saisonnières sont significativement différentes ($P < 0,001$). Les valeurs sont relativement stables sur l'année à la station R1. Des différences significatives entre les deux années 2004 et 2005 apparaissent avec des teneurs plus faibles en 2005 aux stations R3, R4 et R5 ($P < 0,001$). La station R3 est marquée par une diminution très forte des teneurs en matière organique au début de l'année 2005.

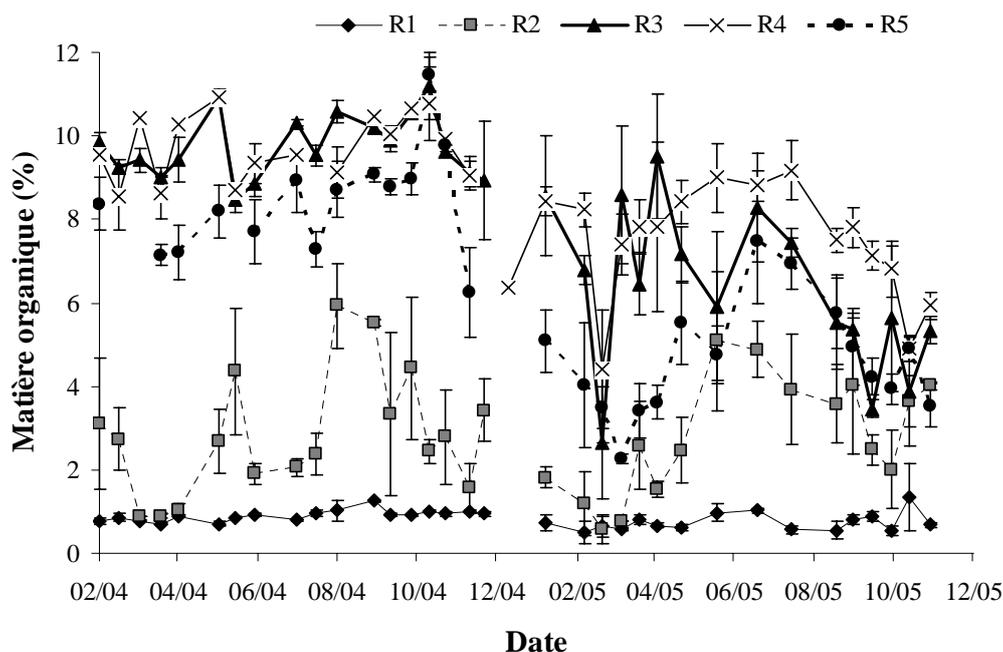


Figure 7 : Variations de la teneur en matière organique dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.3.2. Carbone organique particulaire (COP), azote organique particulaire (NOP) et rapport C:N

Les teneurs en COP et NOP sont présentées dans les Figures 8 et 9.

Les différences inter-stations et temporelles sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). Toutefois, suivant les stations, les variations saisonnières sont significativement différentes ($P < 0,001$). Les variations sont ainsi peu marquées à la station R1. Les valeurs les plus faibles ont été mesurées à la station R1 au mois de février 2005 ($0,78 \mu\text{g}$ de C mg^{-1} de sédiment sec et $0,12 \mu\text{g}$ de N mg^{-1} de sédiment sec) et les plus fortes à la station R3 au mois de mars 2005 ($20,20 \mu\text{g}$ de C mg^{-1} de sédiment sec et $3,50 \mu\text{g}$ de N mg^{-1} de sédiment sec). Les valeurs les plus fortes sont observées pendant les périodes automnales avec des valeurs qui croissent au cours des étés qui précèdent. Les valeurs de COP et NOP chutent brutalement au début du mois de février 2005 à la station R3. Dès la fin du mois de mars, elles ont retrouvé le même niveau qu'à la fin de l'année 2004.

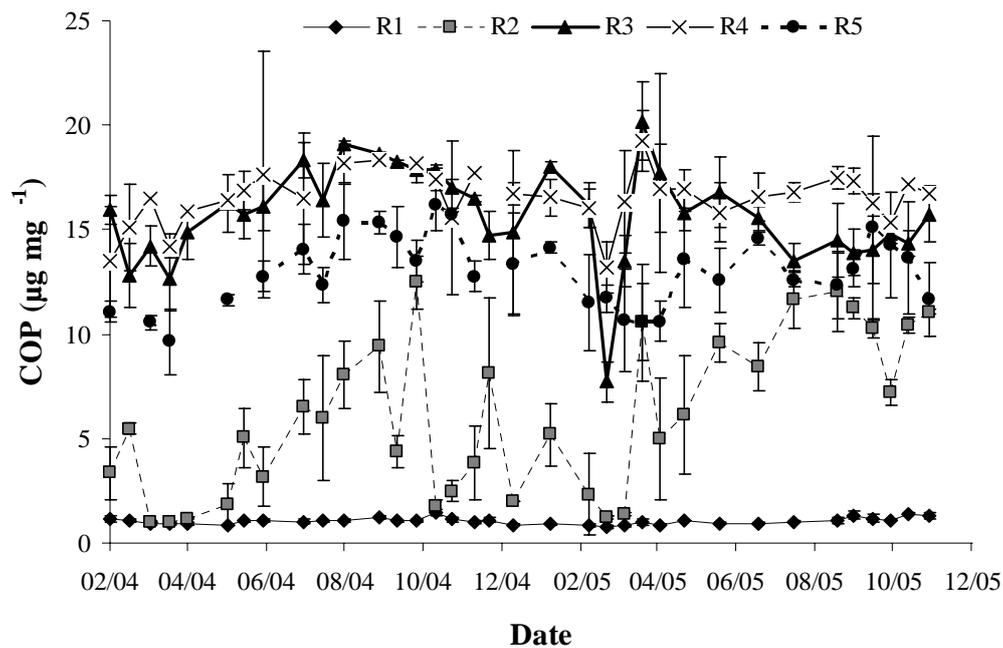


Figure 8 : Variations de la teneur en carbone organique dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

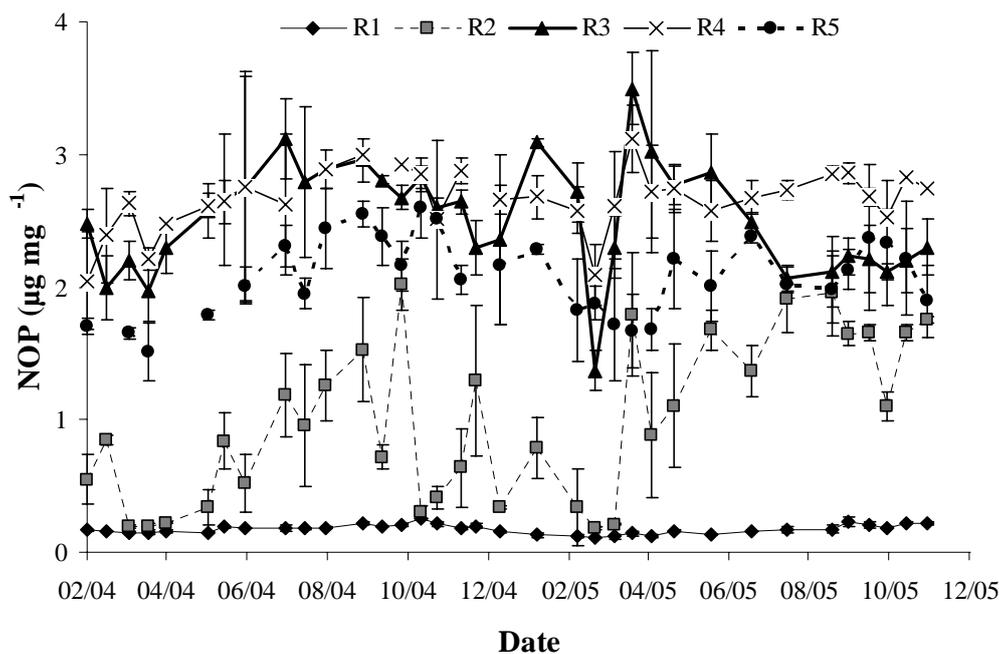


Figure 9 : Variations de la teneur en azote organique dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Le rapport C:N varie entre environ 5 et 7 pour R1, R2 et R3 et 6 et 6,5 pour R4 et R5 (Fig. 10). Les variations inter-stations et temporelles sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). Les variations saisonnières sont significativement différentes selon la station ($P < 0,001$). Les valeurs sont plus fortes durant l'hiver aux stations R1 et R2 et en automne à la station R3. Les variations saisonnières sont peu marquées aux stations R4 et R5. Les premiers mois de l'année 2005 sont marqués par des valeurs plus fortes pour R1 et plus faibles pour R3 comparées aux autres valeurs relevées pendant la période du suivi. Les valeurs de C:N sont opposées pour les stations R1 et R3 pendant toute la période d'étude. Les valeurs des stations R4 et R5 diminuent lentement pendant l'année 2005.

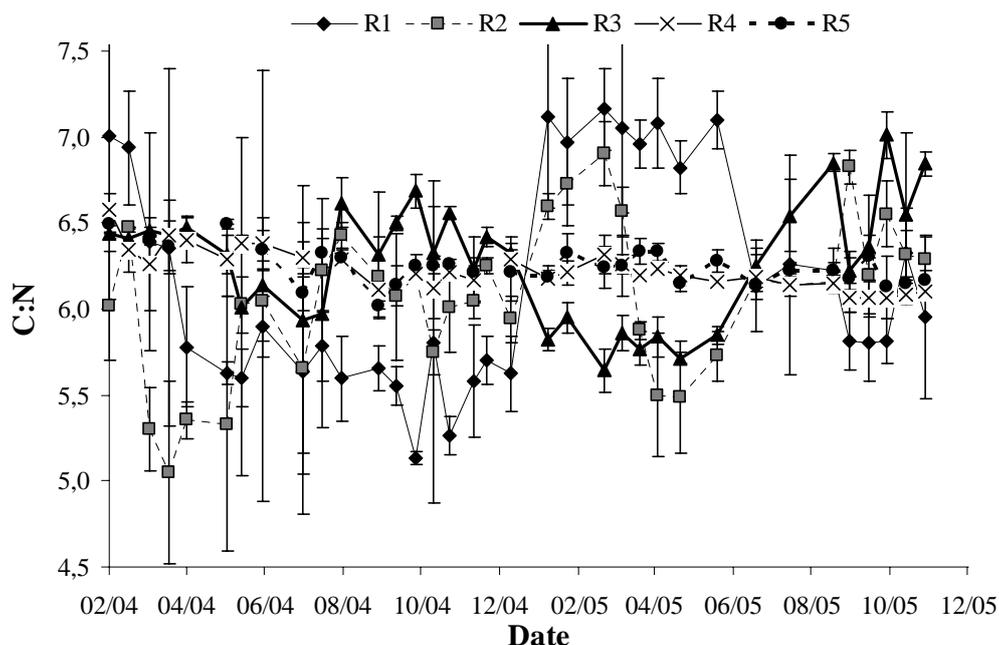


Figure 10 : Variations temporelles du rapport C:N dans le 1^{er} cm de sédiment du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux.

1.3.3. Rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$)

Au cours de l'année 2004, le $\delta^{13}\text{C}$ est compris entre $-17,5\text{‰}$ à la station R1 en novembre 2004 et $-21,5\text{‰}$ à la station R4 en mars (Fig. 11). Aux stations R1 et R2, les variations sont significatives au cours de l'année ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). L'évolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ est significativement différente selon la station ($P < 0,001$). À la station R1, le sédiment s'enrichit en ^{13}C de l'hiver ($-20,5\text{‰}$) à l'automne ($-17,5\text{‰}$) ($P < 0,001$). Durant l'hiver, à la station R2, le sédiment est plus enrichi en ^{13}C avec des valeurs proches de $-18,5\text{‰}$, alors que pendant le reste de l'année le sédiment s'appauvrit en ^{13}C avec des valeurs autour de -20‰ ($P < 0,001$). Les valeurs sont stables pour les sites R3, R4 et R5 et moins enrichies en ^{13}C que les deux premières stations avec des valeurs comprises entre $-20,5$ et $-21,5\text{‰}$ ($P < 0,001$).

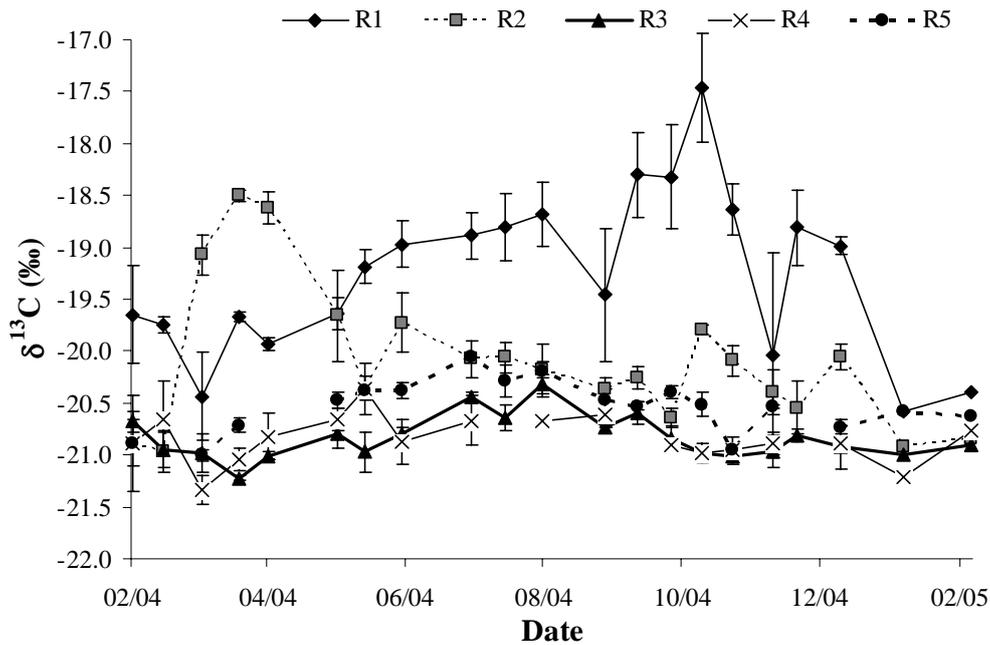


Figure 11 : Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ dans le 1^{er} cm de sédiment du 6 février 2004 au 28 janvier 2005 des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient entre 3,2‰ à la station R3 en février 2005 et 7,5‰ à la station R5 en juillet 2004 (Fig. 12). Des variations inter-mensuelles significatives apparaissent pour le $\delta^{15}\text{N}$ pour toutes les stations ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). L'évolution temporelle du $\delta^{15}\text{N}$ est significativement différente selon la station ($P < 0,001$). Les variations sont ainsi plus importantes pour les stations R1 et R2 ($P < 0,001$). Ces deux stations présentent des sédiments moins enrichies en ^{15}N que les stations R3, R4 et R5 (5,5‰ contre 7‰). Au début de l'année 2005, la station R3 s'appauvrit brutalement en ^{15}N , les valeurs passant de 6,7 à 3,2‰ en l'espace d'un mois.

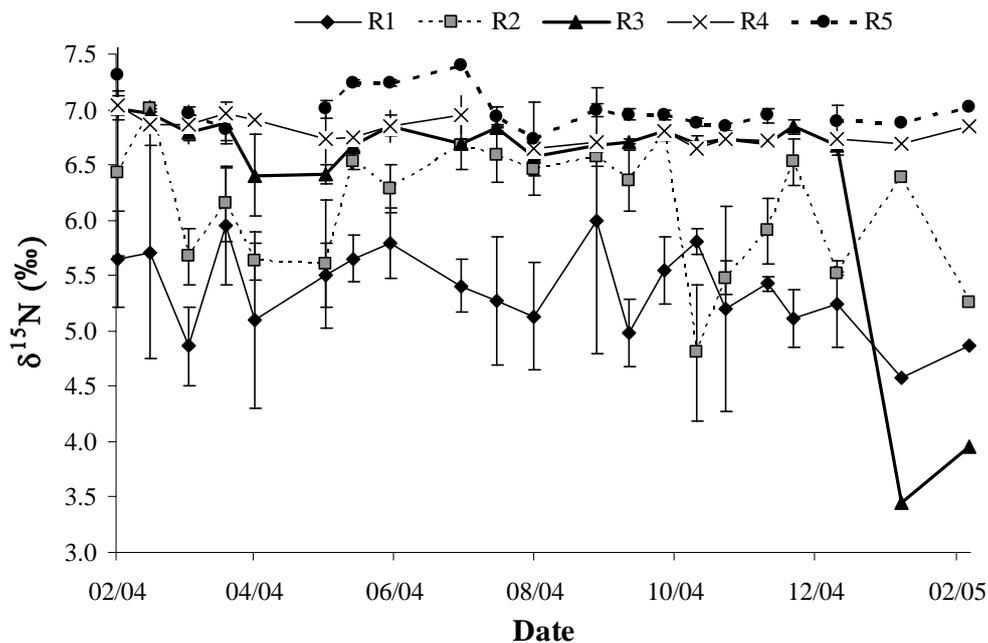


Figure 12 : Variations temporelles du $\delta^{15}\text{N}$ dans le 1^{er} cm de sédiment du 6 février 2004 au 28 janvier 2005 des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux.

1.4. Chlorophylle *a*, phéopigments et rapport COP:Chl *a*

Les teneurs en Chl *a* montrent une nette évolution saisonnière pour les cinq stations (Fig. 13) ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). Les variations interannuelles sont également significatives pour R2, R4 et R5 ($P < 0,001$).

Selon les stations, les variations saisonnières des teneurs en Chl *a* sont significativement différentes ($P < 0,001$). A la station R1, les valeurs les plus fortes (500 mg m^{-2}) sont observées d'août à octobre pour les deux années d'étude. À la station R2, en 2004, les valeurs sont les plus élevées (500 mg m^{-2}) de juillet à septembre alors qu'en 2005 elles sont plus élevées en avril. A la station R3, il n'y a pas de différence entre les deux années et les valeurs les plus fortes ont été relevées entre les mois de mars et d'avril (600 mg m^{-2}). A la station R4, les valeurs restent stables la première année autour de 200 mg m^{-2} alors que, la seconde année, elles sont plus élevées au cours de la période avril-mai (600 mg m^{-2}). A la station R5, les valeurs maximales sont plus faibles que pour les 4 autres stations ($250\text{-}300 \text{ mg m}^{-2}$).

m^{-2} contre $500\text{-}600 \text{ mg m}^{-2}$). Elles ont été mesurées d'avril à août en 2004 et d'avril à mai en 2005.

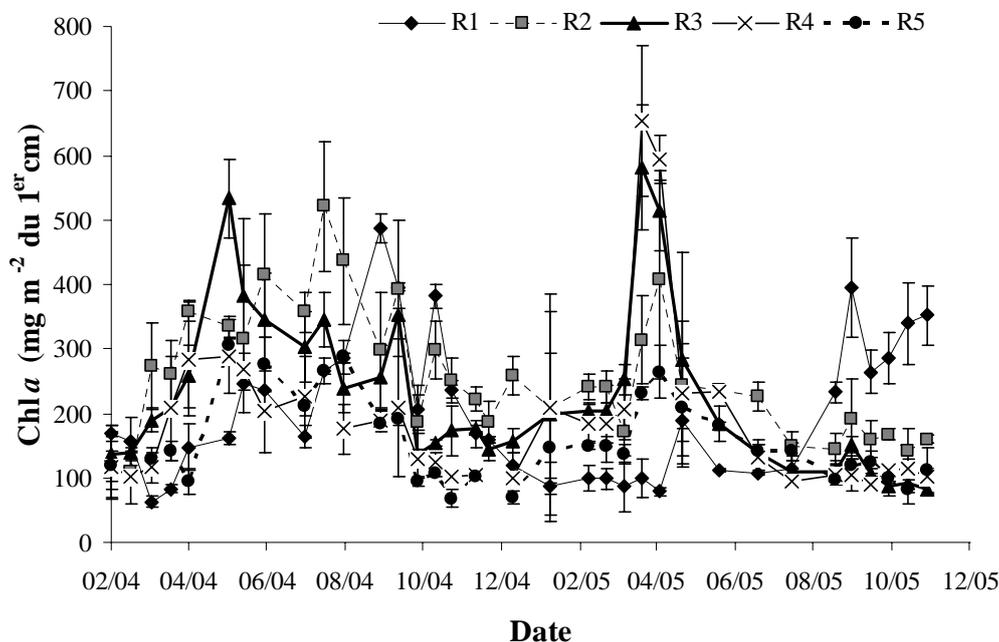


Figure 13 : Variations temporelles de la teneur en chlorophylle *a* dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Les variations saisonnières sont significatives pour la teneur en phéopigments des sédiments superficiels ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station) (Fig. 14). En fonction des stations, les variations . A la station R1, les valeurs sont les plus stables tout au long de la période d'étude avec des valeurs autour de 50 mg m^{-2} . A la station R2, il n'y a pas de différences entre les deux années et c'est pendant le printemps et l'été que la teneur en phéopigments est la plus forte (400 mg m^{-2}). Les valeurs enregistrées à la station R3 sont les plus fortes des cinq stations avec des valeurs maximales de 900 mg m^{-2} en septembre 2004 et de 600 mg m^{-2} en avril 2005. La valeur maximale est observée au printemps en 2004 (400 mg m^{-2} en mai) alors que c'est en automne qu'elle est mesurée en 2005. A la station R4, les valeurs sont maximales entre mai et septembre ($500\text{-}600 \text{ mg m}^{-2}$) en 2004 alors qu'en 2005 les maxima sont plus faibles et visibles seulement en avril (400 mg m^{-2}). A la station R5, les périodes de fortes teneurs en phéopigments sont similaires pour les deux années, en avril,

durant l'été et le début de l'automne. Les valeurs maximales relevées sont les plus faibles des cinq stations (200-350 mg m⁻²).

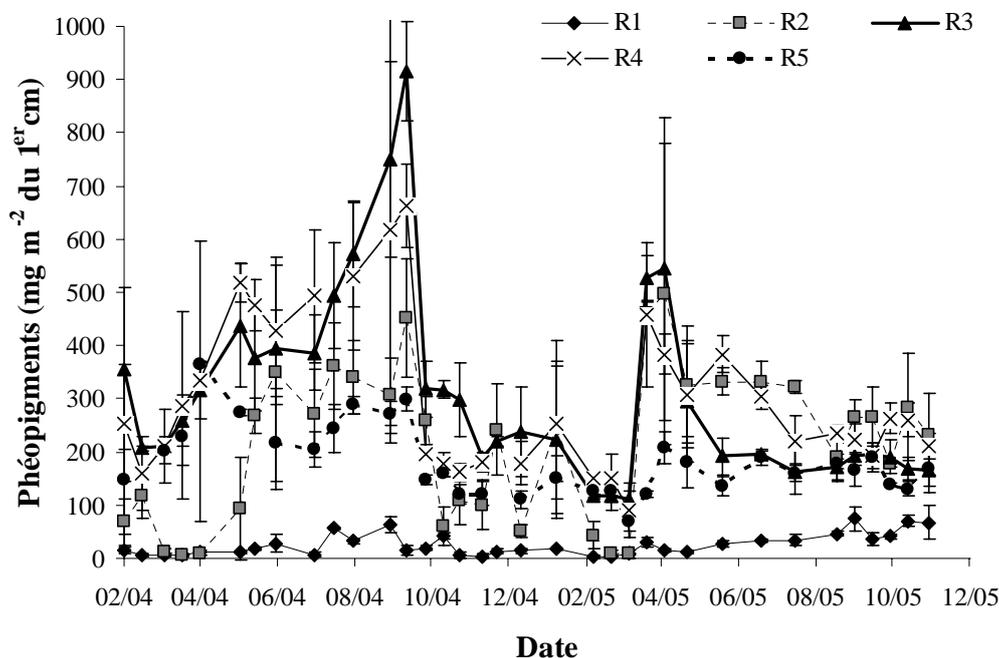


Figure 14 : Variations temporelles de la teneur en phéopigments dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Il existe des différences significatives inter-stations ($P < 0.001$) et saisonnières ($P < 0.001$) pour le ratio COP:Chl *a* (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). À la station R1, les valeurs sont toujours inférieures à 200. Un ratio COP:Chl *a* inférieur à 200 caractérise une matière organique « fraîche » alors qu'un ratio plus élevé met en évidence un état dégradé de la matière organique (Cifuentes *et al.*, 1988). La station R2 présente des variations significatives importantes avec un ratio inférieur à 200 pendant presque toute l'année 2004 et nettement supérieur à 200 à partir d'avril 2005. Pour les sites R3, R4 et R5, les valeurs sont nettement supérieures à 200 avec des valeurs plus faibles en 2004. Une chute sensible et brève de ce ratio est observée au début de l'année 2005 pour ces trois stations.

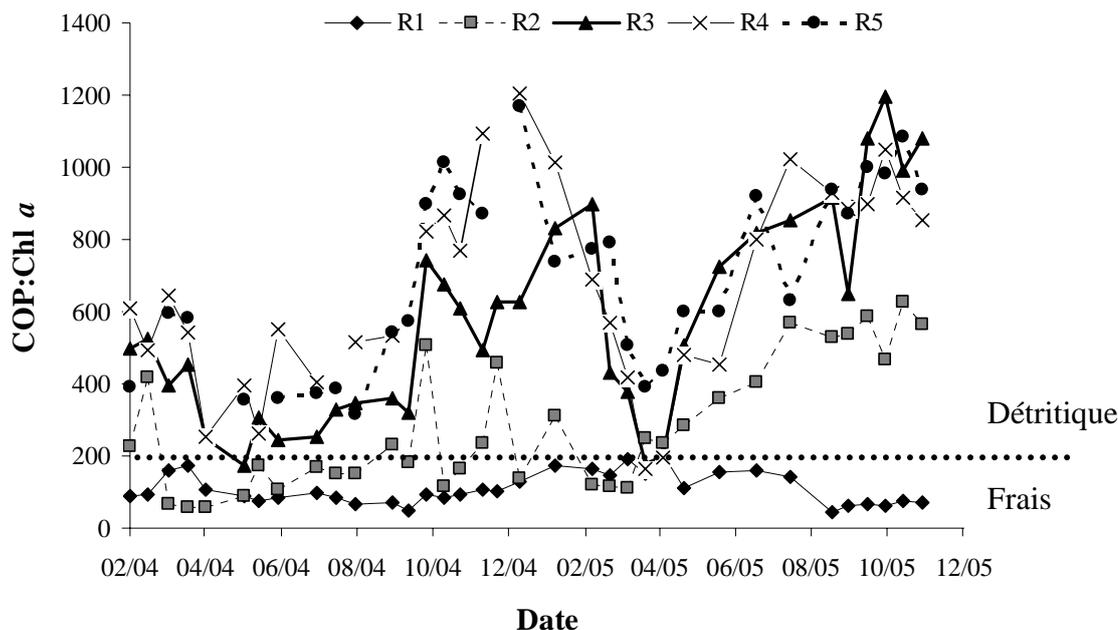


Figure 15 : Variations temporelles du rapport COP:Chl *a* dans le 1^{er} cm de sédiment des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

2. Discussion

2.1. Variabilité inter-station

Afin de regrouper les stations similaires en fonction des paramètres environnementaux, une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée en utilisant la distance euclidienne et la méthode d'amalgamation de Ward. Les paramètres environnementaux utilisés, discriminant les stations, sont la granulométrie, le pH, le Eh, la teneur en matière organique, le COP, le NOP, le ratio C:N, le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{15}\text{N}$, les teneurs en Chl *a* et en phéopigments et le ratio COP:Chl *a* (Tableau 2).

L'analyse établit une distinction nette entre les stations suivant les paramètres environnementaux et, en particulier, elle met en évidence les différences entre les stations suivant l'influence des parcs ostréicoles (Fig. 16). Les stations se répartissent en deux groupes : A avec les stations R1 et R2 et B avec les stations R3, R4 et R5. A un niveau plus

bas, il est possible d'isoler les stations R1, R2 et R5 alors que les stations R3 et R4 restent groupées.

Tableau 2 : Synthèse des grandes tendances exprimées par les paramètres environnementaux sédimentaires pour les cinq stations de Rivedoux au cours de la période d'étude (gradient décroissant de ++ avec les valeurs les plus fortes à – avec les valeurs les plus faibles).

	R1	R2	R3	R4	R5
pH (1 et 4 cm)	+	-	-	-	-
Eh (1 et 4 cm)	++	-	-	--	+
moyenne	++	--	--	--	--
Granulométrie	bien classé	mal classé	mal classé	mal classé	mal classé
σ	symétrie	asymétrie vers les fins	asymétrie vers les fins	symétrie	symétrie
Sk	leptokurtic	mesokurtic	mesokurtic	mesokurtic	mesokurtic
K					
Matière organique					
MO	--	+	++	++	++
COP	--	+	++	++	++
NOP	--	+	++	++	++
$\delta^{13}\text{C}$	++	+	-	-	-
$\delta^{15}\text{N}$	-	+	+	+	+
Chl <i>a</i>	++	++	++	++	+
Phéopigments	--	+	++	+	+
COP:Chl <i>a</i>	--	-	++	++	++

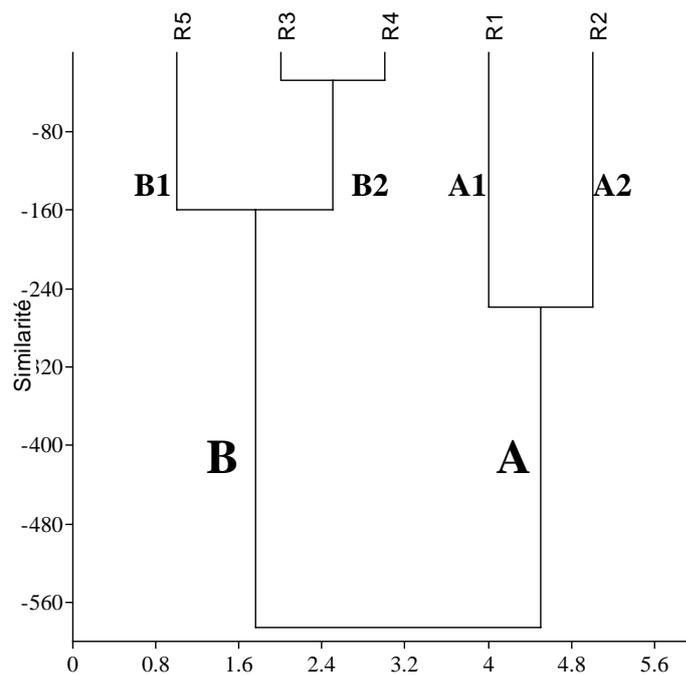


Figure 16 : Regroupement des stations en fonction de leurs paramètres environnementaux par classification ascendante hiérarchique selon la distance euclidienne et la méthode d'amalgamation de Ward.

2.1.1. Station R1

La station R1 est située à l'extrémité de la zone ostréicole. Elle avait été choisie *a priori* comme la station témoin non soumise aux effets des parcs à huîtres. Elle présente des caractéristiques nettement différentes des autres stations. Il y a peu de période d'anoxie dans la colonne sédimentaire (cf. Eh). Les sédiments sableux sont grossiers et homogènes. L'indice de classement ($< 1,00$) montre que les sédiments sont bien classés, indiquant que la station R1 est soumise à un régime hydrodynamique régulier et constant (Keulder, 1982), ce que confirment les données du SHOM (2001). Les teneurs en matière organique sont faibles (Tableau 1). Ces valeurs sont comparables à celles obtenues par Vouvé (2000) dans le bassin de Marennes-Oléron qui trouve des teneurs comprises entre 1 et 3% dans des sables. Balesdent & Mariotti (1987) montrent aussi que les sédiments sableux grossiers sont pauvres en matière organique, la matière organique étant localisée essentiellement dans la fraction granulométrique la plus fine (0-20 μm) où elle est adsorbée sur les argiles. Les valeurs relevées pour le COP et le NOP sont faibles comparées à celles relevées par Vouvé (2000) dans des sables de l'île d'Oléron alors que les valeurs de Chl *a* sont similaires.

L'utilisation du $\delta^{15}\text{N}$ pour déterminer les sources de matière organique se révèle limitée et l'interprétation des résultats se fait généralement à partir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Lajtha & Michener, 1994). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ variables au cours de l'année 2004 reflètent l'influence de différentes sources possible de carbone comme le phytoplancton océanique ($\delta^{13}\text{C} = -21\text{‰}$ en moyenne) qui se développe au printemps ou le plancton estuarien en automne, les diatomées benthiques ($\delta^{13}\text{C} = -16\text{‰}$ en moyenne) et les herbiers à zostères ($\delta^{13}\text{C} = -11\text{‰}$ en moyenne) présents sur la plage de Rivedoux (Fig. 17) (Riera *et al.*, 1999 ; Richard *et al.*, 2001 ; Malet, 2005). A l'automne, des valeurs de C:N basses impliquant un matériel d'origine principalement phytoplanctonique (Malet, 2005) et des valeurs de COP:Chl *a*

inférieures à 200, caractérisant une matière organique fraîche ou peu dégradé (Cifuentes *et al.*, 1988), permettent donc de conclure que le phytoplancton pélagique compose la majeure partie du pool de matière organique pour cette période automnale.

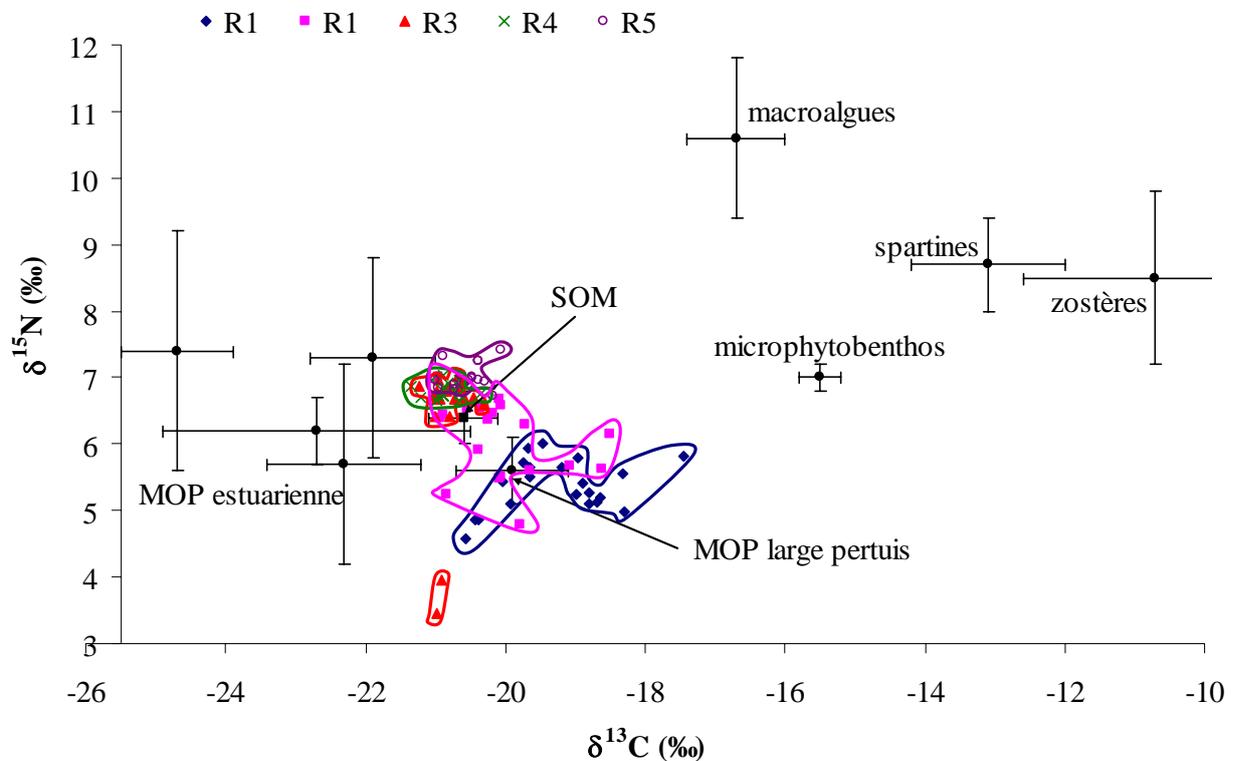


Figure 17 : Composition isotopique en carbone et en azote du 1^{er} cm des sédiments des stations d'études de Rivedoux (cette étude) et des sources de matières organiques dans le pertuis breton (MOP large pertuis), la baie de l'aiguillon (SOM et MOP estuarienne) et l'île de Ré (microphytobenthos, zostères, spartines et macroalgues) (Riera *et al.*, 1999 ; Richard *et al.*, 2001 ; Malet, 2005).

2.1.2. Station R2

A la station R2, les particules fines dominent un sédiment mal classé dont la distribution asymétrique est dominée par les particules fines et est aussi mésokurtique, indiquant que cette station est soumise à un régime hydrodynamique variable en direction et en force (Keulder, 1982) ou bien à un mélange de sources de sédiments avec un pool de limons majoritaires et des argiles surimposées. Sornin (1984) précise que 95% des particules qui composent les fécès des huîtres ont une taille inférieure à 5 μm . Les argiles sont des

particules avec une taille inférieure à 2 μm . Les rejets des huîtres sont ainsi une source d'argiles à la station R2 et dans le reste des stations R3, R4 et R5. Sous les tables à huîtres, les sédiments sont plus riches en limons et en matière organique comme l'ont déjà montré aussi Sornin *et al.* (1983), Nugues *et al.* (1996) et Kaiser (2001). La présence des tables à huîtres modifie la circulation de l'eau et favorise la sédimentation des fécès et pseudofécès enrichis en matière organique (Nugues *et al.*, 1996). Les valeurs des taux de matière organique sont proches de celles relevées dans des sédiments soumis aux effluents de la pisciculture (Ye *et al.*, 1991 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006) ou de l'ostréiculture (Nugues *et al.*, 1996 ; Mallet *et al.*, 2006) mais inférieures à celles relevées par Hartsein & Rowden (2004), Harstein & Stevens (2005) et Miron *et al.* (2005) dans des sites soumis à la mytiliculture. Les teneurs en NOP sont inférieures à celles relevées par Sornin (1984) pour des biodépôts d'huîtres. Des périodes d'anoxie ont été relevées dans les sédiments de la station R2 durant la saison estivale, l'accumulation de matière organique augmentant la demande en oxygène et provoquant des conditions anoxiques dans les sédiments sous les tables (Kaiser, 2001). Pereira *et al.* (2004) et Mazzola *et al.* (2000) ont aussi observé des diminutions temporaires de la teneur en oxygène dans des sédiments sous-jacents aux cultures piscicoles alors que Mallet *et al.* (2006) et Porello *et al.* (2005), dans leurs études sur des cultures ostréicoles et piscicoles respectivement, n'ont pas observé d'hypoxie sédimentaire. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient entre -18,5‰ et -21‰ et caractérisent des apports de différentes sources possibles de matière organique dans les sédiments (Fig. 17). Comme cela a été vu précédemment, le microphytobenthos et le phytoplancton océanique peuvent être considérés comme des sources potentielles. La signature isotopique des sédiments de la station R2 confirme qu'ils peuvent être aussi alimentés en matière organique par les fécès des huîtres (Feuillet-Girard *et al.*, 1994 ; Riera *et al.*, 1996 ; Kang *et al.*, 1999 ; Malet, 2005). Les teneurs en phéopigments sont plus importantes à la station R2 par rapport à la station R1. Les fortes teneurs en phéopigments

observées caractérisent le matériel algal en voie de dégradation (Sornin *et al.*, 1983) et ceci corrobore les hypothèses émises à partir des signatures isotopiques en ^{13}C du sédiment à savoir que le phytoplancton et le microphytobenthos constituent une source de carbone dans les sédiments. La matière organique peut avoir une origine phytoplanctonique par dépôt direct sur le sédiment ou par transit par le tractus digestif de l'huître creuse qui s'en nourrit et le rejette sous forme de fécès. Le rapport COP:Chl *a* est souvent inférieur à 200, confirmant la nature mixte de la matière organique, à la fois fraîche et détritique. En effet, les diatomées benthiques présentent des rapports COP:Chl *a* compris entre 18,7 et 60,7 et des valeurs supérieures à 200 sont considérées comme caractéristiques d'un matériel détritique (Cifuentes *et al.*, 1988).

2.1.3. Station R3, R4 et R5

Le groupe B regroupe les stations R3, R4 et R5. Les caractéristiques observées pour la station R2 sont amplifiées pour ces trois stations. Les sédiments sont composés de particules fines, mal classées et dont la distribution est mésokurtique. Les courants ne sont pas réguliers et la présence des tables ostréicoles modifie l'hydrodynamisme du site. Les apports de fécès et de pseudofécès composés à 95% de particules fines inférieures à 5 μm (Sornin, 1984) peuvent expliquer la part plus importante d'argiles ($< 2 \mu\text{m}$) dans ces sédiments. Les sédiments sont très riches en matière organique (environ 10%). Ces valeurs sont nettement supérieures à celles relevées dans d'autres sites ostréicoles qui se situent autour de 3-4% (Nugues *et al.*, 1996 ; Mallet *et al.*, 2006), mais plus proches des 10-15% relevées dans les sédiments sous-jacents aux filières mytilicoles (Hartstein & Rowden, 2004 ; Hartstein & Stevens, 2005 ; Miron *et al.*, 2005 ; da Costa & Nalesso, 2006). Ces sédiments riches en carbone organique particulaire sont les plus anoxiques de la zone de Rivedoux, la matière organique augmentant la demande en oxygène et l'anoxie du sédiment (Sornin *et al.*, 1983).

Les teneurs en Chl *a* sont très élevées comparées aux travaux antérieurs dans les pertuis charentais (Cariou-Le Gall, 1995 ; Vouvé, 2000 ; Blanchard *et al.*, 2001). Cognié & Barillé (1999) ont observé que le mucus qui compose les fécès et les pseudofécès d'huîtres favorise le développement des microalgues. Le fait que les valeurs de Chl *a* soient plus élevées sous les tables à huîtres corrobore cette hypothèse. Les valeurs de phéopigments sont très élevées par rapport aux deux stations R1 et R2 indiquent aussi une matière algale dégradée. Les ratios COP:Chl *a* sont généralement très nettement supérieurs à 200 indiquant une matière organique dominée par la part détritique pour ces stations (Cifuentes *et al.*, 1988). Le ratio C:N de 6,5-7 semble indiquer une forte proportion de matériel majoritairement marin (Vouvé, 2000). Les signatures isotopiques en ^{13}C des sédiments de R3, R4 et R5 sont d'environ -21‰ (Fig. 17). Considérant ces résultats, les fécès des huîtres, du phytoplancton océanique dégradé et du microphytobenthos doivent constituer les sources privilégiées de carbone organique dans ces sédiments.

En conclusion, les paramètres sédimentaires mesurés permettent de discriminer les différentes stations de Rivedoux suivant leur position dans la zone ostréicole. La station R1 hors de l'influence des parcs présente des caractéristiques très différentes des quatre autres avec des sédiments de meilleure qualité, confirmant ainsi son statut de station témoin. La station R2 à l'entrée de la zone ostréicole est moins marquée par la présence des tables à huîtres comparée au groupe de stations R3-R4-R5. La station R5, située dans la zone d'influence des parcs ostréicoles est discriminée dans le sous-groupe B1 de la classification ascendante hiérarchique. Elle est moins affectée par les effets de l'ostréiculture que les stations R3 et R4 qui sont en plein cœur de la zone ostréicole. Les effets des cultures d'huîtres apparaissent ici limités spatialement et le gradient d'impact défini *a priori* est validé (R1 témoin ; gradient de R2 à R4 ; R5 hors parc mais sous influence).

2.2. Variabilité saisonnière et interannuelle

Afin de mettre en évidence les grandes tendances saisonnières et interannuelles qui caractérisent le site de Rivedoux, une analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée sur les échantillons correspondant aux prélèvements effectués de février 2004 à novembre 2005 sur les cinq stations de Rivedoux : R1, R2, R3, R4 et R5. Cinq ACP ont été réalisées pour chacune des stations. Le plan factoriel composé des deux premiers axes comportant au moins 80% de l'information, seul celui-ci a été utilisé pour la présentation des résultats. Quatre paramètres permettent de discriminer les saisons : la teneur en Chl *a* et en phéopigments, le Eh et le ratio COP:Chl *a*. Ces paramètres environnementaux donnent des informations sur la qualité du sédiment en terme de production (teneurs fortes en Chl *a*) ou d'état de dégradation du système (teneurs fortes en phéopigments, Eh négatif et COP:Chl *a* supérieur à 200).

L'analyse en composantes principales permet de discriminer chaque saison pour toutes les stations. Leurs paramètres environnementaux évoluent suivant le cycle saisonnier. Le cycle est peu marqué pour la station R1 où le milieu est peu dégradé excepté durant l'été de l'année 2004 (Fig. 18). Pour les stations R2 à R4, le cycle saisonnier est similaire (Fig. 19-22). Pour ces stations, un cycle annuel de production (printemps > été = automne > hiver) et de dégradation (automne > été > printemps > hiver) du milieu est mis en évidence. Suivant les années, les caractéristiques des stations R2, R3 et R4 sont plus ou moins stables avec une dérive vers un sédiment plus détritique en 2005 qu'en 2004. Pour les stations R1 et R5, une relative stabilité du cycle saisonnier entre les deux années est observée.

2.2.1. Hiver

La période hivernale (en bleu, Figs. 18-22) est caractérisée par des sédiments plus oxygénés pour tous les sites ($E_h > 0$). Les faibles températures limitent la régénération benthique et ainsi la consommation de l'oxygène du sédiment. Les teneurs en Chl *a* et en phéopigments sont les plus faibles de l'année. D'autres travaux menés dans les pertuis charentais confirment que la période hivernale n'est pas la plus propice à la production microphybenthique du fait, entre autre, des faibles températures de la saison (Cariou-Le Gall, 1995 ; Vouvé, 2000 ; Blanchard *et al.*, 2001). Durant cette période de l'année, les sédiments sont appauvris en ^{13}C avec des valeurs d'environ -20‰ pour toutes les stations. De plus, le ratio COP:Chl *a* est supérieure à 200 à cette saison, indiquant une prépondérance du matériel détritique dans la composition de la matière organique. La faible production algale benthique laisse supposer que le phytoplancton marin et les biodépôts (excepté pour R1) constituent les sources majeures de carbone des sédiments.

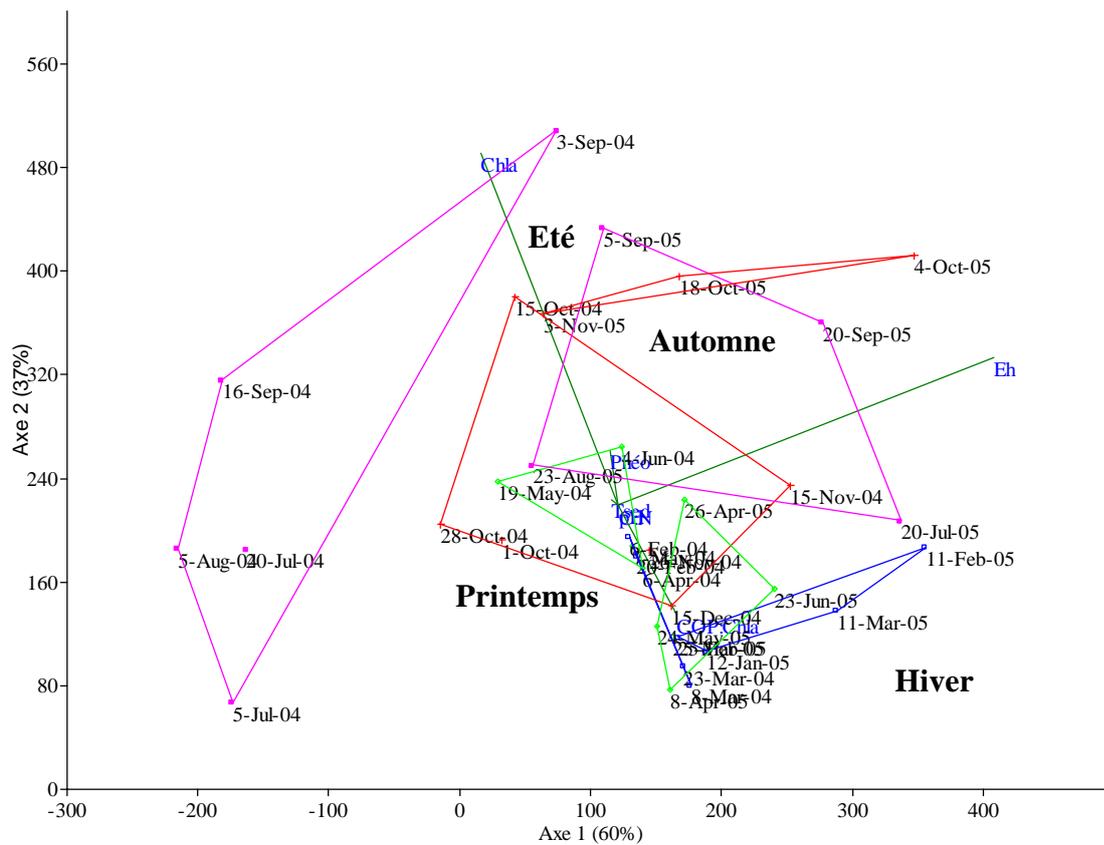


Figure 18 : Station R1 : analyse en composantes principales de la matrice dates en fonction des variables environnementales (bleu = hiver, vert = printemps, rose = été et rouge = automne).

2.2.2. Printemps

Durant le printemps (en vert, Figs. 18-22), les valeurs du Eh diminuent et les sédiments de subsurface et de surface deviennent peu à peu anoxiques. L'accumulation de biodépôts enrichis en matière organique durant l'hiver (Sornin *et al.*, 1983 ; Feuillet-Girard *et al.*, 1988) et l'augmentation de la température favorisent la reminéralisation sédimentaire qui provoque un appauvrissement du sédiment en oxygène. Ce phénomène a aussi été mis en évidence dans notre étude sur le banc de Ronce-Perquis (Bouchet *et al.*, sous presse). Des situations marquées apparaissent aussi suivant les années. En 2004, le printemps est marqué par une forte production microphytobenthique, comme cela a aussi été montré par Cariou-Le

Gall (1995). En 2005, les valeurs de Chl *a* sont plus faibles et le rapport COP:Chl *a* plus élevé. La matière organique est plus détritique en 2004 qu'en 2005. Ainsi, en plus des variations saisonnières, les variations interannuelles sont susceptibles de jouer un rôle dans la dynamique des peuplements vivants.

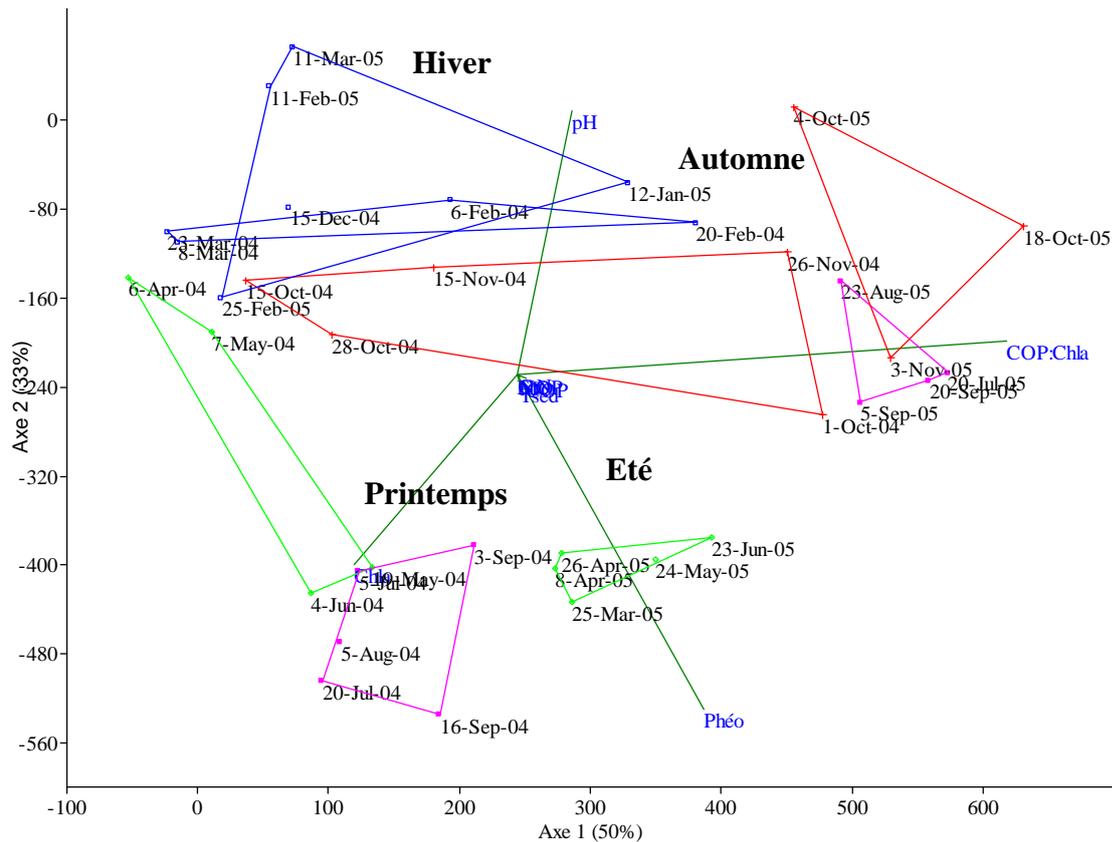


Figure 19 : Station R2 : analyse en composantes principales de la matrice dates en fonction des variables environnementales (bleu = hiver, vert = printemps, rose = été et rouge = automne).

2.2.3. Été

L'été (en rose, Figs. 18-22), les sédiments de surface et de subsurface sont toujours anoxiques. Cette saison est aussi caractérisée par des teneurs fortes en Chl *a* et en phéopigments. Les productions microphytobenthique et phytoplanctonique expliquent les valeurs fortes relevées, les conditions estivales étant propices à leur développement. Sornin *et*

al. (1983) pour les parcs ostréicoles de Marennes-Oléron relèvent eux aussi des valeurs fortes à la fois pour les teneurs en Chl *a* (indice de la biomasse vivante) et pour les phéopigments (biomasse vivante en voie de dégradation). La forte production durant cette saison d'algues benthiques et pélagiques est consommée partiellement, favorisant sa dégradation et des teneurs fortes en phéopigments. La seconde année, le bloom algal est moins important. La part détritique est plus importante dans la matière organique. Ceci corrobore les conclusions de Feuillet-Girard *et al.* (1994) sur la nature essentiellement détritique de la matière organique dans les sédiments de Marennes-Oléron.

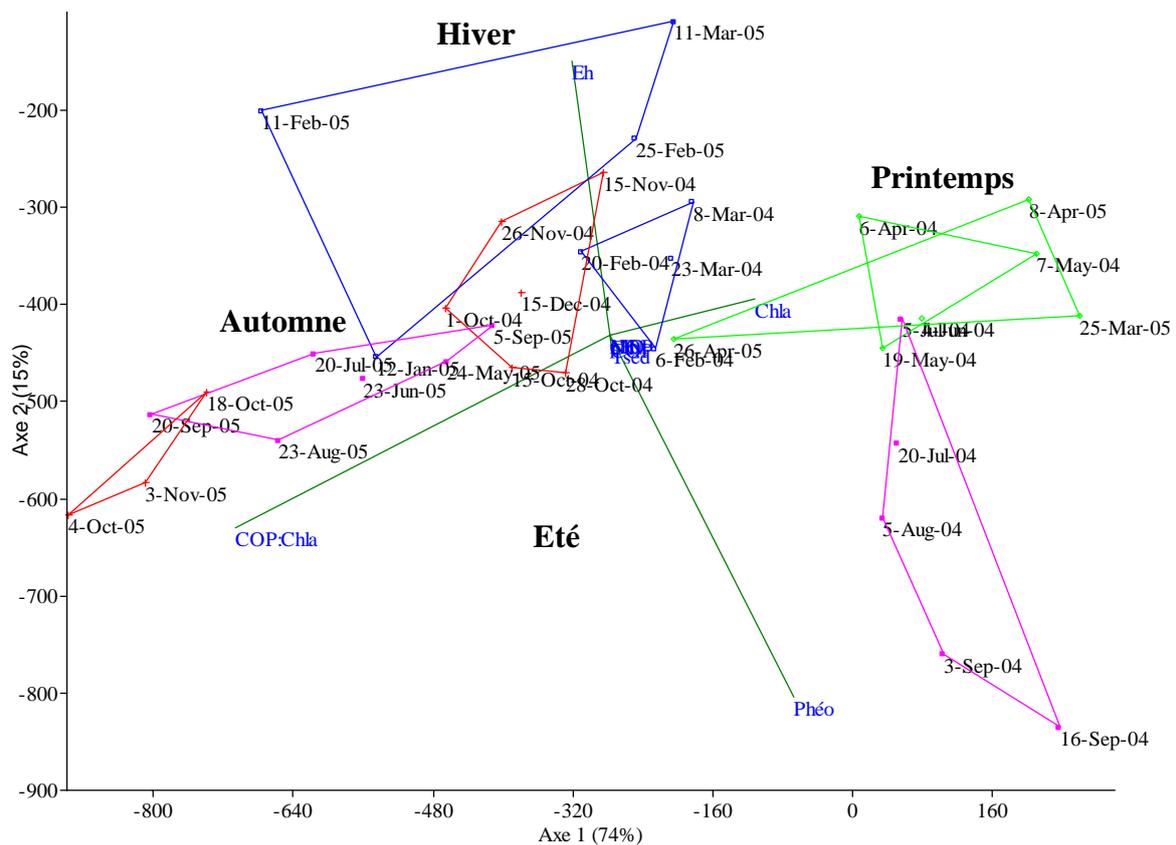


Figure 20 : Station R3 : analyse en composantes principales de la matrice dates en fonction des variables environnementales (bleu = hiver, vert = printemps, rose = été et rouge = automne).

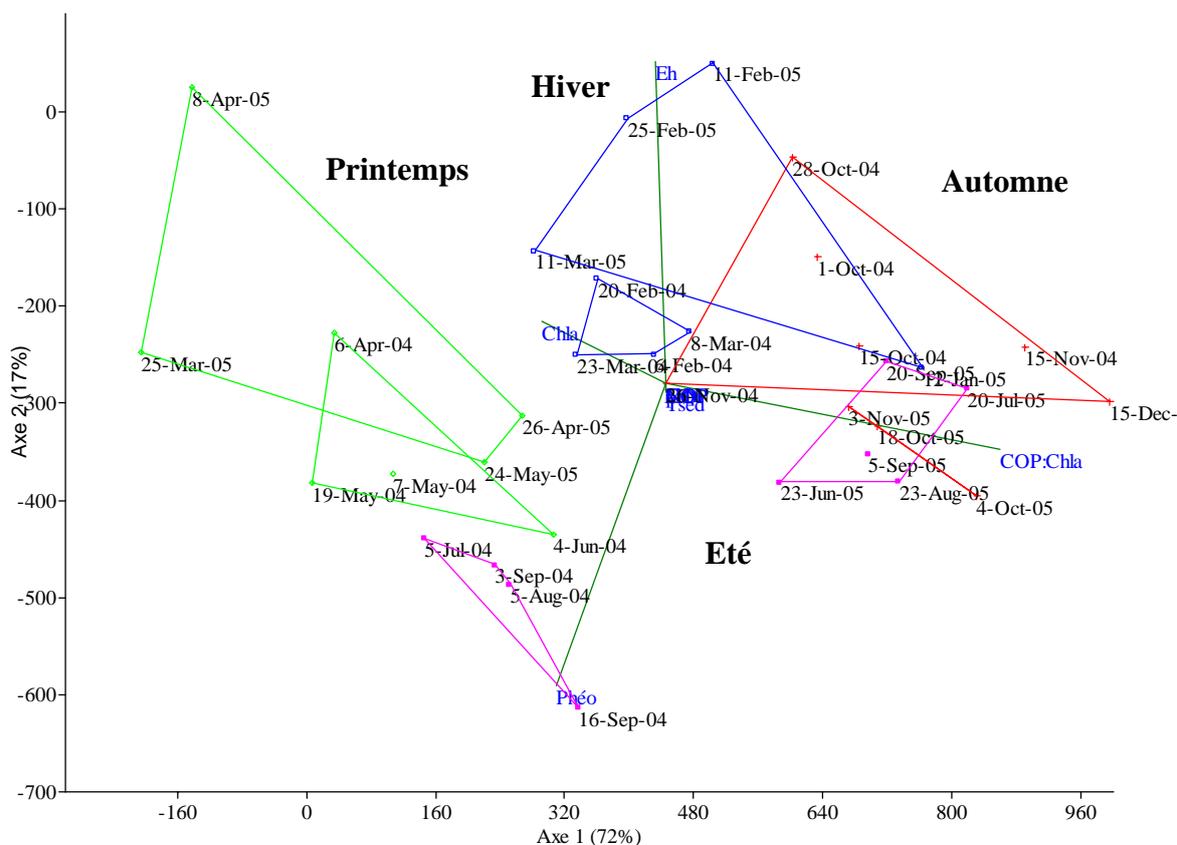


Figure 21 : Station R4 : analyse en composantes principales de la matrice dates en fonction des variables environnementales (bleu = hiver, vert = printemps, rose = été et rouge = automne).

2.2.4. Automne

Durant l'automne (en rouge, Figs. 18-22), la diminution de la température va diminuer la régénération benthique. Les sédiments sont plus oxygènes que lors du printemps et de l'été et les valeurs de Eh sont proches des valeurs hivernales. En fonction des variations météorologiques interannuelles, des fortes teneurs en Chl *a* sont observées. La part détritique est de plus en plus importante dans la composition de la matière organique, ce qui correspond à une baisse progressive de la productivité à cette saison (valeurs les plus faibles de Chl *a* et

de phéopigments à partir d'octobre). Le ratio COP:Chl *a* atteint d'ailleurs les valeurs les plus élevées comparée aux autres saisons.

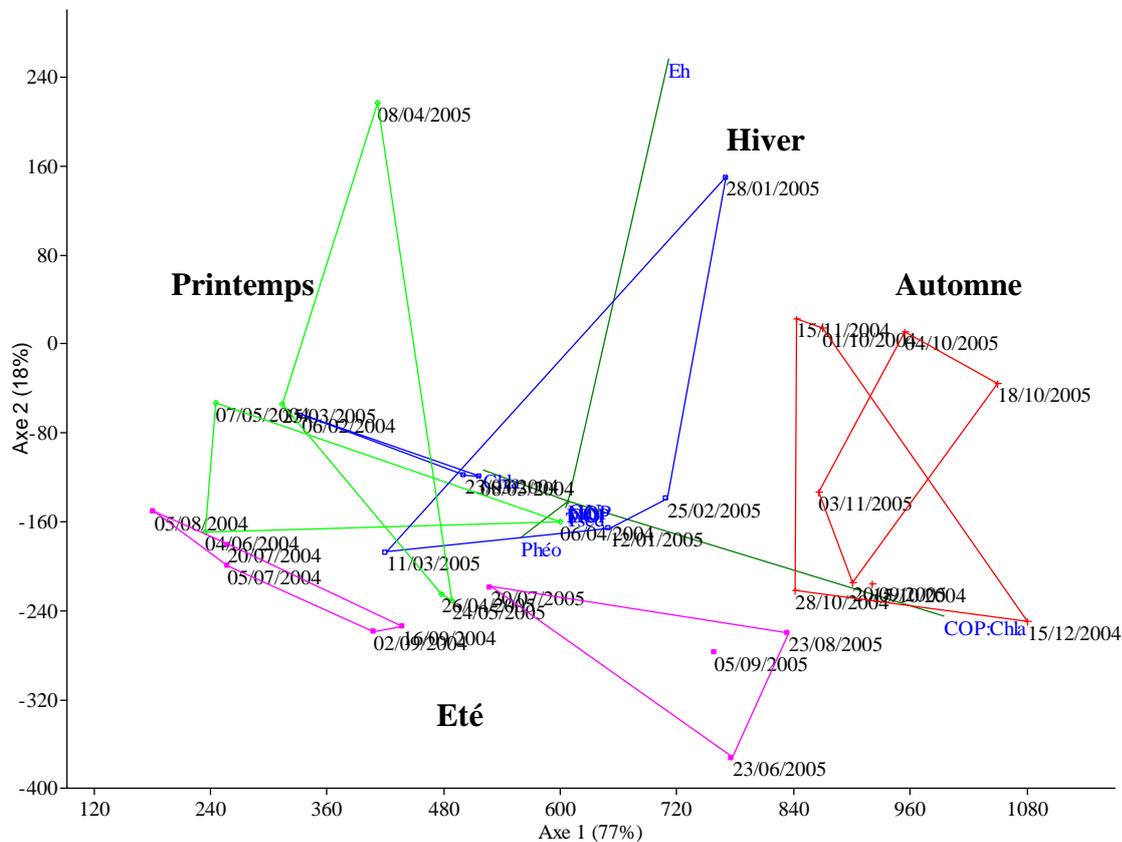


Figure 22 : Station R5 : analyse en composantes principales de la matrice dates en fonction des variables environnementales (bleu = hiver, vert = printemps, rose = été et rouge = automne).

En conclusion, des variations saisonnières et interannuelles des conditions environnementales se rajoutent aux variations inter-stations vues précédemment. Elles sont une contrainte supplémentaire pour la faune vivante qui doit donc faire face aux effets de l'ostréiculture, aux caractéristiques de chaque site et aux variations inhérentes aux saisons et aux années. D'une part, au cours de la période printemps-été, la limite couche oxique-couche anoxique est observée plus proche de la surface du sédiment, ce phénomène étant plus fort en 2004 qu'en 2005. D'autre part, la part du matériel détritique dans les sédiments sous les parcs

ostréicoles au cours de la période été-automne est plus élevée pour l'année 2005 par rapport à l'année 2004.

**Chapitre 4. Dynamique des assemblages de la
macrofaune benthique dans les sédiments de la
zone ostréicole de Rivedoux**

1. Résultats

1.1. Richesse spécifique

Au total, 78 espèces de la macrofaune ont été observées dans les sédiments des stations de Rivedoux. Ces 78 espèces se décomposent en 1 espèce de cnidaires, 39 espèces d'annélides, 21 espèces d'arthropodes, 14 espèces de mollusques, 2 espèces de némerthes et 1 espèce d'échinodermes. L'assemblage de la station R1 est le plus riche en espèces, avec des espèces appartenant aux 6 embranchements observés (Fig. 1). C'est également l'assemblage qui comporte la plus faible proportion d'espèces d'annélides (50 % contre 75 % dans les autres stations) alors que les espèces d'arthropodes, avec 30 % des espèces, y prennent une part plus importante que dans les assemblages prélevés sous les tables ostréicoles (15 à 25 %) des autres stations de Rivedoux.

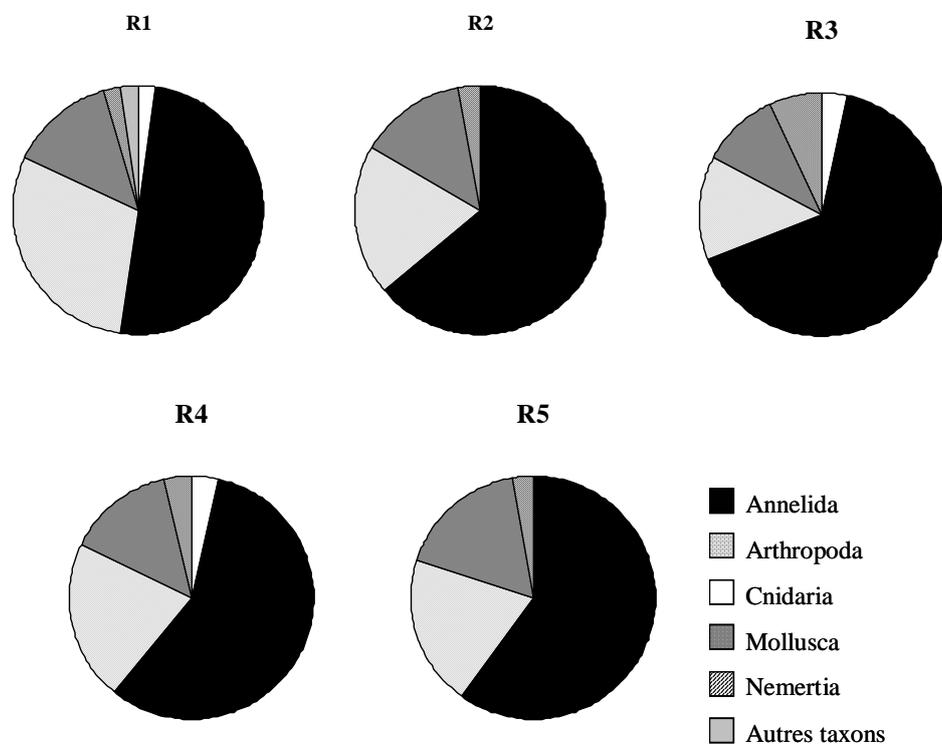


Figure 1 : Composition taxonomique des assemblages de la macrofaune dans les sédiments des stations de Rivedoux.

Quarante-quatre espèces ont été observées dans les sédiments de la station R1 de Rivedoux, 36 à la station R2, 29 à la station R3, 28 à la station R4 et 35 à la station R5. Parmi ces espèces, 16 constituent plus de 1 % de l'effectif total de la macrofaune des sédiments de la station R1. Ce chiffre est de 14 pour la station R2, 12 pour la station R3, 5 pour la station R4 et 11 pour la station R5. Le nombre d'espèces les mieux représentées (avec effectifs > 5 % des effectifs totaux) diminue ainsi de R1 à R4 passant de 5-7 à 3.

Tableau 1 : Liste des espèces composant plus de 1 % des effectifs totaux de chaque station de Rivedoux et leur groupe écologique d'appartenance (d'après Borja, 2006) (case noire : effectif > 5 %, case grise : 1 % < effectif < 5 %).

Espèces	Abbreviations	Groupes écologiques	Stations				
			R1	R2	R3	R4	R5
<i>Ampithoe</i> sp.	Ampisp	EG I	■	■			
<i>Cyclope neritea</i>	Cyclner		■	■			
<i>Euclymene oerstedii</i>	Euclner		■				
<i>Leucothoe incisa</i>	Leucinc		■				
<i>Nucula nitidosa</i>	Nucunit				■		
<i>Phylo foetida atlantica</i>	Phylfoe		■				
<i>Tellina tenuis</i>	Tellten		■				
<i>Urothoe poseidonis</i>	Urotpos						
<i>Anthozoa</i> sp.	Anthsp	EG II			■		
<i>Elminius modestus</i>	Elmnmod		■				
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	Mesosla			■	■		
<i>Nassarius nitidus</i>	Nassnit				■		
<i>Nephtys cirrosa</i>	Nephcir		■	■	■		■
<i>Nephtys hombergii</i>	Nephhom		■	■	■		■
<i>Tubulanus polymorphus</i>	Tubupol						■
<i>Apeudes latreillii</i>	Apselat	EG III	■				
<i>Clymenura clypeata</i>	Clymcly		■				
<i>Pygospio elegans</i>	Pygoele		■				
<i>Spio decoratus</i>	Spiodec		■				
<i>Streblospio shrubsolii</i>	Streshr			■	■	■	■
<i>Aphelochaeta marioni</i>	Aphemar		■	■	■	■	■
<i>Cossura pygodactylata</i>	Cosspyg				■	■	■
<i>Heteromastus filiformis</i>	Hetefil	EG IV		■	■	■	■
<i>Pseudopolydora antennata</i>	Pseuant			■	■	■	■
<i>Pseudopolydora</i> sp.	Pseusp			■	■	■	■
<i>Tharyx multibranchiis</i>	Tharmul		■	■	■	■	■
<i>Capitella capitata</i>	Capicap			■			
<i>Capitella minima</i>	Capimin	EG V	■				
<i>Oligochaeta spp</i>	Oligsp			■			

Un gradient de dominance des groupes écologiques apparaît de la station R1 à R5 avec une dominance d'espèces des groupes écologiques I (*Cyclope neritea* (Linné, 1758), *Urothoe poseidonis* Reibish, 1905), II (*Elminius modestus* Darwin, 1854, *Nephtys hombergii* Savigny, 1818) et III (*Apeudes latreillii* (Milne-Edwards, 1828)) pour la station R1. Ensuite, de station en station, des espèces des groupes écologiques II (*N. hombergii* et *N. cirrosa* Ehlers, 1868) III (*Streblospio shrubsolii* (Buchanan, 1890), IV (*Aphelochaeta marioni* (de Saint Joseph, 1894), *Cossura pygodactyla* Jones, 1956, *Pseudopolydora antennata* (Claparède, 1858) et

Tharyx multibranchiis (Grube, 1863) et *V* (*Oligochaeta* spp) ont de plus en plus d'importance dans les effectifs des assemblages.

Les variations saisonnières de la richesse spécifique sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station), avec une période de très faible richesse spécifique en juillet 2004 pour toutes les stations (Fig. 2). Les valeurs les plus fortes sont observées de la fin de l'automne-hiver au début du printemps pour tous les sites et pour les deux années. En 2005, le nombre d'espèces diminue du printemps à l'automne mais cette baisse est moins forte pour les stations R1 et R5. Les richesses spécifiques observées sont significativement différentes entre les stations ($P = 0,018$). Elles sont plus élevées pour les stations R1 et R5 que celles des stations R2, R3 et R4.

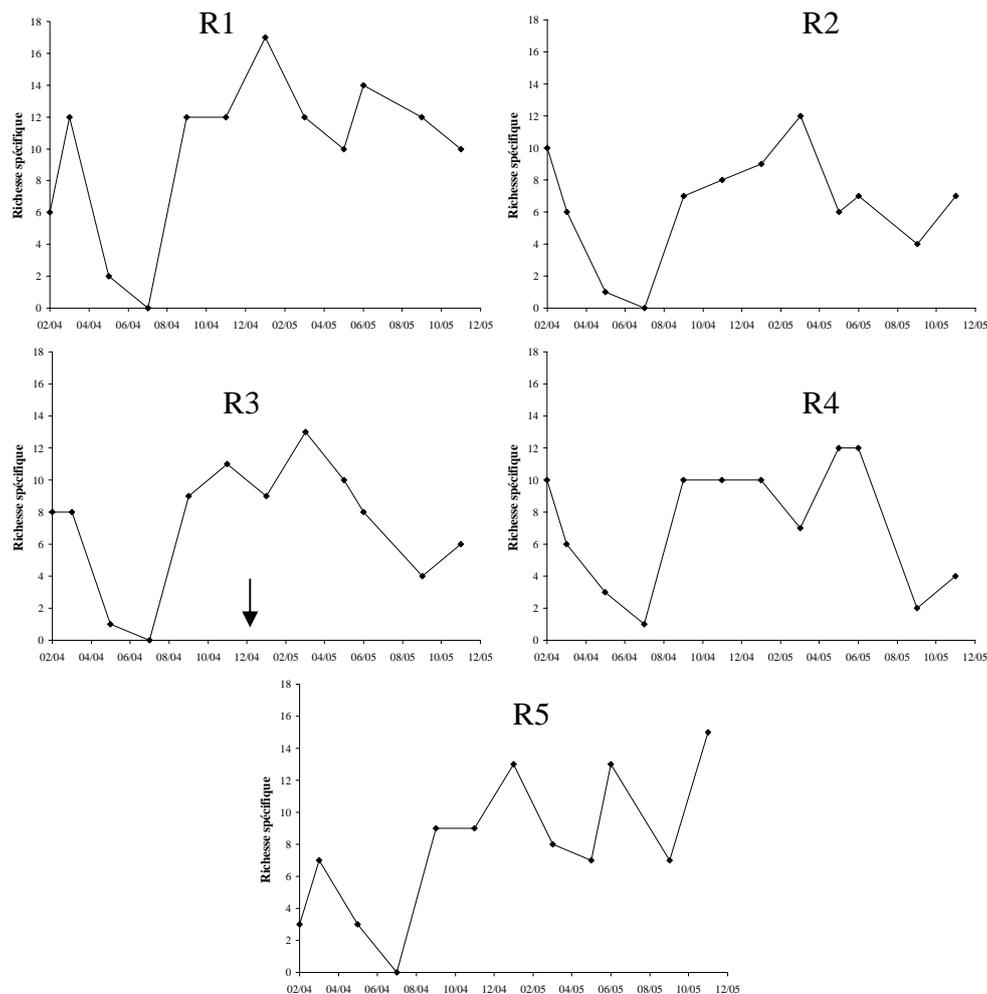


Figure 2 : Variations de la richesse spécifique totale sur 3 réplicats dans les assemblages de macrofaune des sédiments des stations de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (la flèche marque la date où les huîtres ont été enlevées à la station R3).

1.2. Abondance

Les variations saisonnières des abondances totales ne sont pas significatives ($P = 0,333$) pour toutes les stations (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) malgré l'occurrence de quelques valeurs plus élevées (Fig 3). Les différences d'effectifs entre les stations ne sont pas significatives ($P = 0,209$). Les valeurs les plus fortes sont observées en mars 2004 et janvier 2005 pour la station R4 avec 7300 et 3600 ind. m^{-2} respectivement.

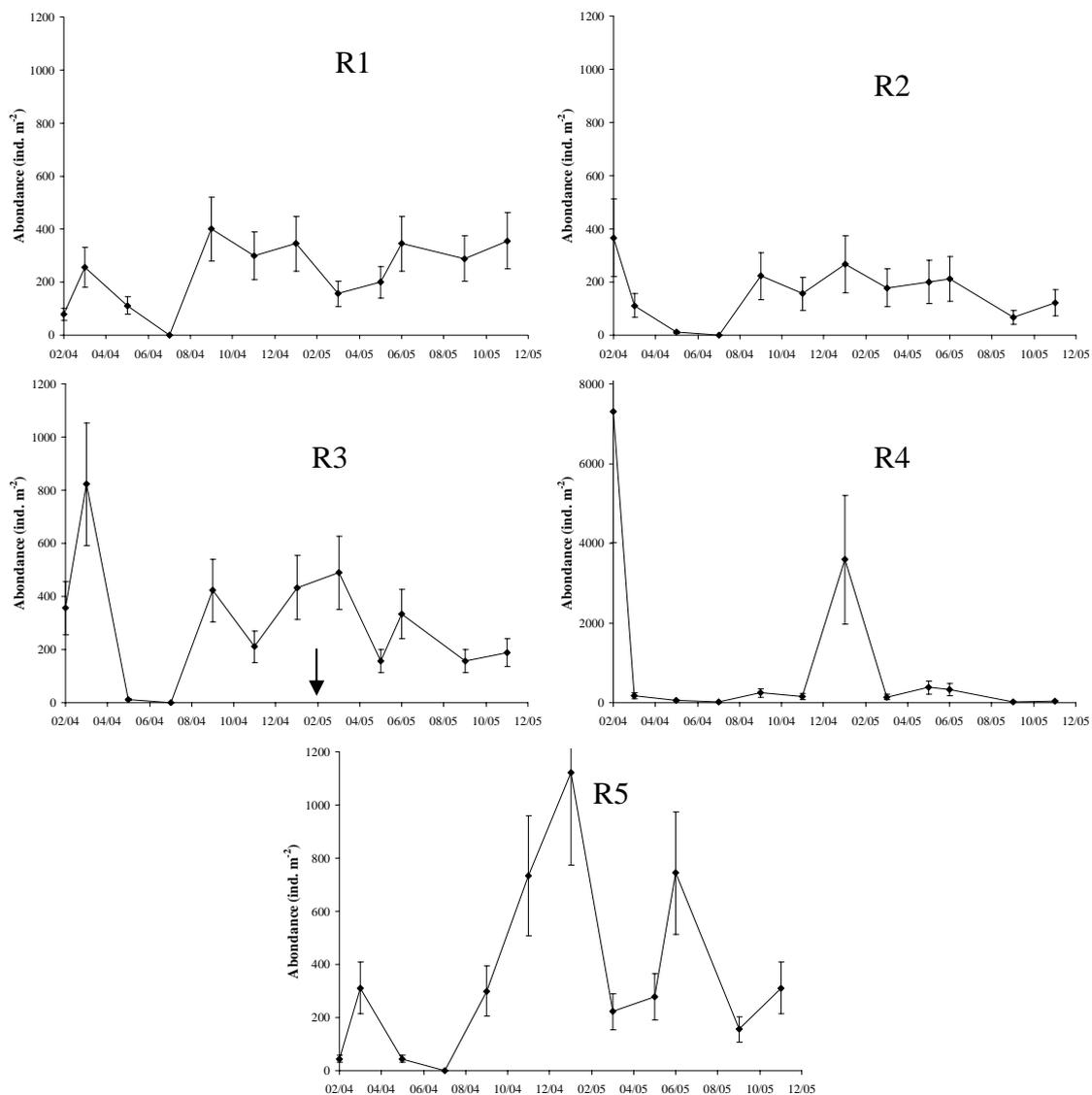


Figure 3 : Variations de l'abondance dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (la flèche marque la date où les huîtres ont été enlevées à la station R3).

1.3. Indice de Shannon

L'indice de Shannon varie significativement au cours du temps et est marqué par une brusque diminution au cours des étés 2004 et 2005 pour toutes les stations sauf pour la station R5 ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 4). Pour la station R5, l'indice de Shannon augmente pendant la période d'étude après la diminution estivale. Les différences entre les stations sont significatives ($P = 0,009$), en dehors de la valeur nulle de l'été 2004. L'indice est égal à 3,2 en moyenne pour la station R1, 2,6 pour les stations R2 et R3, 2,3 pour la station R4 et 2,4 pour la station R5.

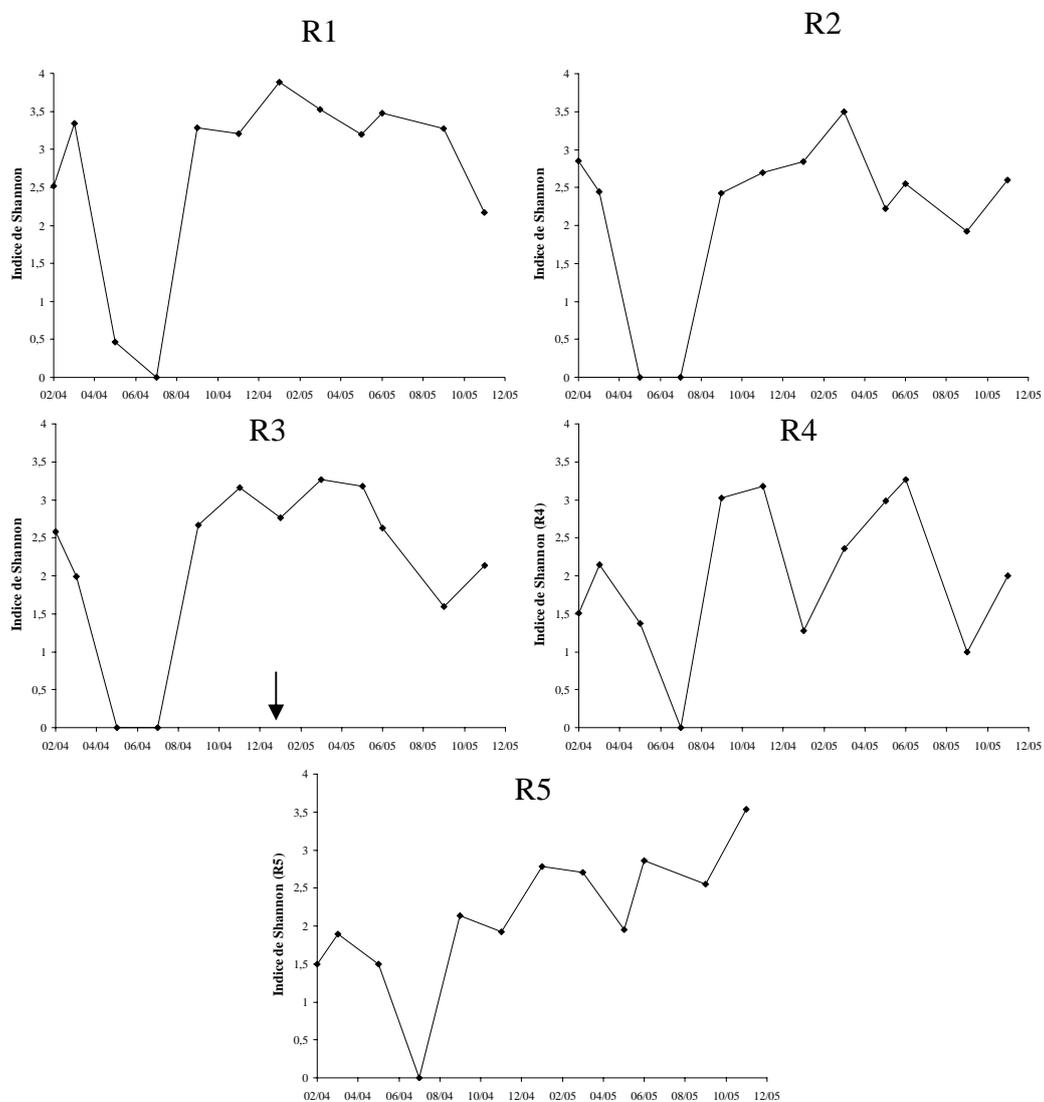


Figure 4 : Variations de l'indice de Shannon dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (la flèche marque la date où les huîtres ont été enlevées à la station R3).

1.4. L'indice AMBI

Les résultats pour l'indice AMBI sont présentés dans la Figure 5.

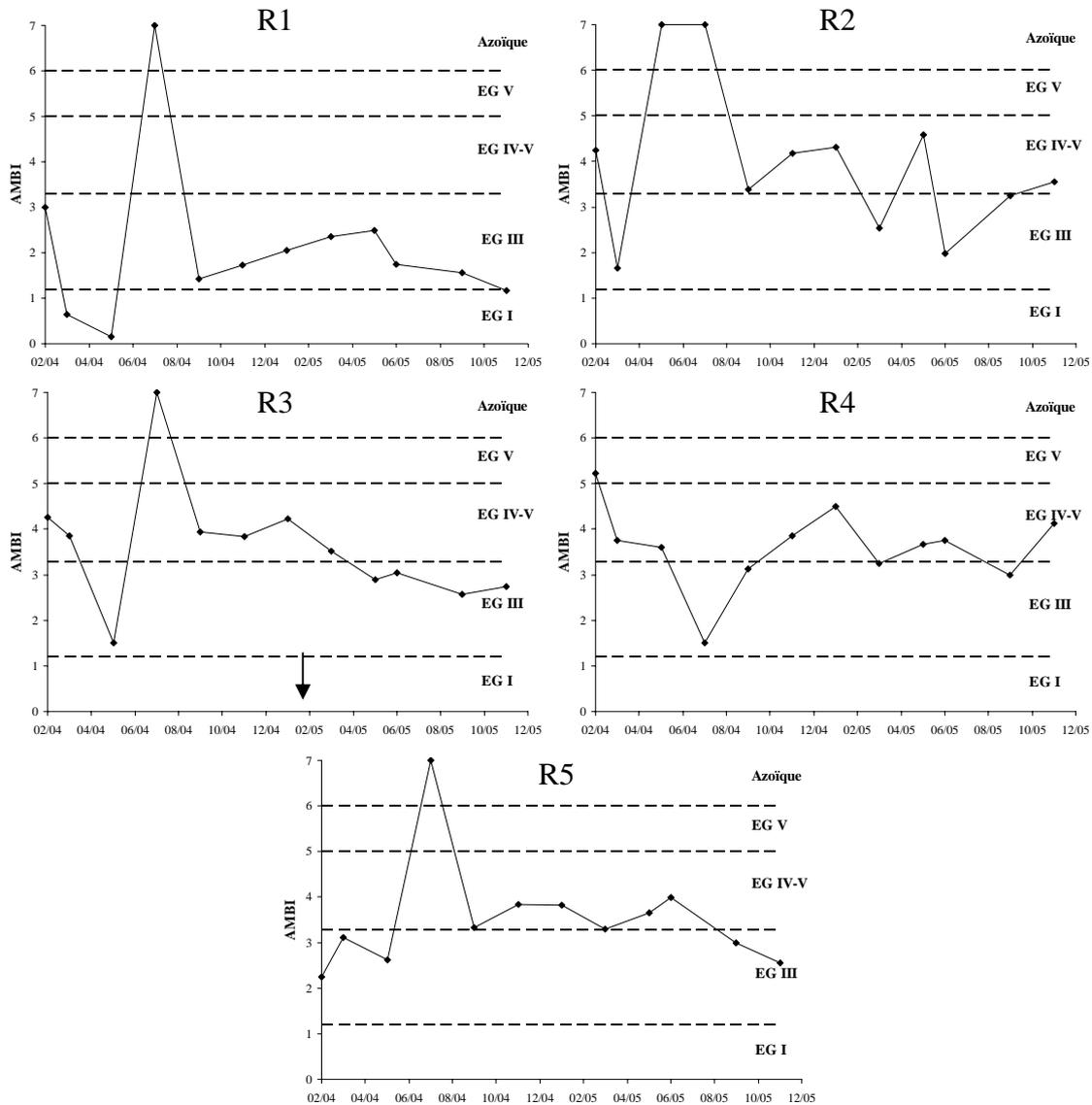


Figure 5 : Variations de l'indice AMBI dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (groupe écologique (EG) dominant : $AMBI < 1,2$: EG I, $1,2 < AMBI < 3,3$: EG III, $3,3 < AMBI < 5,0$: EG IV-V, $5,0 < AMBI < 6,0$: EG V et $6,0 < AMBI < 7,0$: azoïque) (Borja *et al.*, 2000 ; Muniz *et al.*, 2005 ; Muxika *et al.*, 2005) (la flèche marque la date où les huîtres ont été enlevées à la station R3).

L'indice AMBI est significativement ($P = 0,010$) plus élevé en juillet 2004 pour toutes les stations excepté la station R4 (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). L'indice diminue progressivement en 2005 pour la station R3 devenant inférieur à 3,3 entre le mois de

mars et le mois de mai alors qu'il reste plus stable pour les autres stations. Les valeurs de l'indice AMBI sont significativement ($P = 0,006$) plus faibles pour la station R1 (inférieures à 3,3 sauf en juillet 2004), en comparaison des stations où l'indice est presque toujours supérieur à 3,3. Des espèces appartenant aux groupes écologiques I, II et III dominent dans la station R1 alors que des espèces des groupes écologiques III, IV et V dominent dans les stations R2, R3, R4 et R5.

1.5. L'indice M-AMBI

L'indice M-AMBI est un indice basé sur des analyses multivariées qui combinent les informations apportées par la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'indice AMBI pour déterminer la qualité écologique d'un milieu (Muxika *et al.*, 2007).

Les variations saisonnières observées de l'indice M-AMBI (Fig. 6) sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Toutes les stations (excepté la station R4) ont un indice nul ou très faible au mois de juillet 2004. Il diminue de janvier à novembre au cours de l'année 2005 pour les stations R1, R2 et R3, augmente de janvier à juin puis diminue jusqu'en novembre pour R4, et augmente régulièrement de janvier à novembre pour la station R5.

Les différences observées entre les stations ne sont pas significatives ($P = 0,713$).

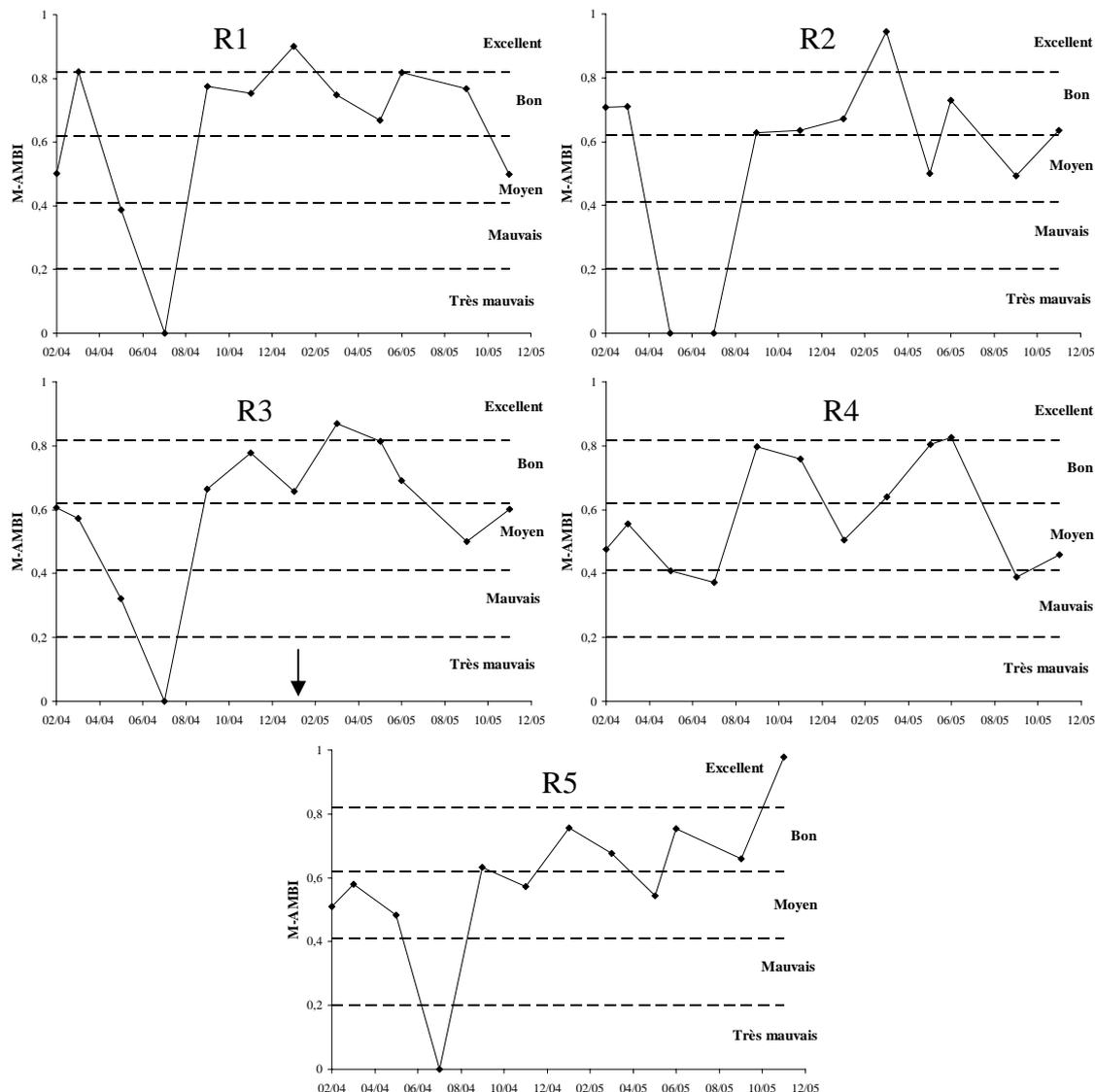


Figure 6 : Variations de l'indice M-AMBI dans les assemblages de macrofaune des sédiments des stations R1 à R5 de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (la flèche marque la date où les huîtres ont été enlevées à la station R3) (qualité écologique : $M-AMBI < 0,2$: très mauvais, $0,2 < M-AMBI < 0,41$: mauvais, $0,41 < M-AMBI < 0,62$: moyen, $0,62 < M-AMBI < 0,82$: bon et $0,82 < M-AMBI$: excellent) (d'après Muxika *et al.*, 2007).

1.6. Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée afin de déterminer les espèces caractéristiques de chaque station sur un bilan annuel des abondances ($\text{Log}_{10}(x + 1)$) et en excluant les dates azoïques. Les espèces dont les effectifs sont inférieurs à 1 % des effectifs totaux ont été exclues de l'analyse (Tableau 1). Selon le descripteur abondance, le

premier axe factoriel extrait 53 % de la variabilité du nuage de points et l'axe 2 porte 31 % de la variance (Fig. 7).

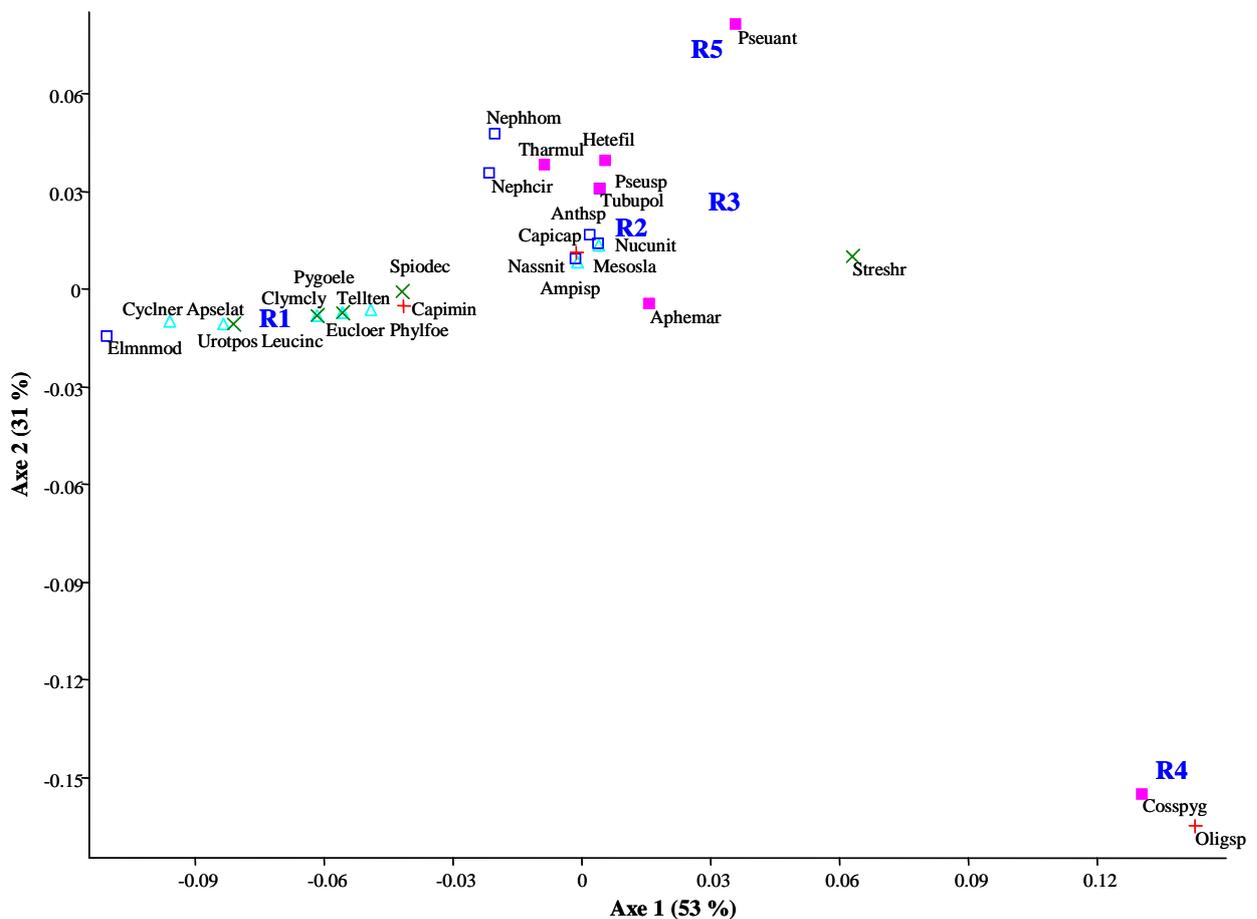


Figure 7 : Analyse factorielle des correspondances : projection bidimensionnelle des variables (Log_{10} (abondances totale) des espèces contribuant au moins à 1 % des effectifs totaux) croisées aux observations (stations) dans le plan factoriel 1-2 pour les stations de Rivedoux (triangle bleu clair : espèce du groupe écologique EG I, carré bleu foncé : EG II, croix verte : EG III, carré rose : EG IV et croix rouge : EG V).

Selon le plan factoriel 1-2, s'établit une ségrégation des stations et de leurs espèces associées avec une opposition entre la station R1 où dominant les espèces des groupes écologiques I et II et la station R4 où dominant les espèces des groupes IV et V. Se superpose à cet effet lié à la composition des groupes écologiques, un effet richesse spécifique puisque se trouvent en opposition la station R1 à la richesse spécifique élevée et la station R4 la plus paucispécifique. Les autres stations sont intermédiaires mais regroupées dans le plan factoriel

à proximité de la station R1 vraisemblablement par effet de richesse spécifique et d'une plus grande proportion d'espèces des groupes écologiques II et III.

Dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC, les espèces des groupes écologiques I, II et III sont ainsi regroupées principalement autour de la station R1. Dans l'assemblage de cette station, 16 espèces contribuent notablement (> 1 % des effectifs) aux effectifs, dont *Elminius modestus*, *Cyclope neritea*, *Urothoe poseidonis*, *Apseudes latreillii* et *Nephtys hombergii* qui contribuent à au moins 5 % des effectifs.

Les stations R2, R3, R4 et R5 sont proches d'espèces des groupes écologiques IV et V dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (Fig. 7). Dans les assemblages de la station R2, 14 espèces contribuent pour au moins 1 % des effectifs totaux, 12 pour la station R3, 5 pour la station R4 et 11 pour la station R5 dont *Aphelochaeta marioni* pour les stations R2 et R3, *Cossura pygodactylata* pour les stations R3 et R4, *Nephtys cirrosa* Ehlers, 1868 pour la station R2, *Nephtys hombergii* pour la station R3 et R5, *Oligochaeta* spp pour les stations R2 à R5, *Pseudopolydora antennata* pour les stations R2, R3 et R5, *Streblospio shrubsolii* pour les stations R2 à R5, et *Tharyx multibranchiis* pour la station R2 composent au moins 5 % des effectifs.

2. Discussion

Afin de mettre en évidence l'influence des paramètres environnementaux sur les espèces de la macrofaune, une analyse canonique des correspondances (ACC) a été réalisée pour chaque station de Rivedoux. Les paramètres environnementaux utilisés sont la température du sédiment, le pH, le Eh du sédiment à 1 cm de profondeur, la teneur en matière organique, le COP, le NOP, les teneurs en Chl *a* et en phéopigments et les ratios C:N et COP:Chl *a*. Seules les espèces dont les abondances sont supérieures à 1 % des effectifs totaux

ont été prises en compte dans l'ACC, ce qui réduit leur nombre à 16 espèces pour la station R1, 14 pour la station R2, 12 pour la station R3, 5 pour la station R4 et 11 pour la station R5.

2.1. Station R1

Les espèces dominantes dans l'assemblage de la macrofaune de la station R1 de Rivedoux (*Elminius modestus*, *Cyclope neritea*, *Urothoe poseidonis*, *Apseudes latreillii* et *Nephtys hombergii*) appartiennent aux groupes écologiques I, II et III et caractérisent un milieu à l'état normal (Hily *et al.*, 1986 ; Grall & Glémarec, 2003). Ce sont principalement des arthropodes, caractérisant un milieu peu perturbé (Gesteira & Dauvin, 2000). *C. neritea* est une espèce nécrophage mais ses abondances sont corrélées positivement avec le COP (Fig. 8). L'espèce *E. modestus*, épibionte de *C. neritea*, semble se nourrir à partir de la chlorophylle *a* comme le montre l'ACC. *N. hombergii*, prédateur, ne présente pas de corrélation avec les paramètres environnementaux du sédiment (Fig. 8). C'est une espèce du groupe écologique II. Les espèces de ce groupe écologique ne montrent en général que peu de sélectivité envers les paramètres environnementaux (Grall & Glémarec, 2003). Les abondances de l'espèce *A. latreilli* sont corrélées positivement au Eh, c'est d'ailleurs une espèce de milieu peu dégradé (Sanz-Lazaro & Marin, sous presse). La richesse spécifique de cette station est importante avec 44 espèces observées au total et régulièrement plus de 10 espèces par date de prélèvement. Pour l'indice de Shannon, la station R1 montre une diversité moyenne avec une valeur moyenne de 2,6 (Frontier & Pichot-Viale, 1991). Au regard de l'indice AMBI, la qualité écologique des sédiments de la station R1 est sauf exception bonne à excellente (Borja *et al.*, 2000) ce qui est corroboré par l'analyse des paramètres environnementaux des sédiments de cette station, qualifiés de peu dégradés, peu anoxiques et assez productifs en terme de biomasse microalgale. La bonne qualité écologique mise en évidence par la richesse

spécifique, la composition faunistique, l'indice de Shannon et l'indice AMBI est donc en adéquation avec les conclusions issues de l'étude des paramètres environnementaux.

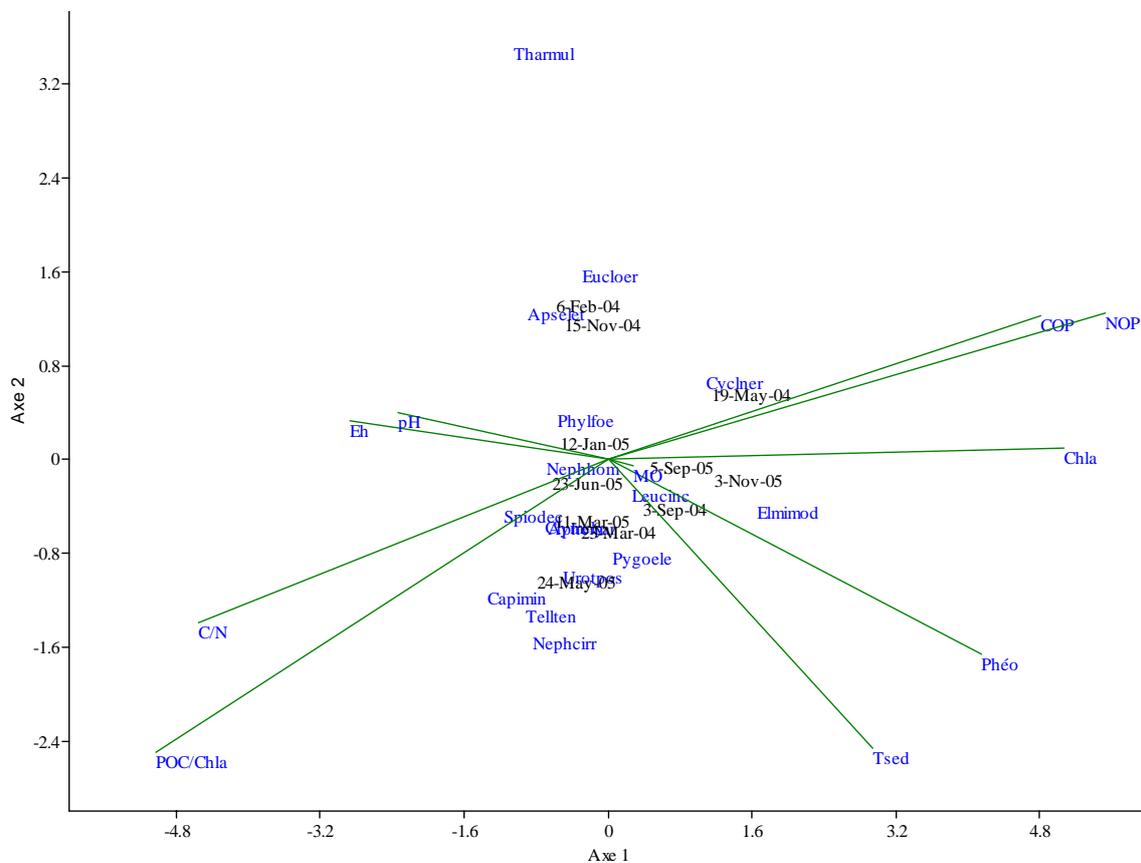


Figure 8 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 16 espèces principales (abondance spécifique > 1 % abondance totale) de la station R1 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Au mois de juillet 2004, l'indice AMBI atteint toutefois la valeur de 7 pour la station R1, comme pour les autres stations R2, R3 et R5 de Rivedoux, caractérisant un milieu azoïque. Les quelques espèces des groupes écologiques IV et V observées en faible abondance dans les sédiments de la station R1 caractérisent les dates les plus chaudes de l'année où le milieu est le plus dégradé et précédant la période azoïque de juillet 2004. Ces espèces sont ainsi corrélées positivement avec le COP:Chl *a*, la température, le C:N et la teneur en phéopigments (Fig. 8), autant de paramètres indicateurs d'un milieu de mauvaise qualité. Les abondances, la richesse spécifique et l'indice de Shannon sont aussi très faibles le mois précédent. Les sédiments prélevés à cette période étaient anoxiques et contenaient une

grande part de matériel détritique (cf. Chapitre 1. Paramètres environnementaux). L'anoxie du sédiment et la dégradation de la matière organique à cette saison favorisent l'absence de macrofaune (Rosenberg, 2001 ; Gray *et al.*, 2002 ; Laudien *et al.*, 2002 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004). La température augmente aussi sensiblement à cette période de l'année dans les sédiments intertidaux favorisant la reminéralisation de la matière organique accumulée comme montré en 2004 sur le site de Ronce-Perquis (Bouchet *et al.*, sous presse) et la production d'ammonium toxique pour la faune vivante (Feuillet-Girard *et al.*, 1988 ; Kir *et al.*, 2004). La présence de sulfures dans les sédiments intertidaux des zones ostréicoles au début du mois de juillet, comme montré en 2004 sur le site de Ronce-Perquis, (Bouchet *et al.*, sous presse) est aussi un facteur limitant pour la macrofaune (Hily *et al.*, 1986 ; Laudien *et al.*, 2002 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004).

2.2. Station R4

Au contraire des autres stations, l'indice AMBI pour la station R4 est plutôt faible au mois de juillet 2004, indiquant un milieu de plutôt bonne qualité. Or, l'abondance, la richesse spécifique et l'indice de Shannon ont des valeurs très faibles ce mois là. Un seul individu de l'espèce *Glycera unicornis* Savigny, 1818 a été observé dans les sédiments de la station R4 en juillet 2004. Cette espèce appartient au groupe écologique II (Borja, 2006). La seule présence d'un individu de cette espèce suffit à attribuer un indice synonyme de bonne qualité écologique pour cette station alors que la richesse spécifique et l'indice de Shannon sont très faibles. Dans le cas de sédiments pour lesquels la richesse spécifique est inférieure à 3, l'utilisation de l'indice AMBI est déconseillée et peut conduire à de fausses conclusions (Borja & Muxika, 2005b ; Muniz *et al.*, 2005). Le résultat obtenu ici corrobore ces conclusions. Plusieurs auteurs s'accordent même à dire que l'utilisation de l'indice AMBI doit être associé au calcul de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon avec des

analyses multivariées (MDS scaling, analyse factorielle) pour déterminer la qualité écologique d'un site (Borja *et al.*, 2004b ; Salas *et al.*, 2004 ; Muniz *et al.*, 2005 ; Muxika *et al.*, 2007). Dauer *et al.* (1993), avant la publication de l'indice AMBI, recommandaient déjà fortement l'utilisation de plusieurs indices et méthodes pour déterminer la qualité écologique des sédiments. La conclusion déduite de l'indice AMBI pour la station R4 en juillet n'est donc pas valide, et les limites de l'application de l'indice AMBI relevées ici corroborent les précautions conseillées par les auteurs cités précédemment.

Lors de l'étude des paramètres environnementaux, il est apparu que la station R4 s'est avérée être la plus touchée par les effets de l'ostréiculture. Ses sédiments sont très enrichis en matière organique et très anoxiques du fait de la biodéposition de fécès et de pseudofécès par les huîtres. Les assemblages de macrofaune de cette station sont les plus paucispécifiques du site de Rivedoux. Une faible richesse spécifique associée à de courtes mais fortes augmentations d'abondances est caractéristique d'un milieu perturbé (Rosenberg, 2001 ; Samuelson, 2001). Seulement quatre espèces contribuent principalement aux effectifs de la macrofaune des sédiments de cette station. Ces espèces sont des espèces opportunistes des groupes écologiques IV et V, mais les oligochètes du groupe écologique V constituent tout de même 40 % des effectifs totaux. La présence en abondance d'espèces de polychètes opportunistes (*Cirratulidae*, *Capitellidae* et *Spionidae*) indique que les sédiments sont enrichis en matière organique (Hily *et al.*, 1986 ; Samuelson, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004), corroborant les mesures de teneurs en matière organique effectuées par perte au feu. D'après l'ACC (Fig. 9), ces espèces sont corrélées positivement avec la teneur en matière organique (*Pseudopolydora antennata* et *Oligochaeta* spp.), le COP et le NOP (*Aphelochaeta marioni* et *Cossura pygodactylata*), le COP:Chl *a* (*Oligochaeta* spp. et *C. pygodactylata*) et la teneur en chlorophylle *a* (*P. antennata*) et négativement avec des valeurs positives du potentiel d'oxydo-réduction Eh (toutes ces espèces). La matière

organique du sédiment peut être une source de nourriture importante pour la macrofaune (Pearson & Rosenberg, 1978). Toutefois, dans les milieux où les apports en matière organique sont trop importants, celle-ci n'est pas consommée entièrement par les organismes vivants et la dégradation de la matière organique en excès consomme une grande partie de l'oxygène du sédiment et de la colonne d'eau. Ce phénomène provoque des hypoxies temporaires (Gray *et al.*, 2002), comme l'attestent les valeurs négatives de Eh mesurées, et peut favoriser la production d'ammonium et de sulfures, toxiques pour le vivant (Kristensen *et al.*, 2000 ; Eden *et al.*, 2003 ; Janas *et al.*, 2004 ; Hyland *et al.*, 2005). Des concentrations en carbone organique particulaire comprises entre 10 et 35 $\mu\text{g mg}^{-1}$ dans les sédiments ont un impact néfaste et toxique sur la macrofaune (Hyland *et al.*, 2005). Les concentrations en COP mesurées dans les sédiments de la station R4 sont élevées, comprises entre 15 et 20 $\mu\text{g mg}^{-1}$ et sont un stress potentiel pour la macrofaune, éliminant les espèces sensibles et favorisant des espèces tolérantes. La teneur en chlorophylle *a* est aussi un facteur structurant pour la macrofaune benthique. Dans les sédiments de sites soumis à l'aquaculture, les teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments sont très élevées (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Mirto *et al.*, 2000 ; Hayakawa *et al.*, 2001 ; Méléder *et al.*, 2003 ; Méléder *et al.*, 2005). Les espèces robustes observées dans les sédiments de la station R4 sont capables de supporter ces conditions et caractérisent parfaitement l'état perturbé du milieu sédimentaire. L'indice AMBI calculé pour les sédiments de la station R4 indique que le milieu est de mauvaise qualité. Les différents indices utilisés pour cette station (paramètres environnementaux et indices de la macrofaune) mettent en évidence les effets négatifs de l'ostréiculture sur l'écosystème benthique de cette station, même si les modifications relevées sont modérées.

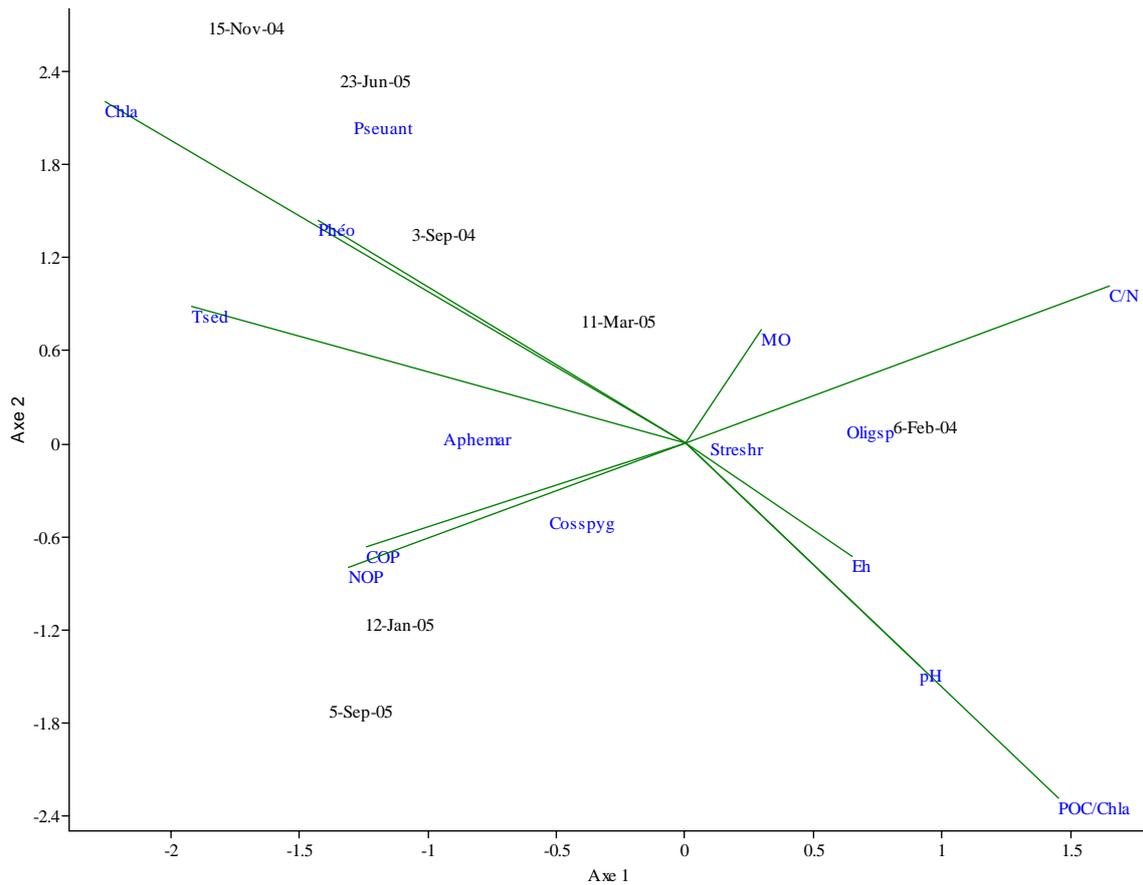


Figure 9 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 5 espèces principales (abondance spécifique > 1 % abondance totale) de la station R4 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

2.3. Station R2

Les espèces observées dans les sédiments de la station R2 sont corrélées positivement avec la teneur en chlorophylle *a* (*Spio decoratus*, *Cyclope neritea*, *Heteromastus filiformis*, *Tharyx multibranchiis*, *Aphelochaeta marioni* et *Mesopodopsis slabberi*), le COP, le NOP et le C:N (*H. filiformis*, *T. multibranchiis*, *A. marioni* et *M. slabberi*) durant le printemps et l'automne (Fig. 10). Le COP, le NOP caractérisent l'enrichissement en matière organique du sédiment dû à l'ostréiculture et le C:N l'état dégradé du sédiment alors que la teneur en chlorophylle *a* caractérise la forte production microalgale dans les sédiments sous-jacents aux

tables ostréicoles. Les espèces robustes observées dans ces sédiments bénéficient des modifications sédimentaires dues à la culture de l'huître.

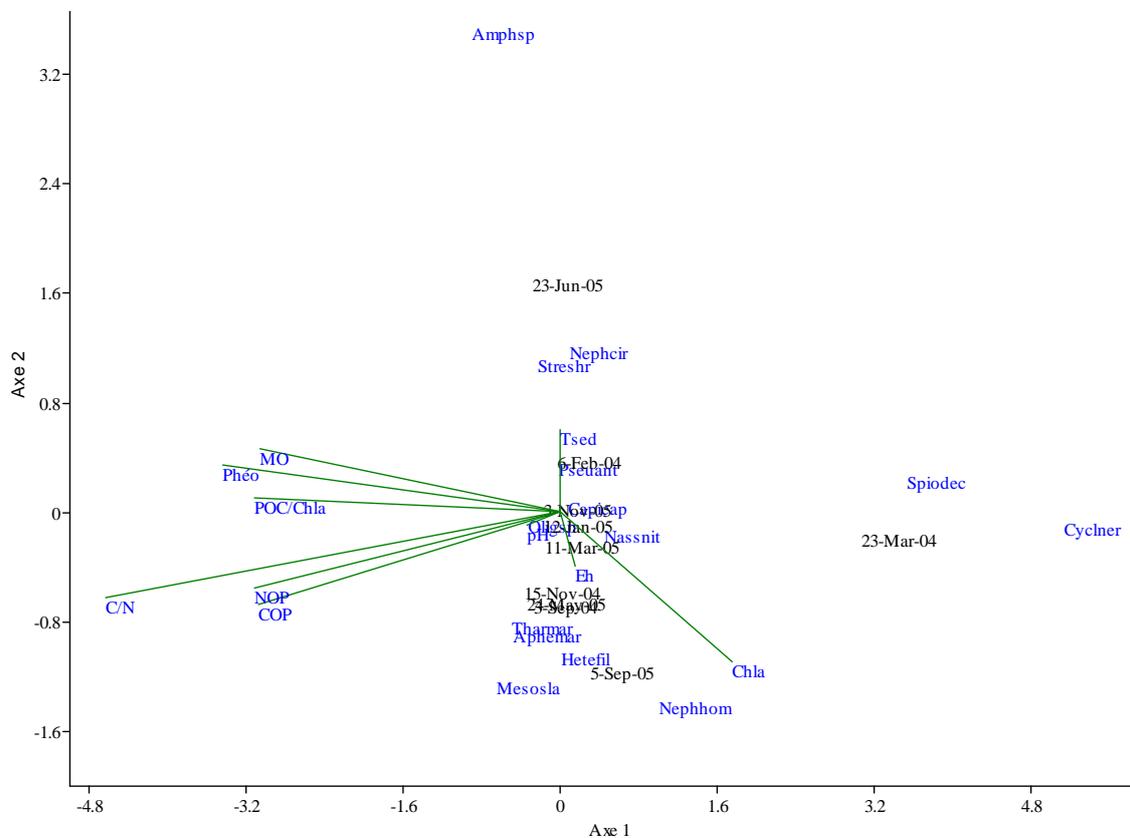


Figure 10 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 14 espèces principales (abondance spécifique > 1 % abondance totale) de la station R2 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

2.4. Station R3 et R5

Les espèces observées dans les sédiments de ces stations sont majoritairement des espèces opportunistes des groupes écologiques IV et V (Tableau 2 et Fig. 7) et elles sont corrélées positivement avec de fortes teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments, en COP, en matière organique, des ratios C:N et COP:Chl *a* élevés, autant de paramètres caractéristiques des sédiments perturbés des zones aquacoles.

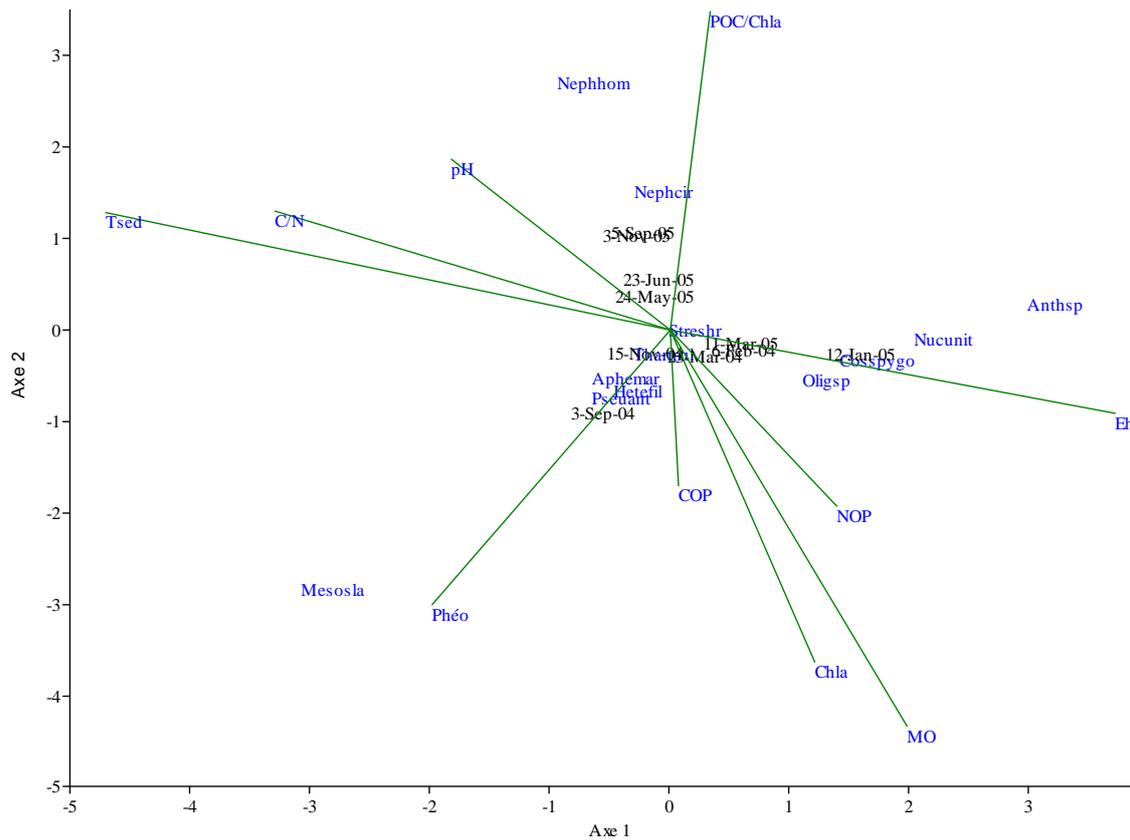


Figure 11 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 12 espèces principales (abondance spécifique > 1 % abondance totale) de la station R3 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Toutefois, dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (Fig. 7), les stations R2, R3 et R5 sont aussi proches de quelques espèces des groupes écologiques I, II et III. Les stations R2, R3 et R5 semblent moins touchées par les effets de l'ostréiculture que la station R4. La position de cette station, au cœur des parcs ostréicoles, favorisent une sédimentation accrue des biodépôts et un enrichissement plus important en matière organique. La richesse spécifique et l'indice de Shannon sont plus importants dans les stations R2, R3 et R5 comparés à la station R4. Les abondances spécifiques moyennes sur l'année de ces stations sont moins élevées que pour la station R4 mais beaucoup plus stables. L'indice AMBI des stations R2, R3 et R5 est légèrement supérieur à 3,3, indiquant que le milieu est perturbé. La perturbation apparaît moins importante que dans les sédiments de la station R4. Pour la station R3, il y a même une diminution progressive de l'indice vers des valeurs plus faibles synonymes d'amélioration de

la qualité du milieu à partir de mars 2005. La macrofaune benthique est capable de se régénérer rapidement, et de retrouver petit à petit un état d'équilibre (Rosenberg, 2001).

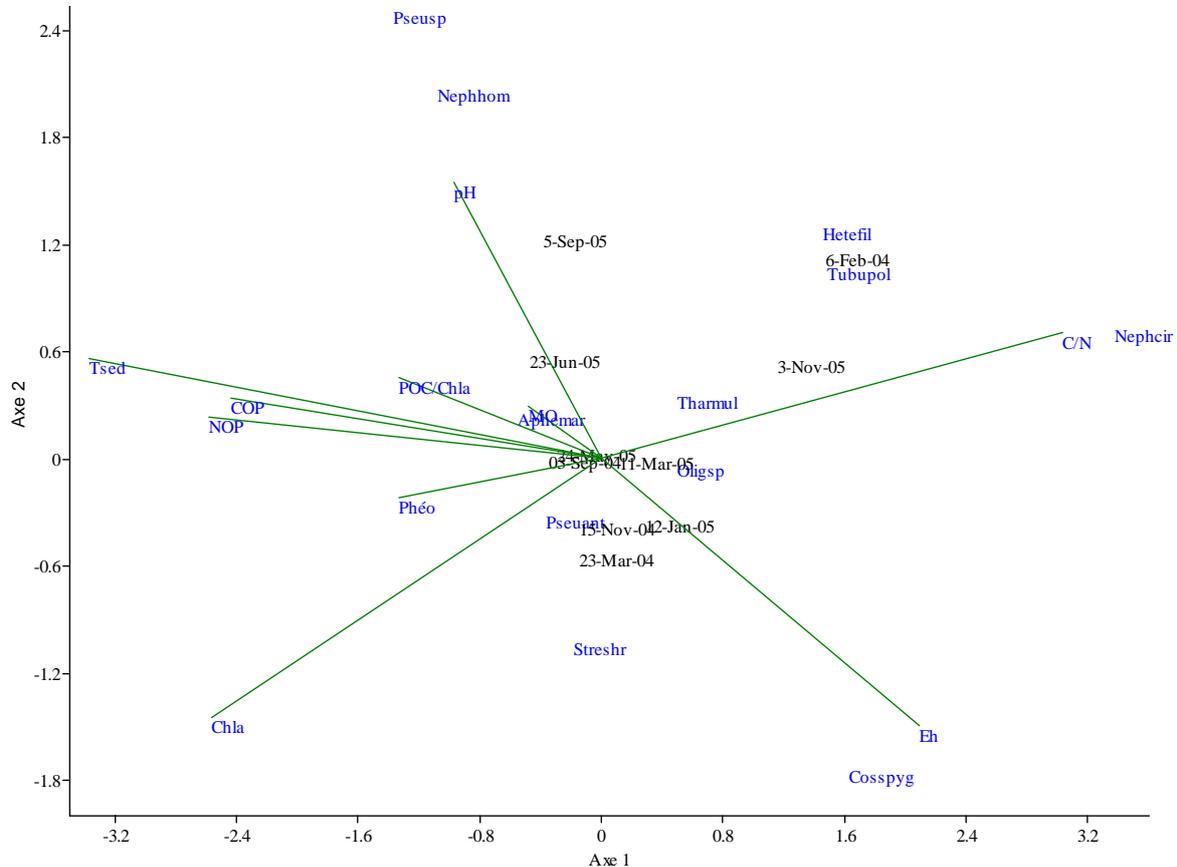


Figure 12 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 11 espèces principales (abondance spécifique > 1 % abondance totale) de la station R5 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Les huîtres des tables ostréicoles de la station R3 ont été retirées durant le mois de février 2005 et n'ont pas été réinstallées. La station s'est donc retrouvée vierge de toute huître lors de la deuxième année du suivi. De nombreuses études ont montré qu'après une sévère crise hypoxique (Lardicci *et al.*, 2001), après la cessation de rejets des eaux usées (Gorostiaga *et al.*, 2004 ; Borja *et al.*, 2006) ou la fin d'une activité de pisciculture (Sanz-Lazaro & Marin, sous presse), les assemblages de macrofaune sont capables de retrouver un état normal. L'indice AMBI montre bien ici le changement d'état de la station de Rivedoux et peut être considéré comme un bon outil pour suivre l'évolution vers cet état d'équilibre de

l'assemblage (Borja *et al.*, 2006). La fin de l'activité ostréicole dans cette station est marquée par une amélioration progressive et relativement rapide de l'état écologique des sédiments. Cette amélioration est peut être accentuée par le fait qu'à l'origine, la qualité écologique de cette station était à la limite entre mauvaise et moyenne.

L'indice M-AMBI a aussi été calculé pour les stations de Rivedoux. Les différences observées entre les stations ne sont pas significatives. L'indice M-AMBI permet la combinaison de la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'indice AMBI au moyen d'une analyse factorielle (Muxika *et al.*, 2007). Au regard de l'indice M-AMBI, la qualité écologique des stations de Rivedoux est moyenne à bonne. Les différences observées entre les stations en observant ces 3 indices séparément et la composition faunistique ne sont pas ici validées. Une mauvaise calibration de l'indice M-AMBI pour les sédiments de la zone ostréicole peut être envisagée. Le fait que les perturbations relevées dans les stations R2 à R5 soient peu importantes limite les différences entre ces stations et la station R1 (M-AMBI = 0,64 pour la station R1 et environ 0,58 pour les autres stations). Ainsi, les assemblages des sédiments des stations directement dans la zone ostréicole de Rivedoux ont été décrits comme peu perturbés (excepté R4). Les différents indices mettent en évidence un gradient entre la station R1 hors des parcs, les stations R2, R3 et R5 et enfin la station R4 en plein cœur de la zone ostréicole. La proportion d'espèces sensibles/opportunistes n'est pas affectée fortement, et l'effet des parcs ostréicoles sur les peuplements peut être qualifié de modéré. L'exemple de la station R3 montre que quelques semaines après le retrait des huîtres une amélioration de la qualité des assemblages est observée. Les différences très marquées mises en évidence lors de l'étude des paramètres environnementaux le sont un peu moins à l'observation de la macrofaune. Le site de Rivedoux apparaît peu perturbé par les effets de l'ostréiculture, et les

modifications les plus importantes sont visibles au niveau des paramètres environnementaux du sédiment (granulométrie, teneur en matière organique, potentiel d'oxydo-reduction).

**Chapitre 5. Variabilité temporelle des
assemblages de foraminifères vivants
benthiques dans les sédiments du site ostréicole
de Rivedoux**

1. Résultats

1.1. Descripteurs statistiques

1.1.1. Paramètres synthétiques

Richesse spécifique

Au total, 35 espèces de foraminifères vivants benthiques ont été observées dans les sédiments des stations de Rivedoux avec pour la station R1, 29 espèces, 25 pour la station R2, 21 pour les stations R3 et R4 mais avec une augmentation de la richesse spécifique à 26 pour la station R5 (Tableau 1). Cependant, il existe des variations significatives ($P = 0,002$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) lorsque la richesse spécifique est examinée date par date (Fig. 1).

Pour chaque station, les variations saisonnières sont significatives ($P = 0,007$) (Fig. 1). Pour la station R1, la richesse spécifique varie de 0 à 13 et est plus forte durant les mois de février, d'avril, de juillet et de novembre en 2004 et en janvier, avril et mai en 2005. Pour la station R2, le plus grand nombre d'espèces est observé au mois de février, de juillet à septembre et en novembre 2004, et de février à avril et en octobre 2005 mais semble présenter une tendance décroissante avec une variation de 5 à 12 en 2004 et de 3 à 8 en 2005. Les mois d'octobre et de décembre en 2004, et de février, juin et novembre en 2005 sont ceux où la richesse spécifique est la plus forte pour la station R3 qui présente des valeurs plus stables de 2 à 12 espèces. Les richesses spécifiques sont les plus fortes en février, juin et de novembre à décembre en 2004 et en mars et juin en 2005 pour la station R4. Pour la station R5, la richesse spécifique est la plus élevée aux mois de février et d'avril, et d'octobre à décembre 2004 et en mars, juin et d'octobre à novembre en 2005 avec des variations de 0 à 15 espèces. Pour les stations R1, R2 et R4, les variations de richesse spécifique diminuent de 2004 à 2005. Pour la

station R5, les variations de richesse spécifique sont équivalentes sur les 2 années alors que pour la station R3, la variabilité augmente de 2004 à 2005.

Tableau 1 : Richesse spécifique totale, nombres d'espèces vivantes observées pour au moins 10% des dates, et liste des espèces observées pour les stations de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (case noire : espèce présente dans au moins 10% des dates, case grise : espèce présente dans moins de 10% des dates et case blanche : espèce non observée). Les abréviations des espèces correspondent aux quatre premières lettres du nom de genre et aux trois premières lettres du nom d'espèce et seront utilisées dans ce chapitre (Ammotep pour

Ammonia tepida par exemple,)

			R1	R2	R3	R4	R5
Richesse spécifique totale			29	25	21	21	26
Espèces observées pour au moins 10% des dates			17	15	12	13	20
Espèce	Abbréviation	Type de test					
<i>Ammonia tepida</i>	Ammotep	hyalin					
<i>Bolivina pseudoplicata</i>	Bolipse	hyalin					
<i>Brizalina striatula</i>	Brizstr	hyalin					
<i>Brizalina variabilis</i>	Brizvar	hyalin					
<i>Bulimina elegans</i>	Buliele	hyalin					
<i>Bulimina patagonica</i>	Bulipat	hyalin					
<i>Buliminella elegantissima</i>	Belegant	hyalin					
<i>Criboelphidium excavatum</i>	Cribexc	hyalin					
<i>Criboelphidium gunteri</i>	Cribgun	hyalin					
<i>Criboelphidium jeffreysii</i>	Cribjef	agglutiné					
<i>Criboelphidium williamsonii</i>	Cribwill	hyalin					
<i>Cyclinocypris involvens</i>	Cyclinv	porcelané					
<i>Edentostomia cultrata</i>	Edencul	porcelané					
<i>Eggereloides scabrus</i>	Eggesca	agglutiné					
<i>Fissurina lucida</i>	Fissluc	hyalin					
<i>Gavelinopsis praegiri</i>	Gavepra	hyalin					
<i>Haynesina germanica</i>	Haynger	hyalin					
<i>Hopkinsina pacifica</i>	Hopkpac	hyalin					
<i>Lagena laevis</i>	Lagelae	hyalin					
<i>Lobatula lobatula</i>	Lobalob	hyalin					
<i>Massilina secans</i>	Massisec	porcelané					
<i>Miliolinella subrotunda</i>	Milisub	porcelané					
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	Planmed	hyalin					
<i>Pseudononionium atlanticum</i>	Pseuatl	porcelané					
<i>Quinqueloculina carinatastriata</i>	Quincar	porcelané					
<i>Quinqueloculina jugosa</i>	Quinjug	porcelané					
<i>Quinqueloculina seminula</i>	Quinsem	porcelané					
<i>Quinqueloculina stelligera</i>	Quinste	porcelané					
<i>Reophax arctica</i>	Reoparc	agglutiné					
<i>Reophax nana</i>	Reopnan	agglutiné					
<i>Rosalina cf. vilardeboana</i>	Rosavil	hyalin					
<i>Spirillina vivipara</i>	Spirviv	porcelané					
<i>Spirobolivina</i> sp.	Spirsp.	hyalin					
<i>Stainforthia fusiformis</i>	Staufus	hyalin					
<i>Textularia earlandi</i>	Textear	agglutiné					

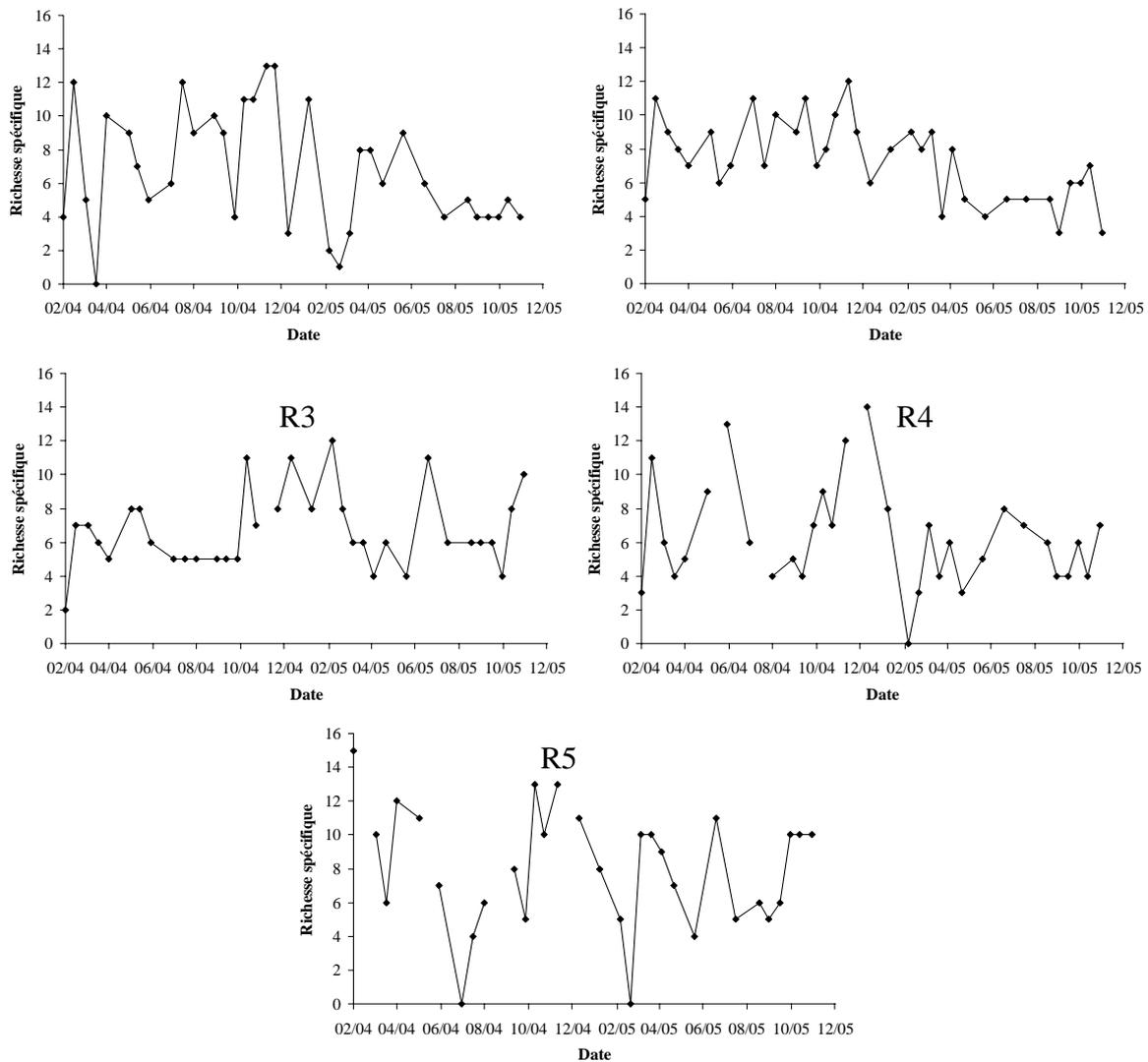


Figure 1 : Variations de la richesse spécifique pour les assemblages de foraminifères des stations R1, R2, R3, R4 et R5 du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Abondance des individus vivants

Les différences d'abondance entre les stations sont significatives ($P = 0,002$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Les valeurs sont les plus élevées aux stations R4 et R5 (maximum 8000 et 5000 respectivement) et similaires entre les stations R1, R2 et R3 (maximum 1000) (Fig. 2).

Pour chaque station, les variations saisonnières d'abondance sont significatives ($P < 0,001$). En 2004 pour la station R1, les valeurs maximales sont observées de la fin de l'été à l'automne (299 ± 145 ind. 50 cm^{-3}), pour la station R2 en automne (507 ± 203 ind. 50 cm^{-3}),

pour les stations R3 et R4 en mars (538 et 7755 ind. 50 cm^{-3}) et pour la station R5 en mars (4932 ind. 50 cm^{-3}), juillet (1539 ind. 50 cm^{-3}) et décembre (1556 ind. 50 cm^{-3}). En 2005, les maxima sont observés en juin pour la station R1 (923 ind. 50 cm^{-3}), en avril pour la station R2 (1160 ind. 50 cm^{-3}), en février (531 ind. 50 cm^{-3}), avril (1092 ind. 50 cm^{-3}) et août (674 ind. 50 cm^{-3}) pour la station R3, en avril pour la station R4 (3356 ind. 50 cm^{-3}) et en avril (4156 ind. 50 cm^{-3}), juillet (1129 ind. 50 cm^{-3}) et octobre (497 ind. 50 cm^{-3}) pour la station R5. D'une façon générale, les abondances les plus fortes s'observent du printemps à l'automne mais les maxima sont situés au printemps. Deux exceptions se situent en décembre 2004 (station R5) et en février 2005 (station R3).

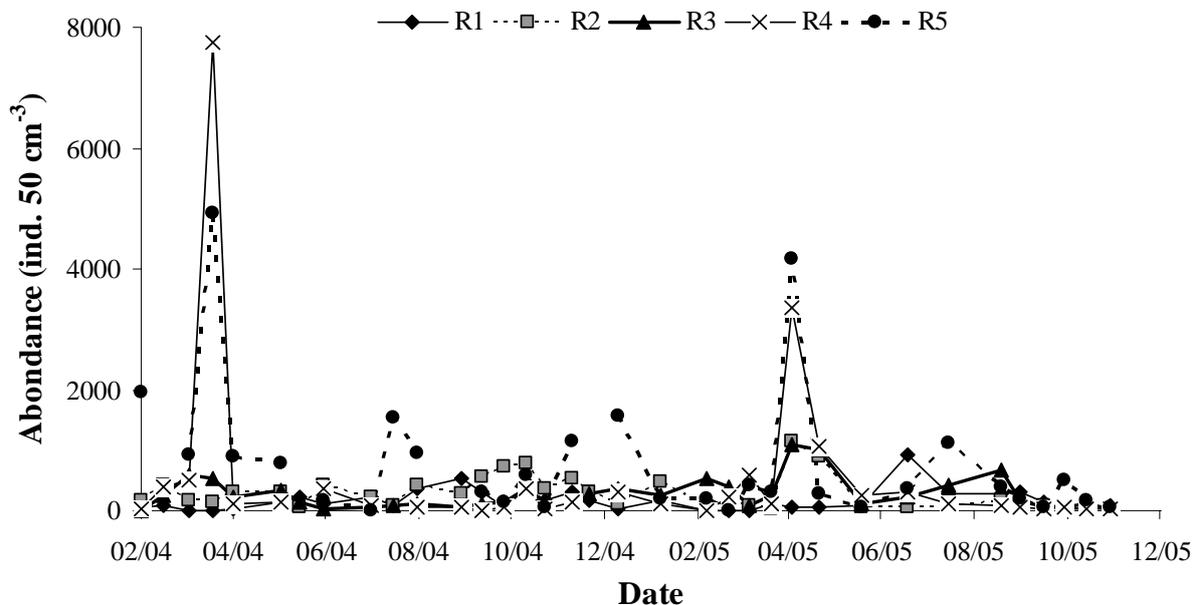


Figure 2 : Variations des abondances de foraminifères vivants dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Type de test

Les peuplements vivants de foraminifères benthiques des sédiments de Rivedoux sont composés en majorité de foraminifères à test hyalin (Fig. 3). Certaines exceptions apparaissent toutefois. Ainsi, les assemblages des stations R1, R2 et R5 sont composés pour 25 à 60% de foraminifères à test agglutiné de février à mars 2005, ainsi qu'en novembre 2005

pour la station R5. Les assemblages de la station R1 sont aussi composés pour 40 à 60% de foraminifères à test porcelané de février à avril et en décembre 2004. Entre 25 et 35% de foraminifères à test porcelané sont observés à la station R4 en février et octobre 2004 et en juin et septembre 2005.

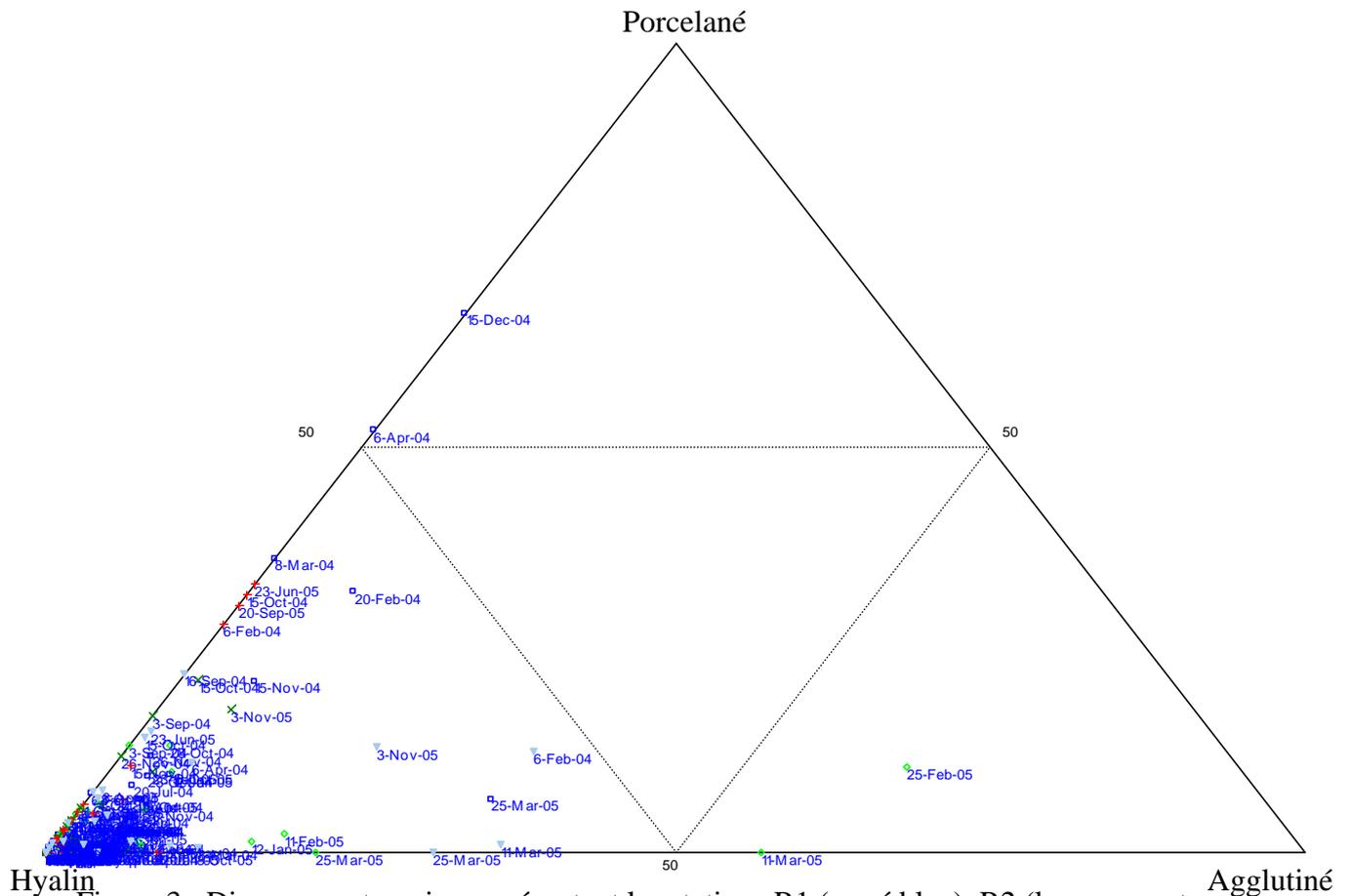


Figure 3 : Diagramme ternaire représentant les stations R1 (carré bleu), R2 (losange vert clair), R3 (croix verte foncée), R4 (croix rouge) et R5 (triangle inversé bleu clair) de Rivedoux en fonction du pourcentage de test hyalin, porcelané et agglutiné dans les assemblages de foraminifères vivants du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.1.2. Indices de diversité

Indice de Shannon

Les différences inter-stations de l'indice de Shannon sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 4). L'indice est plus élevé dans les stations R3, R4 et R5 (maxima 2-2,5) comparé aux stations R1 et R2 (maximum 1). Les

variations saisonnières sont significatives ($P < 0,001$), avec un indice de Shannon significativement plus élevé au printemps, en automne pour les stations R3 à R5, et aussi en hiver pour la station R5. Il est stable pour la station R2, et plus fort en hiver et automne pour la station R1.

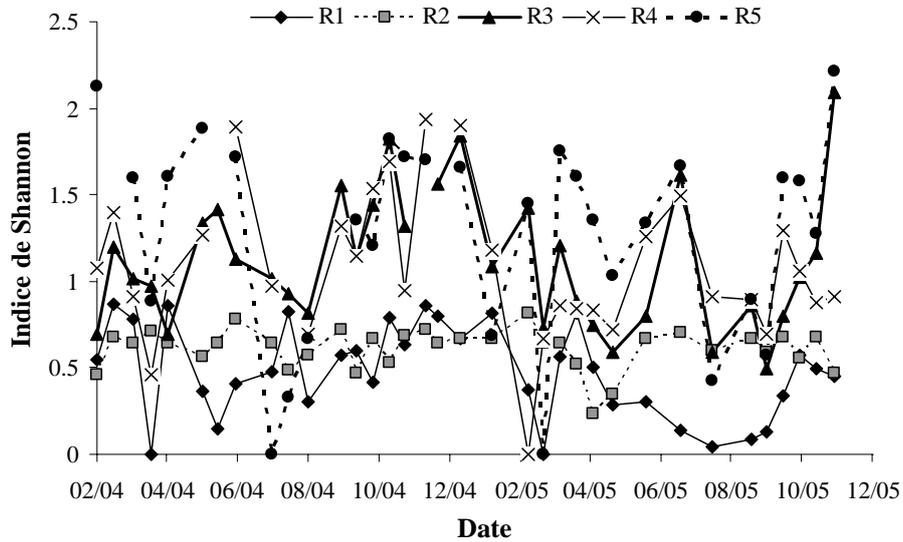


Figure 4 : Variations de l'indice de Shannon pour les assemblages de foraminifères vivants dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Indice de Simpson

L'indice de Simpson est significativement différent entre les stations de Rivedoux ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 5). Il est plus élevé pour les stations R1 et R2 (maxima respectifs de 1,5-2 et 2-2,5) comparé aux stations R3 à R5 (maximum 1). Les variations saisonnières observées sont significatives ($P = 0,009$). Les valeurs sont plus fortes en hiver, printemps et automne et plus faibles en été.

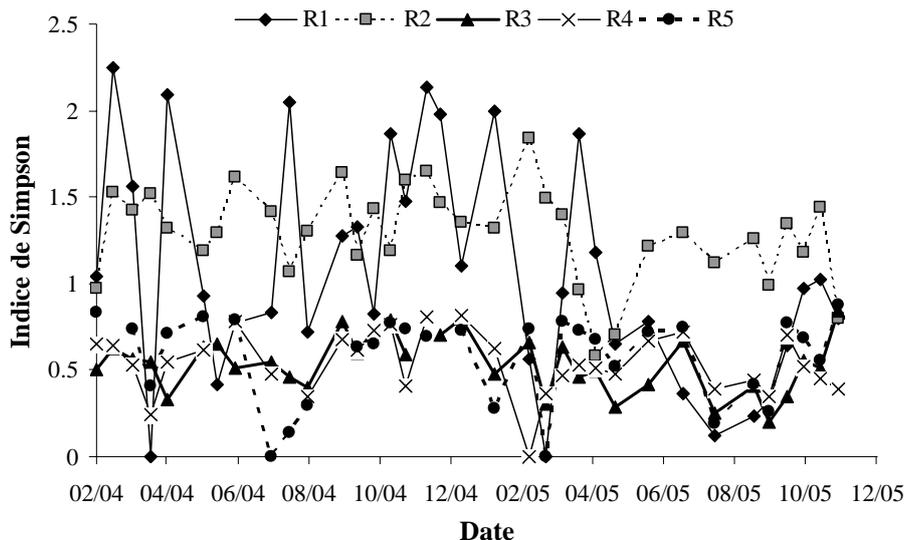


Figure 5 : Variations de l'indice de Simpson pour les assemblages de foraminifères vivants dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Indice de Fisher

Il n'y a pas de différence significative entre les stations pour l'indice de Fisher ($P = 0,298$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Les variations saisonnières observées ne sont pas significatives ($P = 0,072$). L'indice de Fisher est compris entre 0 et 4,5 pour l'ensemble des stations sauf pour R1 le 6 avril 2004 où il est égal à 7,6, mais cette valeur très élevée n'est pas suffisante pour influencer la série de données.

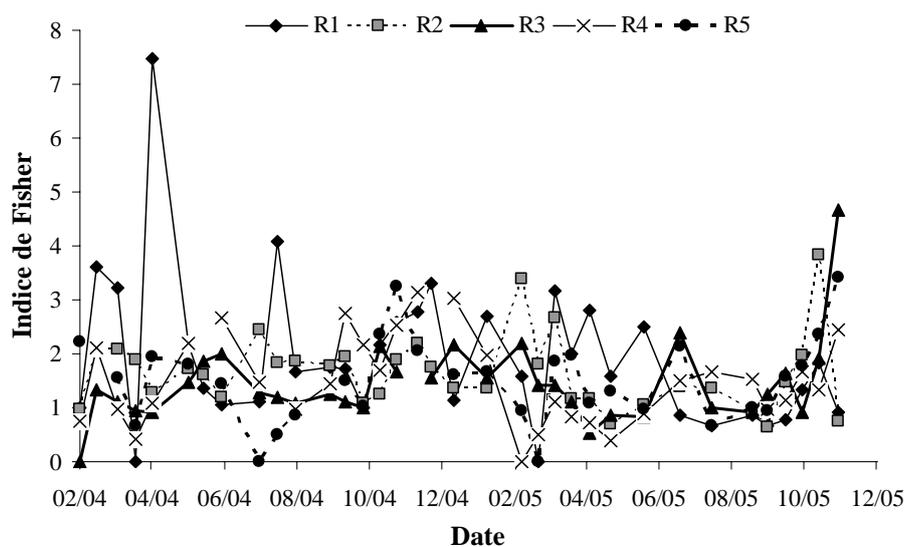


Figure 6 : Variations de l'indice de Fisher pour les assemblages de foraminifères vivants dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Équitabilité

Les différences entre les stations ne sont pas significatives ($P = 0,251$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 8). Les variations saisonnières observées sont significatives ($P = 0,001$). L'équitabilité moyenne varie entre 0,4 et 0,8, elle est plus forte au printemps et en automne et plus faible en été et en hiver.

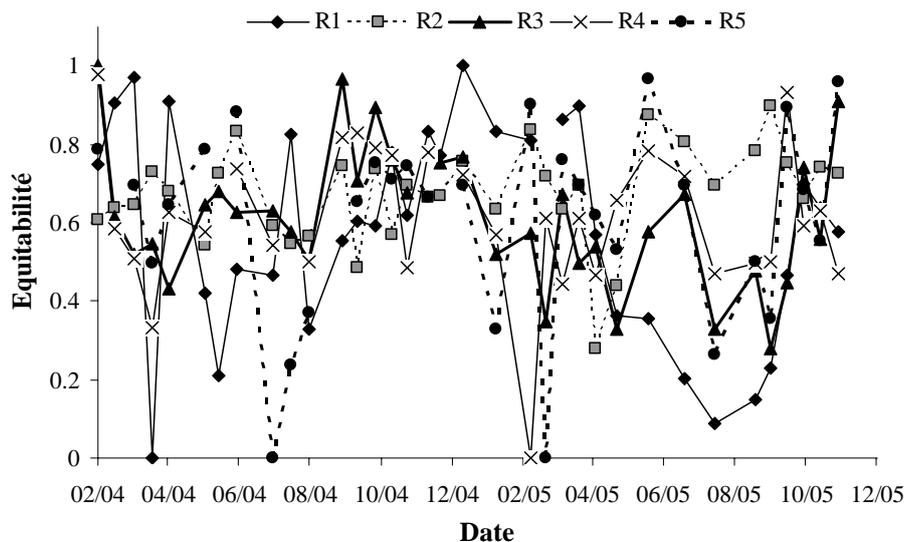


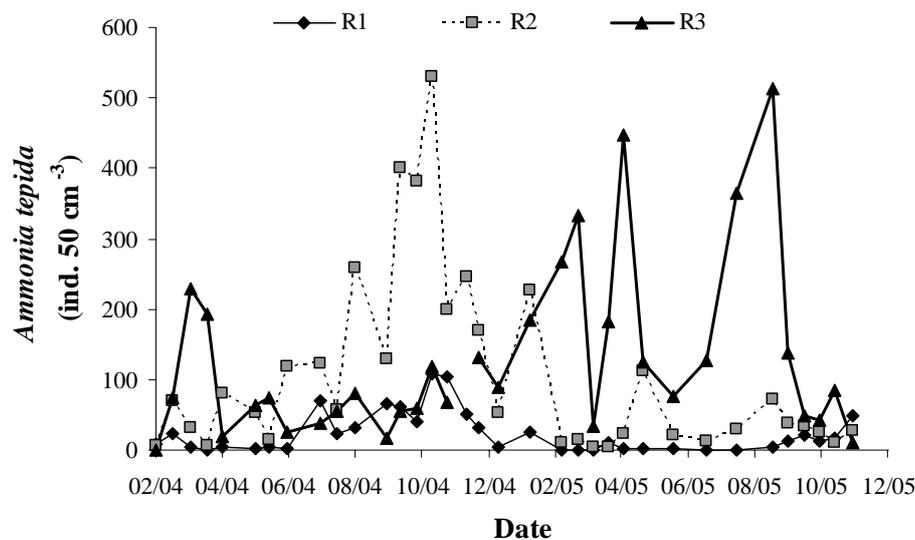
Figure 7 : Variations de l'équitabilité pour les assemblages de foraminifères vivants dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2. Dynamique des espèces principales

La plupart des espèces vivantes ne sont représentées que par quelques individus. Parmi les espèces présentes pour au moins 10% des dates de prélèvements, 11 espèces contribuent notablement aux effectifs de foraminifères. Elles sont, par ordre décroissant d'abondance, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926), *Criboelphidium excavatum* (Terquem, 1875), *Haynesina germanica* (Ehrenberg, 1840), *Brizalina striatula* (Cushman, 1922), *Eggereloides scabrus* (Williamson, 1858), *Criboelphidium gunteri* (Cole, 1931), *Hopkinsina pacifica* Cushman, 1933, *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923), *Quinqueloculina seminula* (Linné, 1758), *Rosalina* cf. *vilardeboana* (d'Orbigny, 1839) et *Stainforthia fusiformis* (Williamson, 1848).

1.2.1. *Ammonia tepida*

Les abondances d'*Ammonia tepida* sont significativement différentes suivant les stations ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Les stations R2 et R3 présentent les valeurs les plus faibles (jusqu'à 500 ind. 50 cm⁻³) comparées aux stations R4 et R5 (jusqu'à 7000 et 4000 ind. 50 cm⁻³, respectivement) (Fig. 8). Les abondances à la station R1 sont très faibles (jusqu'à 100 ind. 50 cm⁻³). Les variations saisonnières sont significatives ($P < 0,001$). Pour l'année 2004, les abondances sont les plus fortes en février pour la station R2, en mars pour les stations R3, R4 et R5, en avril pour la station R2, en mai et août pour la station R3 et de juillet à décembre pour les stations R1, R2 et R5. Pour l'année 2005, les valeurs les plus fortes sont observées en janvier pour la station R2, en février pour la station R3, en avril pour les stations R2, R3, R4 et R5, de juillet à août pour les stations R3 et R5, de juillet à septembre pour la station R2 et pendant l'automne pour la station R1. Les périodes de plus fortes abondances sont les mêmes pour les deux années pour toutes les stations sauf la station R3. Les valeurs des abondances sont plus élevées en 2004 par rapport à 2005 excepté pour la station R3.



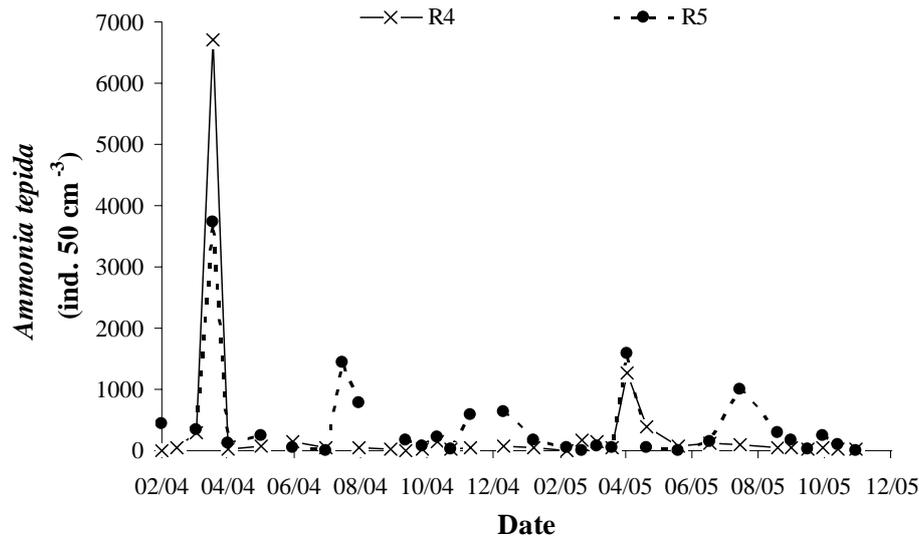


Figure 8 : Variations des abondances de l'espèce *Ammonia tepida* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.2. *Criboelphidium excavatum*

Les abondances de *Criboelphidium excavatum* sont significativement différentes suivant les stations et les saisons ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). De même que pour *A. tepida*, les abondances sont plus fortes pour les stations R4 et R5 que pour les autres stations (Fig. 9). Les valeurs sont toujours plus fortes au printemps et en été : en mars-avril pour les stations R3, R4 et R5, en mai pour les stations R1 et R2, et d'août à septembre pour la station R1 pour l'année 2004 et au mois d'avril pour les stations R2 à R5 et de juin à septembre pour la station R1. Les abondances sont plus en 2005 qu'en 2004.

1.2.3. *Haynesina germanica*

Les abondances de *Haynesina germanica* varient significativement entre les stations et les dates d'échantillonnage ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 10). Elles sont plus fortes en mars pour les stations R4 et R5, en juin pour les

stations R1 et R2, en septembre pour la station R1, en novembre pour les stations R2 et R5 et en décembre pour les stations R3 et R4 en 2004, de février à avril pour la station R5 et d'avril à mai pour la station R4 en 2005. Les abondances augmentent de 2004 à 2005 pour les stations R4 et R5 et diminuent pour les autres stations.

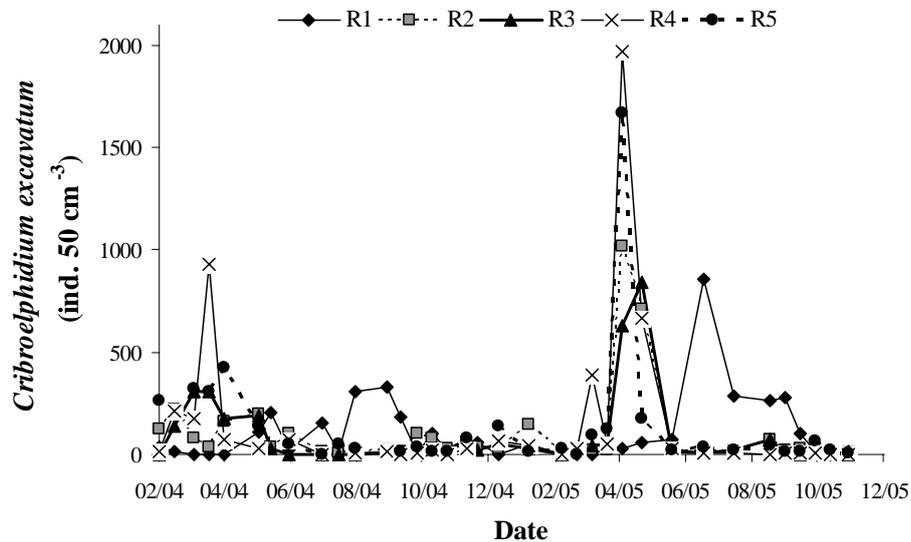


Figure 9 : Variations des abondances de l'espèce *Cribroelphidium excavatum* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

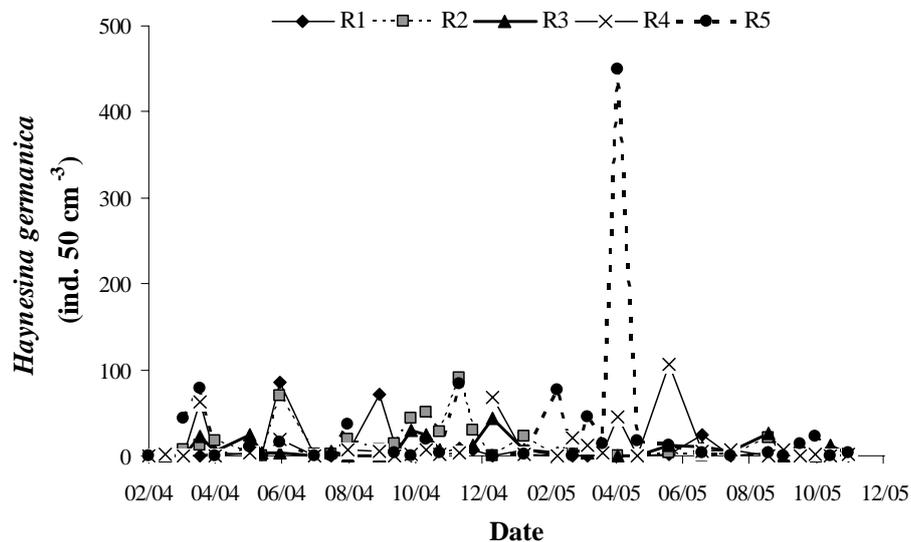


Figure 10 : Variations des abondances de l'espèce *Haynesina germanica* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.4. *Brizalina striatula*

Les variations d'abondances inter-stations et saisonnières sont significatives pour l'espèce *Brizalina striatula* ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). L'espèce est peu représentée à la station R1, et plus abondante à la station R5. Les maxima d'abondances sont observés en février pour la station R4, février-mars pour la station R5, en juin pour la station R2, en octobre pour les stations R2, R3 et R5, en novembre pour la station R5 et en décembre pour les stations R4 et R5 pour l'année 2004, en janvier pour la station R5, en février pour la station R3, en juin pour les stations R4 et R5 et en octobre pour la station R5 pour l'année 2005 (Fig. 11). Les cycles d'abondances sont reproductibles d'une année sur l'autre, alors que les effectifs diminuent de 2004 à 2005.

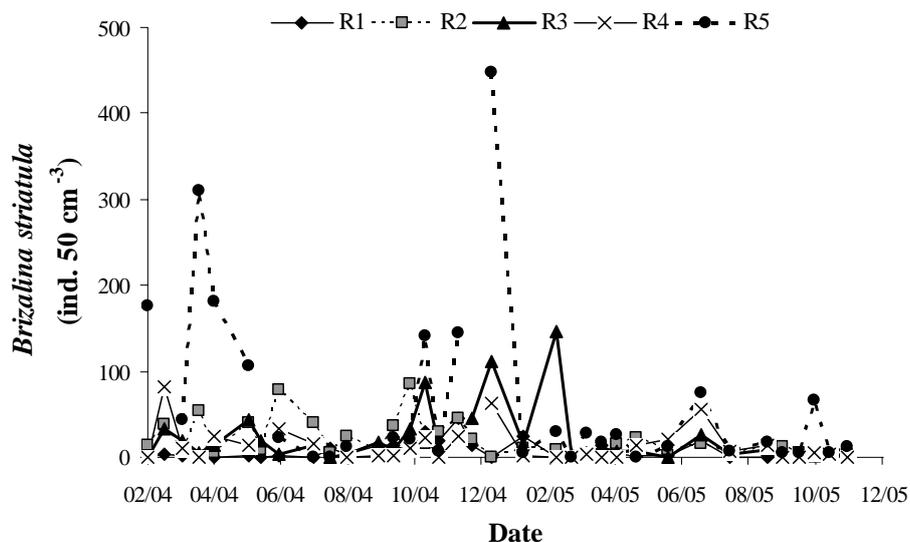


Figure 11 : Variations des abondances de l'espèce *Brizalina striatula* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.5. *Eggereloides scabrus*

Il existe des différences significatives d'abondances entre les stations pour *Eggereloides scabrus* ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Cette espèce contribue notablement aux effectifs de foraminifères des stations R2 et R5 (Fig. 12).

Dans ces deux stations, les variations d'abondances sont significatives suivant les saisons ($P < 0,001$). Pour la station R2, les abondances sont faibles en 2004, et les maxima sont observés du mois de janvier au mois d'avril 2005 (100 ind. 50 cm^{-3}). Pour la station R5, les abondances les plus fortes sont observées au mois de mars (450 ind. 50 cm^{-3}) et de décembre de l'année 2004, et au mois de mars de l'année 2005 (150 ind. 50 cm^{-3}). Les effectifs sont plus forts en 2004 pour la station R5, et en 2005 pour la station R2.

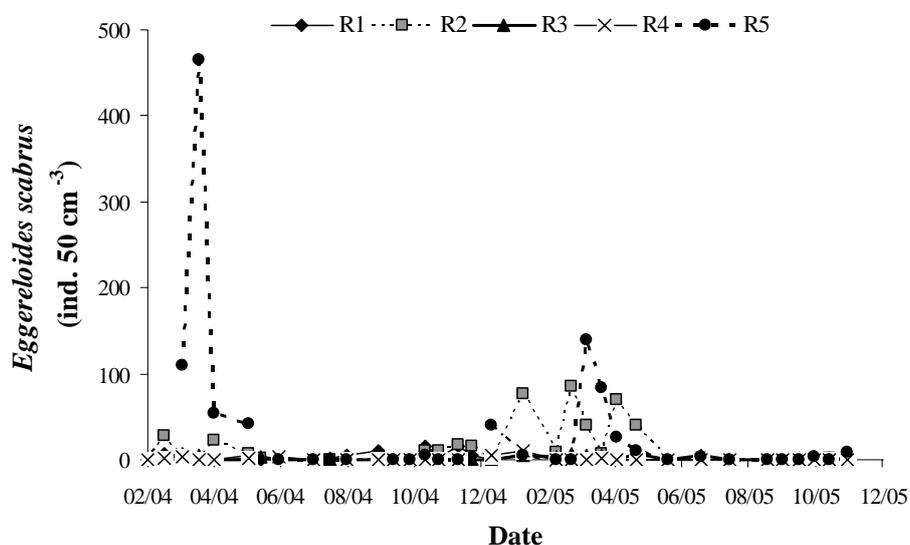


Figure 12 : Variations des abondances de l'espèce *Eggerelloides scabrus* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.6. *Criboelphidium gunteri*

Les abondances de l'espèce *Criboelphidium gunteri* sont significativement différentes suivant les stations ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). L'espèce est très rare à la station R1 et peu abondante à la station R4 (Fig. 13). Elle est plus abondante aux stations R2 et R5 en 2004 et aux stations R3 et R5 en 2005. Les plus fortes abondances sont observées de février à mars pour les stations R2 et R5, de juillet à novembre pour les stations R2 et R5, en octobre pour la station R4 et de septembre à octobre pour la station R3 en 2004, et en avril, juillet et octobre pour la station R5 et de juillet à août pour la station R3 pour

l'année 2005. Les abondances ne varient pas d'une année sur l'autre pour la station R5 alors qu'elles diminuent pour la station R2 et augmentent pour la station R3.

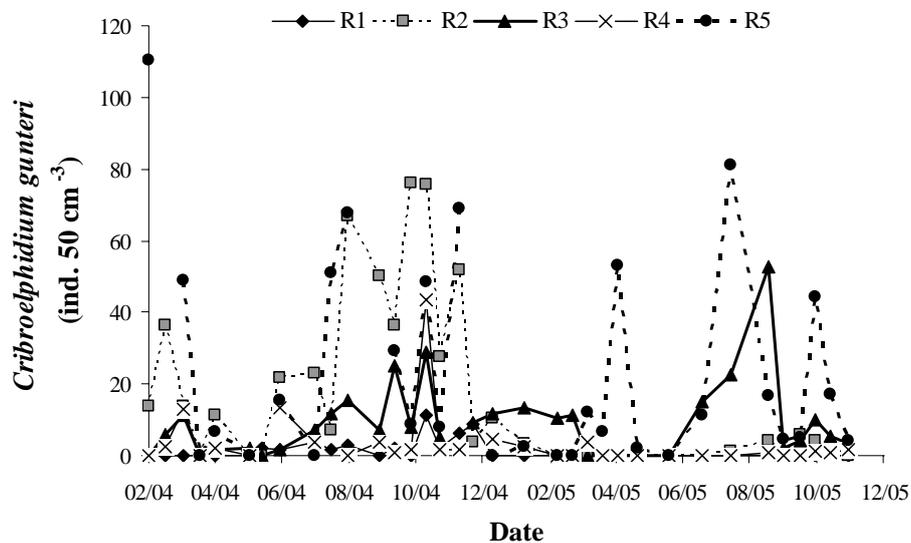


Figure 13 : Variations des abondances de l'espèce *Cribroelphidium gunteri* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.7. *Hopkinsina pacifica*

Les abondances de l'espèce *Hopkinsina pacifica* sont significativement différentes suivant les stations ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Les abondances sont plus fortes dans les sédiments de la station R5 en 2004 comparée aux autres stations de Rivedoux. En 2005, les abondances dans les sédiments de la station R3 sont plus élevées qu'en 2004 (Fig. 14). Les variations saisonnières sont significatives ($P < 0,001$), l'espèce étant observée au printemps et en hiver.

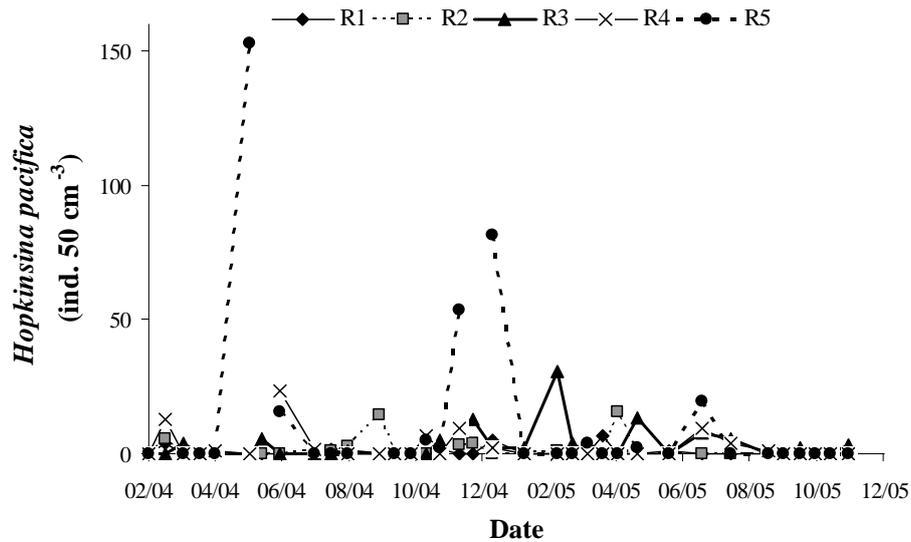


Figure 14 : Variations des abondances de l'espèce *Hopkinsina pacifica* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.8. *Quinqueloculina carinatastriata*

L'espèce *Quinqueloculina carinatastriata* est observée principalement dans les stations R2 à R5. Les différences entre les stations sont significatives ($P < 0,001$), ainsi que les variations saisonnières ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). L'espèce est observée en forte abondance à l'automne 2004, alors que pendant l'automne l'automne 2005 les effectifs sont plus faibles (Fig. 15).

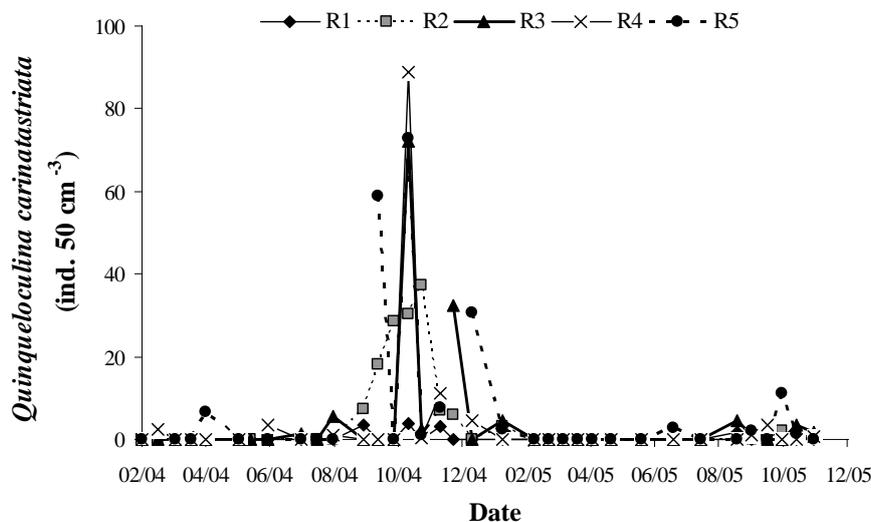


Figure 15 : Variations des abondances de l'espèce *Quinqueloculina carinatastriata* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.9. *Quinqueloculina seminula*

Les variations d'abondance de l'espèce *Quinqueloculina seminula* sont significatives suivant les stations ($P < 0,001$) et les saisons ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Les abondances sont plus fortes pour les stations R4 et R5 comparées aux autres stations de Rivedoux (Fig. 16). Les maxima sont observés en février et avril pour la station R5, et à l'automne pour toutes les stations pour l'année 2004, alors qu'en 2005 les maxima sont observés au mois de juin pour les stations R3, R4 et R5 seulement. Les abondances augmentent sensiblement pour la station R4 d'une année sur l'autre, alors qu'elles diminuent légèrement pour la station R5. Les périodes de plus fortes abondances ne sont pas les mêmes suivant les années.

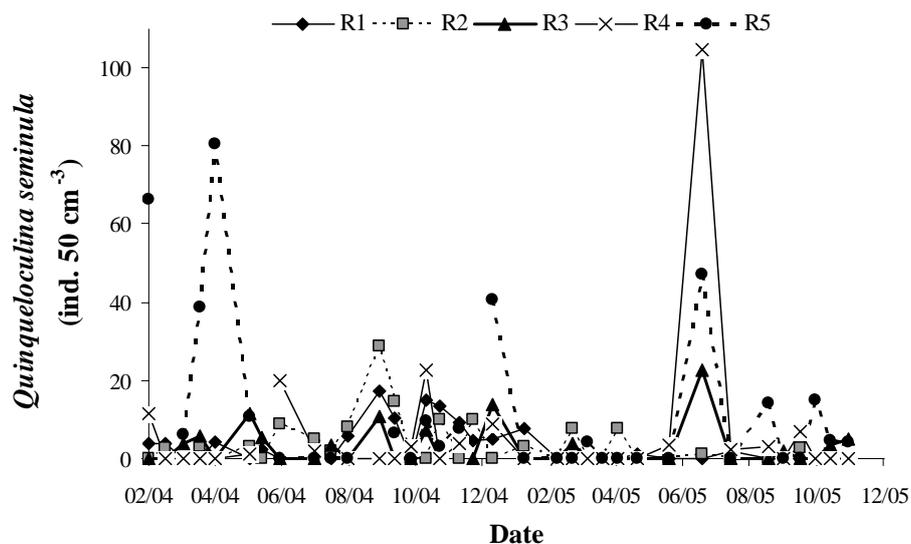


Figure 16 : Variations des abondances de l'espèce *Quinqueloculina seminula* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.10. *Rosalina cf. vilardeboana*

L'espèce *Rosalina cf. vilardeboana* est observée principalement à la station R1 (Fig. 17). Les effectifs observés à la station R2 sont significativement plus faibles ($P < 0,001$)

(ANOVA à 2 facteurs, date, station). Pour la station R1, les effectifs sont significativement ($P < 0,001$) plus forts pendant l'automne de l'année 2004, alors qu'en 2005 ils sont plus faibles.

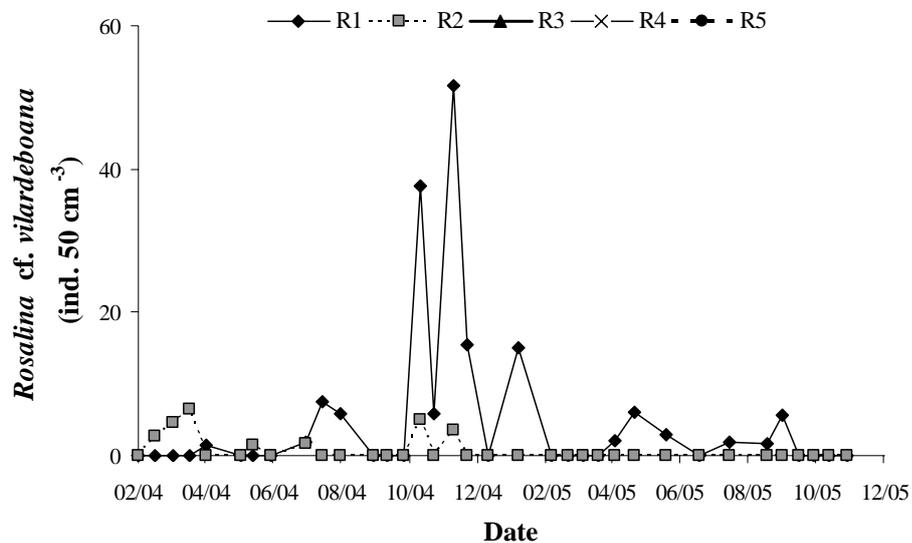


Figure 17 : Variations des abondances de l'espèce *Rosalina cf. viladeboana* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.2.11. *Stainforthia fusiformis*

L'espèce *Stainforthia fusiformis* est observée dans les sédiments des stations R3, R4 et R5 principalement. Les différences entre les stations et suivant les saisons sont significatives ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). En 2004, l'espèce est observée en février, mai et de novembre à décembre, majoritairement à la station R5. En 2005, elle est observée principalement à la station R3 aux mois de février et d'avril.

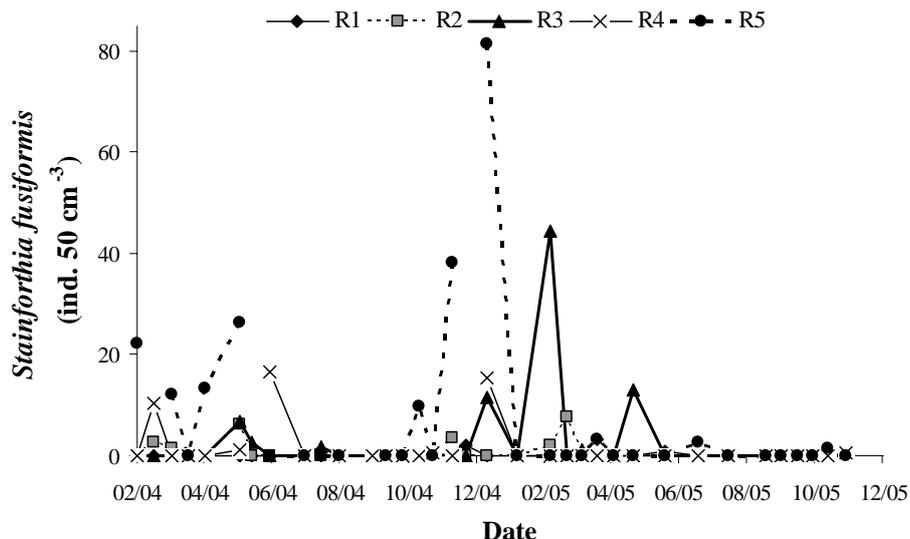


Figure 18 : Variations des abondances de l'espèce *Stainforthia fusiformis* dans les sédiments des stations du site de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

1.3. Paramètres environnementaux et dynamique des espèces principales de foraminifères vivants

Afin de mettre en évidence l'influence des paramètres environnementaux sur la dynamique des espèces principales pour chaque station de prélèvement, une analyse canonique des correspondances (ACC) a été réalisée. Les paramètres environnementaux utilisés sont la température du sédiment, le pH et le Eh du sédiment à 1 cm de profondeur, la teneur en matière organique, le COP, le NOP, les teneurs en Chl *a* et en phéopigments et les ratios C:N et COP:Chl *a*. Parmi les 12 espèces principales décrites précédemment, seules les espèces contribuant pour au moins 1 % aux abondances pour chaque station ont été prises en compte dans l'ACC, ce qui réduit leur nombre à un minimum de 6 espèces pour R1 et un maximum de 12 espèces pour R5..

Pour la station R1, les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant d'abondance, *Criboelphidium excavatum*, *Ammonia tepida*, *Haynesina germanica*, *Brizalina striatula*, *Rosalina cf. vilardeboana* et *Quinqueloculina seminula*. L'influence des paramètres

environnementaux sur ces espèces est présentée dans l'ACC de la figure 19. L'axe 1, qui absorbe 31% de l'inertie, est corrélé positivement avec la teneur en matière organique, le COP et le NOP, alors qu'il est corrélé négativement avec la température du sédiment, le ratio C:N, le Eh et les phéopigments. L'axe 2, qui absorbe 5% de l'inertie, est corrélé positivement avec le ratio COP:Chl *a* et le pH, et négativement avec la teneur en phéopigments et en chlorophylle *a*.

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 19), il apparaît que *Ammonia tepida*, *Quinqueloculina seminula*, *Brizalina striatula* et *Rosalina cf. vilardeboana* sont les espèces les mieux corrélées positivement avec la teneur en matière organique, le COP et le NOP. *Brizalina striatula* et *Rosalina cf. vilardeboana* sont aussi corrélées positivement avec le pH et le ratio COP:Chl *a*. *Haynesina germanica* est corrélée positivement avec la teneur en chlorophylle *a*. *Criboelphidium excavatum*, qui est l'espèce la plus abondante de la station R1, est corrélée positivement avec des valeurs positives de Eh.

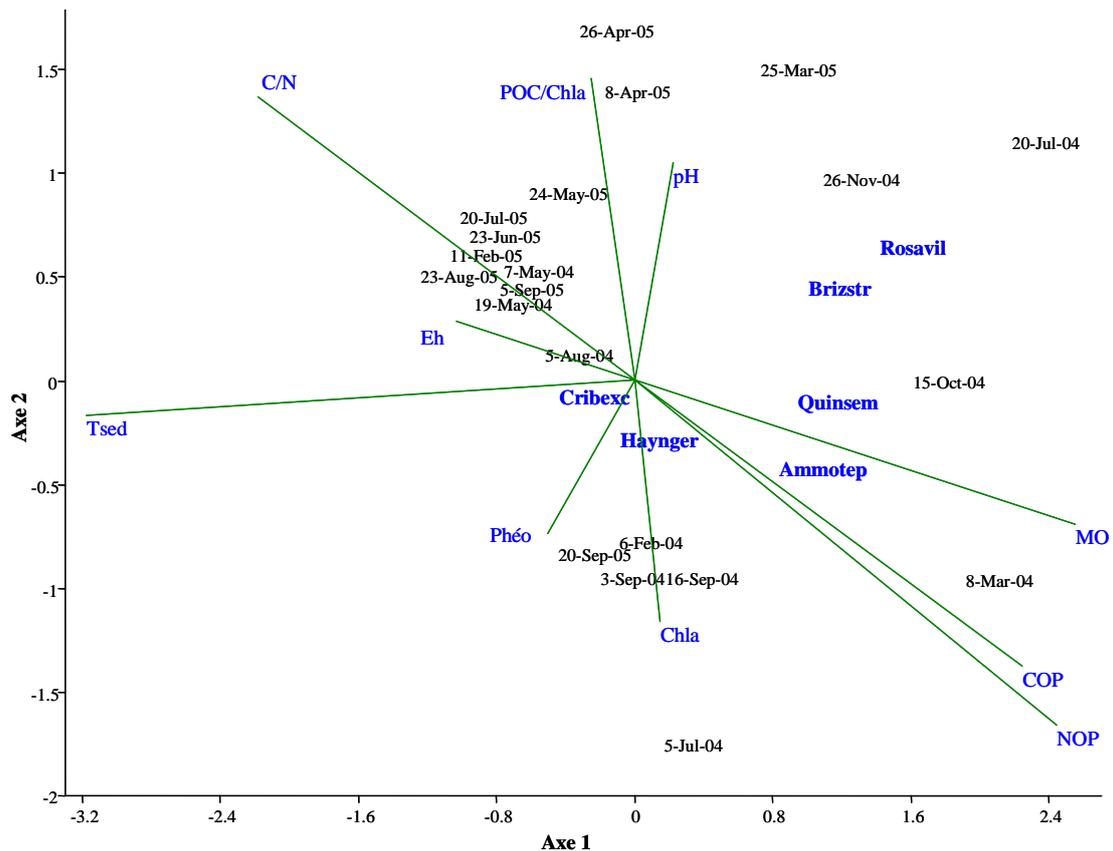


Figure 19 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 6 espèces principales de la station R1 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Pour la station R2, les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant d'abondance, *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Brizalina striatula*, *C. gunteri*, *Haynesina germanica*, *Eggereloides scabrus*, *Quinqueloculina carinatastriata*, *Q. seminula* et *Hopkinsina pacifica*. L'influence des paramètres environnementaux sur ces espèces est présentée dans l'ACC de la figure 20. L'axe 1, qui absorbe 30% de l'inertie, est corrélé positivement avec le Eh et le pH, alors qu'il est corrélé négativement avec tous les autres paramètres. L'axe 2, qui absorbe 14% de l'inertie, est corrélé positivement avec le ratio C:N et le Eh, et négativement avec tous les autres paramètres.

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 20), il apparaît que *Criboelphidium excavatum*, *Hopkinsina pacifica* et *Eggereloides scabrus* sont corrélées positivement avec Eh. *E. scabrus* est aussi corrélée positivement avec le ratio C:N. Les espèces *Ammonia tepida*, *Haynesina germanica*,

Brizalina striatula, *C. gunteri*, *Quinqueloculina seminula* et *Q. carinatastriata* sont corrélées positivement avec la teneur en matière organique, le COP, le NOP, la teneur en chlorophylle *a* et en phéopigments et avec la température du sédiment.

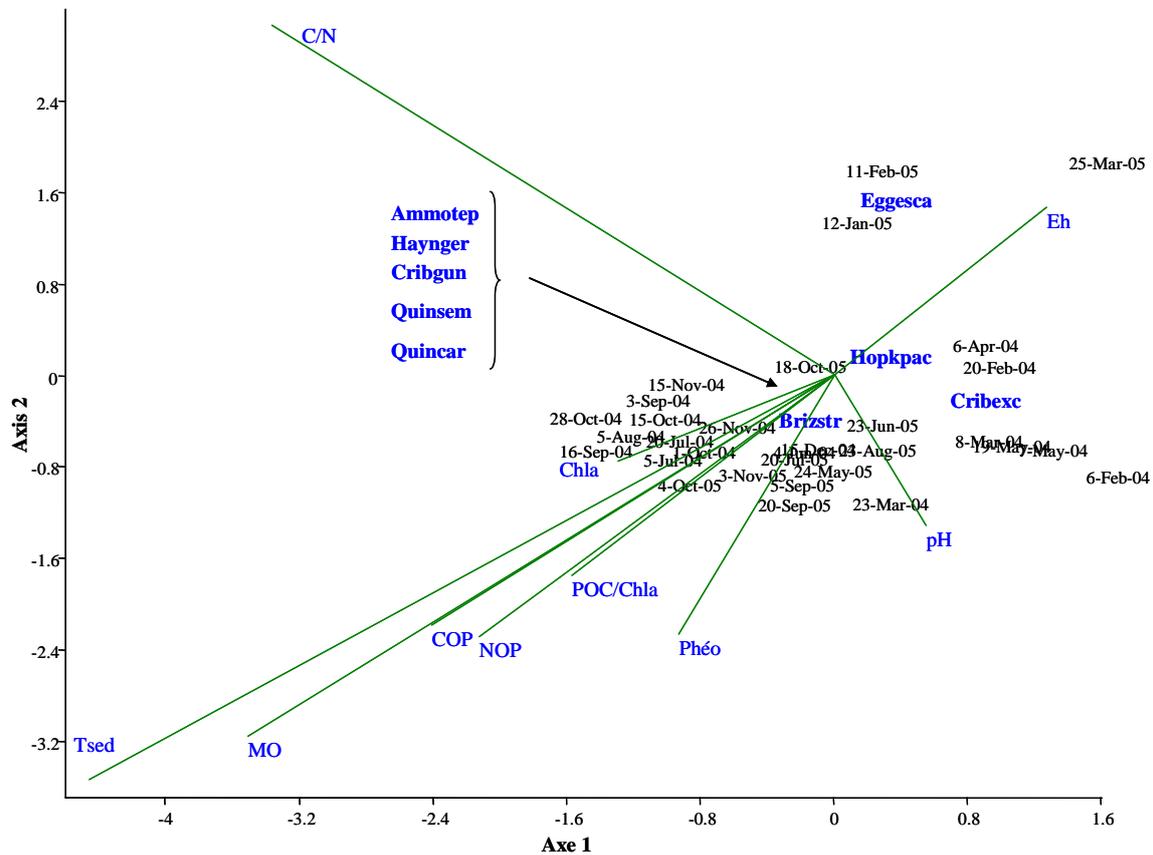


Figure 20 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 9 espèces principales de la station R2 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Pour la station R3, les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant d'abondance, *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Brizalina striatula*, *C. gunteri*, *Haynesina germanica*, *Quinqueloculina carinatastriata*, *Hopkinsina pacifica*, *Q. seminula* et *Stainforthia fusiformis*. L'influence des paramètres environnementaux sur ces espèces est présentée dans l'ACC de la figure 21. L'axe 1, qui absorbe 22% de l'inertie, est corrélé positivement avec la teneur en chlorophylle *a* et le Eh, alors qu'il est corrélé négativement avec le COP, le NOP, les ratios C:N et COP:Chl *a* et la température du sédiment. L'axe 2, qui

absorbe 11% de l'inertie, est corrélé positivement avec la teneur en matière organique et le Eh, et négativement avec le pH.

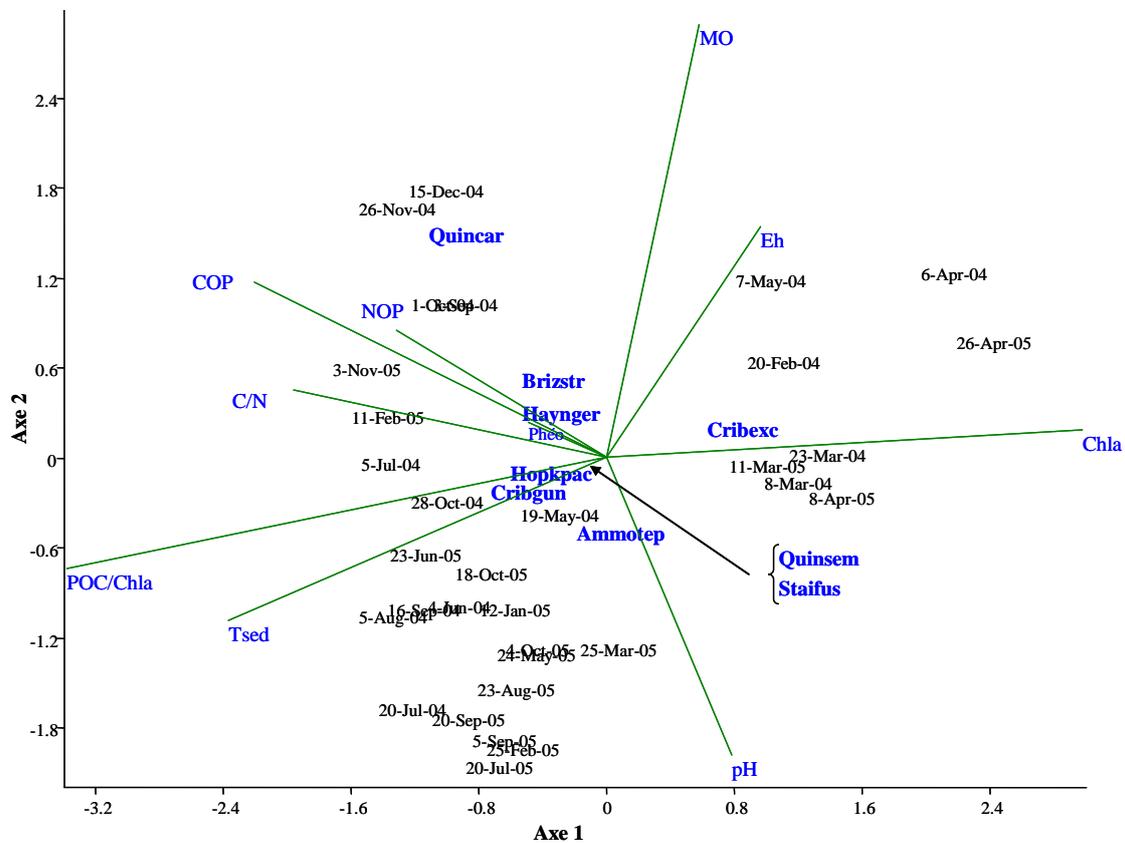


Figure 21 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 9 espèces principales de la station R3 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 21), *Criboelphidium excavatum* est corrélée positivement avec Eh et la teneur en chlorophylle *a*. Les espèces *Haynesina germanica*, *Brizalina striatula*, *C. gunteri*, *Quinqueloculina seminula*, *Q. Carinatastriata*, *Hopkinsina pacifica* et *Stainforthia fusiformis* sont corrélées positivement avec le COP, le NOP, les ratio C:N et COP:Chl *a*. Les espèces *H. germanica*, *B. striatula* et *Q. carinatastriata* sont aussi corrélées positivement avec la teneur en chlorophylle *a* et le Eh. *Ammonia tepida* est corrélée positivement avec le pH, la température du sédiment et le ratio COP:Chl *a*.

Pour la station R4, les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant d'abondance, *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Brizalina striatula*, *Haynesina germanica*, *Quinqueloculina seminula*, *Q. carinatastriata* et *C. gunteri*. L'influence des paramètres environnementaux sur ces espèces est présentée dans l'ACC de la figure 22. L'axe 1, qui absorbe 23% de l'inertie, est corrélé positivement avec le Eh, la teneur en matière organique, le COP, le NOP, le ratio C:N et la teneur en chlorophylle *a* alors qu'il est corrélé négativement avec la température du sédiment, le pH et la teneur en phéopigments. L'axe 2, qui absorbe 18% de l'inertie, est corrélé positivement avec la température du sédiment, la teneur en matière organique, le COP et le NOP et négativement avec le Eh, le pH, les ratios C:N et COP:Chl *a* et les teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments.

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 22), *Ammonia tepida* est corrélée positivement à la température du sédiment, au pH, à la teneur en phéopigments et au ratio COP:Chl *a*. *Criboelphidium excavatum* est corrélée positivement avec le Eh, le COP, la teneur en chlorophylle *a* et le ratio COP:Chl *a*. Les espèces *Haynesina germanica*, *Brizalina striatula*, *C. gunteri*, *Quinqueloculina seminula* et *Q. carinatastriata* sont corrélées positivement avec la teneur en matière organique, le COP et le NOP. *Q. seminula* est aussi corrélée positivement avec la température du sédiment.

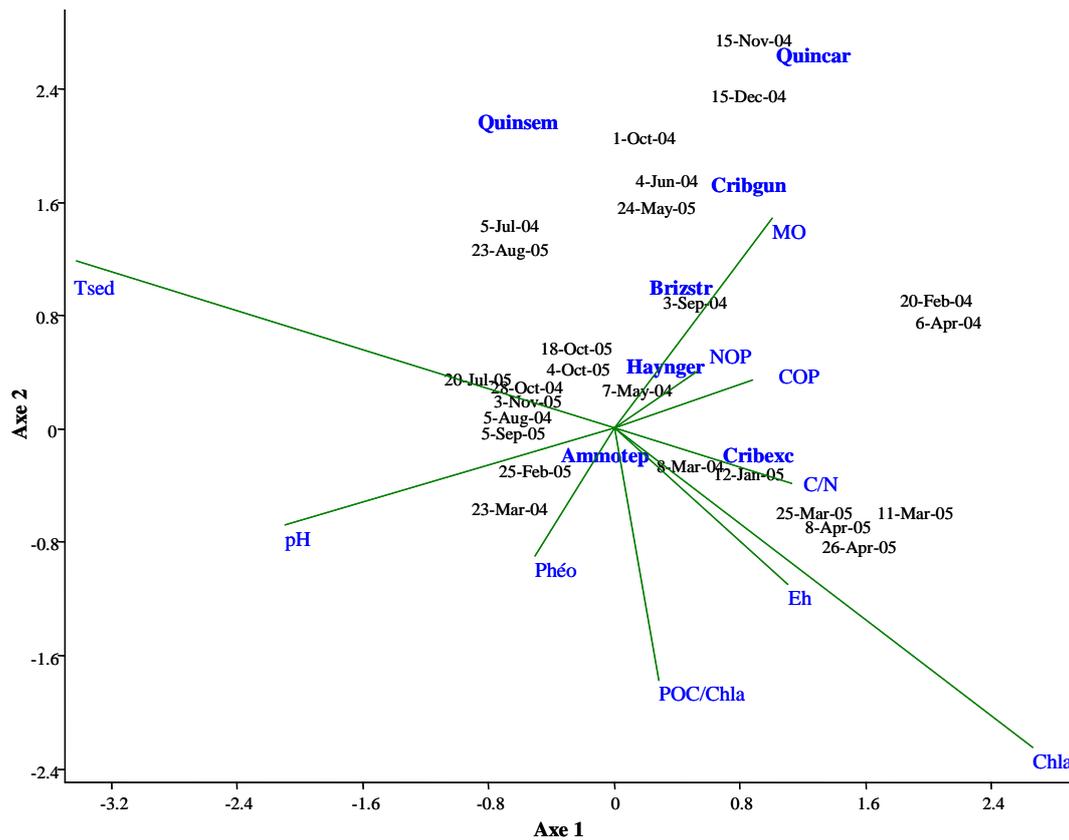


Figure 22 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 7 espèces principales de la station R4 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

Pour la station R5, les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant d'abondance, *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Brizalina striatula*, *Eggereloides scabrus*, *Haynesina germanica*, *C. gunteri*, *Quinqueloculina seminula*, *Hopkinsina pacifica*, *Spirillina vivipara*, *Stainforthia fusiformis*, *Q. carinatastriata* et *Buliminella elegantissima*. L'axe 1 de l'ACC (Fig. 23), qui absorbe 21% de l'inertie, est corrélé positivement avec la teneur en matière organique, le COP, le NOP, la teneur en phéopigments et le ratio COP:Chl *a*, alors qu'il est corrélé négativement avec le Eh, le ratio C:N et la teneur en chlorophylle *a*. L'axe 2, qui absorbe 16% de l'inertie, est corrélé positivement avec la température du sédiment, le COP et le NOP et négativement le ratio C:N.

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 23), *Ammonia tepida*, *Brizalina striatula*, *Criboelphidium gunteri*, *Hopkinsina pacifica*, *Quinqueloculina seminula*, *Q. carinatastriata*, *Stainforthia fusiformis* et

Buliminella elegantissima sont corrélées positivement avec la teneur en matière organique, le COP, le NOP et le ratio COP:Chl *a*. *B. elegantissima*, *S. fusiformis*, *B. striatula*, *Q. seminula*, *H. pacifica* et *Eggereloides scabrus* sont corrélées positivement avec le ratio C:N. *Ammonia tepida* est aussi corrélée avec la température du sédiment et la teneur en phéopigment. *C. excavatum*, *Haynesina germanica* et *Spirillina vivipara* sont corrélées avec le Eh, la teneur en chlorophylle *a* et le ratio C:N.

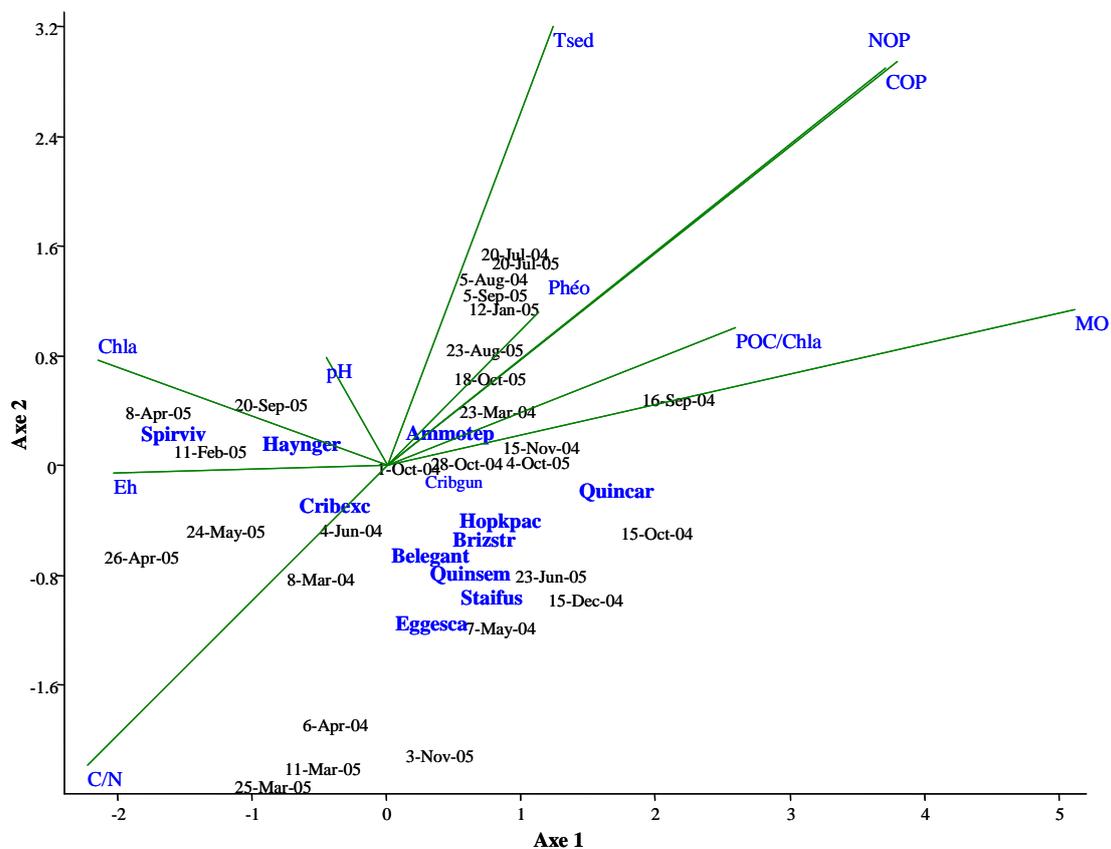


Figure 23 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les 12 espèces principales de la station R5 en relation avec les paramètres environnementaux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005.

2. Discussion

Peu d'études se sont attachées à décrire la dynamique des assemblages de foraminifères sur un ou plusieurs sites pendant plusieurs années avec un suivi à haute fréquence c'est à dire toutes les deux semaines. Un tel suivi est en effet chronophage dans toutes les phases qu'il comporte (échantillonnage, tri, comptage et traitement des données). Ce type de suivi permet d'obtenir des données pertinentes sur les dynamiques saisonnières, annuelles et interannuelles des espèces de foraminifères vivantes (Murray, 2000a). La microdistribution des foraminifères peut induire un biais dans les données collectées (Murray, 2000a), surtout dans les milieux contraints par les variations environnementales comme les vasières intertidales. Les foraminifères sont répartis sous forme de « taches » (Boltovskoy & Lena, 1969b ; Morvan *et al.*, 2006) et la technique de prélèvement joue un rôle primordial sur la représentativité des données. Boltovskoy & Lena (1969b) expliquent que des variations sont visibles aussi bien pour des échantillons distants de 10 cm que distants d'1 m. La technique utilisée dans cette étude est une adaptation par Debenay & Guillou (2002) de la méthode de pseudoréplication décrite par Hurlbert (1984). Cette méthode, qui consiste à prélever du sédiment aléatoirement sur une surface de 1-2 m², limite le biais dû à la microdistribution des foraminifères. Il est donc posé comme a priori dans cette étude que la microdistribution ne peut pas expliquer une part significative des variations d'abondances observées. De plus, le niveau bathymétrique et la salinité qui sont des facteurs influençant la répartition des foraminifères (de Rijk, 1995 ; Horton & Murray, sous presse) sont les mêmes pour les cinq stations étudiées. Ces paramètres environnementaux ne peuvent donc pas expliquer les différences entre les différentes stations.

2.1. Diversité

Les zones intertidales sont généralement des milieux où la richesse spécifique des assemblages de foraminifères est faible (Murray, 1973, 1983). Murray (1983) signale qu'un site avec une richesse spécifique supérieure à 30 espèces de foraminifères vivants peut être considéré comme un site avec une grande diversité. Dans les sédiments de Rivedoux, un nombre important d'espèces vivantes (35) a été observé sur un bilan annuel. Les valeurs les plus fortes sont observées dans les deux stations les moins soumises à l'ostréiculture, R1 (29) et R5 (26). Toutefois, la richesse spécifique maximale des stations par date se situe autour de 12 à 13 espèces. Ainsi, comme l'ont montré d'autres études (Murray, 1983 ; Debenay *et al.*, 2006), de nombreuses espèces rares peuvent coloniser le sédiment rapidement et disparaître brutalement. Ces espèces peuvent également échapper à l'échantillonnage un jour et être ramassées au prélèvement suivant, sans que pour cela leur densité change. Cela est confirmé par le fait que de nombreuses espèces sont présentes dans moins de 10% des dates de prélèvement.

Les assemblages sont composés en majorité d'espèces hyalines, et temporairement d'une plus forte proportion d'espèces à test porcelané ou/et agglutiné. Cet arrangement est caractéristique d'une vasière intertidale marine. Parmi les 35 espèces observées, 12 contribuent notablement aux effectifs des stations du site de Rivedoux mais quatre espèces les plus importantes sont *Ammonia tepida*, *Criboelphidium excavatum*, *Haynesina germanica* et *Brizalina striatula*. Ce sont des espèces typiquement observées dans les milieux intertidaux paraliques (Scott, 1976 ; Hayward & Hollis, 1994 ; Horton, 1999 ; Debenay *et al.*, 2000 ; Murray & Alve, 2000 ; Arminot du Chatelet, 2003 ; Debenay *et al.*, 2006 ; Morvan *et al.*, 2006).

L'indice de Simpson est plus élevé dans les stations R1 et R2. Un indice de Simpson plus fort indique que toutes les espèces sont présentes avec des effectifs équivalents, montrant une certaine homogénéité des assemblages dans ces stations au contraire des stations R3, R4 et R5. Au contraire, l'indice de Shannon est plus fort pour les stations R3 à R5. Ces stations ont donc pendant la période d'étude une diversité plus forte avec des effectifs faibles pour chaque espèce. En combinant ces deux indices, les stations R1 et R2 présentent des assemblages homogènes avec une diversité plus faible alors que les stations R3 à R5 présentent plus d'espèces par date avec des effectifs hétérogènes. Les périodes estivales sont celles où l'indice est le plus faible. Durant cette période, la matière organique accumulée dans les sédiments se dégrade en plus grande quantité en consommant l'oxygène du milieu du fait de l'augmentation de la température (Bouchet *et al.*, sous presse), provoquant des hypoxies temporaires (Gray *et al.*, 2002) et la production d'ammonium et de sulfures toxiques pour le vivant (Kristensen *et al.*, 2000 ; Hyland *et al.*, 2005). L'indice de Fisher et l'Equitabilité ne sont pas différents entre les stations R2, R3, R4 et R5. Murray (1973) explique que l'indice de Fisher est caractéristique d'un type de milieu. Les valeurs mesurées ici sont comprises entre 0 et 4,5 et sont caractéristiques d'une zone intertidale sous influence marine (Murray, 1973 ; Hayward *et al.*, 1996). L'indice de Fisher est plus fort à la station R1 avec des valeurs caractéristiques d'un milieu relativement ouvert. Mis à part quelques exceptions, l'Equitabilité est toujours comprise entre 0,5 et 1, ces valeurs sont plus élevées que celles mesurées par Vanicek *et al.* (2000) dans les lacs Mjlet en Croatie.

2.2. Variabilité des espèces principales de foraminifères vivants et influence des paramètres environnementaux

Les abondances des foraminifères vivants des stations de Rivedoux montrent une grande variabilité temporelle, comme l'ont déjà montré d'autres études (Boltovskoy & Lena, 1969a ;

Scott & Medioli, 1980 ; Murray, 1983 ; Murray & Alve, 2000 ; Buzas *et al.*, 2002 ; Debenay *et al.*, 2006 ; Morvan *et al.*, 2006). De nombreux auteurs s'accordent à dire que la reproduction est continue chez les foraminifères benthiques mais que, durant les périodes les plus favorables aux espèces, des blooms sont observés (Cearreta, 1988 ; Alve, 1999 ; Murray & Alve, 2000). D'autres études précisent que la variabilité des abondances peut être saisonnière avec de plus fortes abondances au printemps et en automne (Scott & Medioli, 1980 ; Alve, 1999) et que les cycles ne sont pas reproductibles d'une année sur une autre (Boltovskoy & Lena, 1969a ; Scott & Medioli, 1980 ; Murray & Alve, 2000 ; Buzas *et al.*, 2002 ; Morvan *et al.*, 2006). A Rivedoux, les cycles de reproduction sont spécifiques mais ne sont pas forcément reproductibles d'une année sur l'autre pour une même espèce. Par exemple, l'espèce *Brizalina striatula* se reproduit aux mois de février et de décembre dans les sédiments de la station R4 durant l'année 2004 et au mois de juin en 2005. A contrario, le cycle de reproduction est similaire d'une année sur l'autre pour l'espèce *Ammonia tepida* dans les sédiments de la station R5 (Tableau 2). Dans ce suivi, les échantillons ayant été lavés sur une maille de 50 µm, les juvéniles ont été éliminés. Les fluctuations des abondances des espèces principales sont donc assimilées aux périodes les plus favorables à la reproduction (Debenay *et al.*, 2006). Ainsi, les espèces principales (Tableau 2) montrent clairement leur capacité à se reproduire quelle que soit la saison. Certaines espèces comme *Eggereloides scabrus* et *Quinqueloculina carinatastriata* se trouvent en limite d'aire de répartition et profitent de la période de l'année qui leur est le plus favorable pour se reproduire.

Tableau 2 : Période d'abondances maximales des 11 espèces principales dans les stations de prélèvements de Rivedoux du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (case vide : espèce non observée ou très peu abondante sur la station).

		R1	R2	R3	R4	R5
<i>Ammonia tepida</i>	2004	juillet à décembre	février avril juillet à décembre	mars mai août, décembre	mars	mars juillet à décembre
	2005	automne	janvier avril juillet à septembre	février avril juillet à août	avril	avril juillet à août
<i>Criboelphidium excavatum</i>	2004	mai août à septembre	mai	mars à avril	mars à avril	mars à avril
	2005	juin à septembre	avril	avril	avril	avril
<i>Haynesina germanica</i>	2004	juin septembre	juin novembre	décembre	mars décembre	mars novembre
	2005				avril à mai	février à avril
<i>Brizalina striatula</i>	2004		juin octobre	octobre	février décembre	février à mars octobre à décembre
	2005			février	juin	janvier Juin octobre
<i>Eggereloides scabrus</i>	2004					mars décembre
	2005		janvier à avril			mars
<i>Criboelphidium gunteri</i>	2004		février à mars juillet à novembre	septembre à octobre	octobre	février à mars juillet à novembre
	2005			juillet à août		avril juillet octobre
<i>Hopkinsina pacifica</i>	2004		septembre	décembre	mars juin décembre	mai à juin novembre
	2005		avril juin	février mai juin	juin	janvier juin
<i>Quinqueloculina carinatastriata</i>	2004		automne	automne	automne	automne
	2005		automne	automne	automne	automne
<i>Quinqueloculina seminula</i>	2004	septembre octobre	septembre à décembre	mai septembre octobre décembre	juin octobre	Février avril octobre décembre
	2005			juin	juin	juin septembre octobre
<i>Rosalina cf. vilardeboana</i>	2004	juillet octobre novembre	mars novembre			
	2005	janvier mai septembre				
<i>Stainforthia fusiformis</i>	2004			mai décembre	février juin décembre	février avril à mai novembre décembre
	2005			février mai		janvier

Même si certaines espèces sont capables de se reproduire aussi bien en hiver qu'en été (*Ammonia tepida* et *Rosalina* cf. *vilardeboana* par exemple), le printemps et l'automne sont les saisons préférentielles de reproduction pour les 12 espèces de foraminifères principales des stations de Rivedoux, comme le montrent aussi d'autres études (Murray, 1983 ; Murray & Alve, 2000 ; Debenay *et al.*, 2006 ; Morvan *et al.*, 2006). La température optimale pour la reproduction des espèces côtières est comprise entre 20 et 30°C (Lee & Müller, 1974). L'été est toutefois la période où la reproduction est la plus faible, seuls *A. tepida*, *C. excavatum* (uniquement pour la station R1 en dehors de l'influence directe des huîtres), *C. gunteri* et *Rosalina* cf. *vilardeboana* profitent de cette saison. Les trop fortes températures et la dégradation du milieu ne favorisent pas la reproduction pendant l'été. *Ammonia tepida*, *B. striatula*, *E. scabrus*, *C. gunteri*, *H. pacifica*, *Rosalina* cf. *vilardeboana* et *S. fusiformis* sont les espèces qui se reproduisent aussi en hiver.

Criboelphidium excavatum se reproduit préférentiellement en avril au début du printemps pour les stations R2 à R5 et à la fin du printemps et pendant l'été pour la station R1. Selon les ACC réalisées, cette espèce est corrélée positivement avec la chlorophylle *a*. *Criboelphidium excavatum* profite des blooms microphytobenthiques printaniers pour se reproduire. Alve & Murray (1994) montrent que les microalgues benthiques favorisent la reproduction des foraminifères, ce qui est noté en particulier pour *C. excavatum* par Debenay *et al.* (Debenay *et al.*, 2006). Ces microalgues sont une source importante de nourriture pour les foraminifères (Lopez, 1979 ; Ward *et al.*, 2003). De fortes teneurs en chlorophylle *a* sont mesurées pendant tout le printemps, et épisodiquement en automne. Il est donc étonnant d'observer que *C. excavatum* ne profite pas de toute cette période pour se reproduire. L'ACC indique que cette espèce est corrélée avec des valeurs positives de Eh. Le Eh est positif à partir du mois d'octobre jusqu'au mois de mai environ pour les stations R2 à R5. L'espèce profite donc de la fenêtre temporelle la plus favorable qui combine à la fois des fortes teneurs

en chlorophylle *a* et un sédiment bien oxygéné pour se reproduire. L'augmentation de la température à cette saison est aussi un facteur favorisant la reproduction des foraminifères (Bradshaw, 1961) et le développement du microphytobenthos (Cariou-Le Gall, 1995 ; Blanchard *et al.*, 2001). Les abondances de *C. excavatum* sont aussi corrélées positivement avec le COP, indiquant qu'elle peut se nourrir autrement que sur des microalgues.

Spirillina vivipara profite aussi du bloom microphytobenthique pour se reproduire en avril 2005 sur la station R5. Cette espèce est capable de se reproduire très rapidement dès que les conditions sont optimales (Myers, 1936 dans Murray & Alve, 2000).

Les foraminifères benthiques sont capables de se nourrir de matière organique et/ou des bactéries qui lui sont associées (Ward *et al.*, 2003 ; Langezaal *et al.*, 2005). Bernhard & Bowser (1992) ont aussi montré que les bactéries sont une source trophique pour les foraminifères. Les sédiments intertidaux des zones aquacoles sont connus pour être colonisés par une grande quantité de bactéries (Mirto *et al.*, 2000 ; La Rosa *et al.*, 2004). De plus, les polychètes opportunistes sont très abondants dans les sédiments des milieux perturbés (Hily *et al.*, 1986 ; Samuelson, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004). Leurs fécès abondants dans ces milieux (Alve, 1991), associés aux abondantes colonies bactériennes (Alldredge *et al.*, 1987), sont une source supplémentaire de nourriture pour les foraminifères dans les milieux pollués (Alve, 1995b). La matière organique sédimentaire de Rivedoux peut avoir d'autres origines et en particulier un mélange de phytoplancton marin, les huîtres s'en nourrissant et le concentrant dans leurs biodépôts (Sornin *et al.*, 1983), et de biodépôts (cf. Paramètres environnementaux). La matière organique dérivée du phytoplancton sédimenté peut aussi être une source de nourriture pour les foraminifères (Suhr *et al.*, 2003 ; Lesen, 2005). Les abondances de nombreuses espèces de Rivedoux sont corrélées avec la teneur en matière organique du sédiment, le COP et le NOP. Ainsi, *Ammonia tepida*, *Haynesina germanica*, *Criboelphidium gunteri*, *Quinqueloculina carinatastriata*, *Hopkinsina pacifica*,

Brizalina striatula, *Buliminella elegantissima*, *Q. Seminula* et *Stainforthia fusiformis* semblent capables d'exploiter cette matière organique pour se nourrir.

Debenay *et al.* (2006) suggèrent, dans leur étude sur l'estuaire de la Vie, que *Criboelphidium gunteri* subit les effets négatifs de la compétition interspécifique. Or, cette espèce entre en concurrence avec de nombreuses espèces pour l'utilisation de la matière organique du sédiment. Cela pourrait expliquer pourquoi cette espèce se reproduit préférentiellement pendant la période estivale dans les sédiments de Rivedoux, d'autant plus que pendant l'été, la richesse spécifique est plus faible dans ces stations. Ce comportement confirme aussi le caractère opportuniste de *C. gunteri* (Boudreau *et al.*, 2001 ; Bouchet *et al.*, sous presse).

Ammonia tepida est aussi une espèce dont les abondances sont corrélées avec la température du sédiment, la teneur en phéopigments et le ratio COP:Chl *a*. Le temps de génération pour *A. tepida* passe de 88 jours à 20°C à 30 jours à 30°C (Bradshaw, 1961), expliquant pourquoi elle peut être favorisée par les hautes températures estivales, étant l'une des rares espèces à se reproduire en été sur Rivedoux. La teneur en phéopigments et le ratio COP:Chl *a* sont indicateurs d'une matière organique dégradée. La corrélation positive entre les abondances de *A. tepida* et ces paramètres est en accord avec les connaissances acquises sur son régime alimentaire : les vacuoles digestives d'*A. tepida* contiennent généralement des particules de sédiments contenant des débris organiques et des bactéries caractérisant l'origine de sa nourriture (Knight & Mantoura, 1985 ; Goldstein & Corliss, 1994). Son régime alimentaire peut donc être différent des autres espèces qui se nourrissent sur la matière organique. Quand des organismes ont le même niveau trophique, la meilleure source de diversité dans un assemblage est la spécialisation des espèces vers divers modes de nutrition (Murray & Alve, 2000). *Ammonia tepida* semble plutôt se nourrir de matière organique détritique des stations de Rivedoux et caractériser un milieu dégradé ou peu productif.

Quinqueloculina carinatastriata est une espèce introduite sur la côte atlantique européenne (Bouchet *et al.*, 2007). Elle est originaire des régions méditerranéennes et subtropicales. Elle se reproduit préférentiellement à la fin de l'été et en automne dans les sédiments de Rivedoux, pendant la période l'année la plus chaude. Ce comportement est caractéristique d'une espèce tempérée chaude introduite hors de son aire de répartition qui cherche à optimiser son mode de vie dans le nouveau milieu qu'elle colonise, comme cela a été décrit pour le gastéropode *Cyclope neritea* (Linné, 1758) (Sauriau, 1991 ; Simon-Bouhet *et al.*, 2006). De plus, Wiesner (1923) et Haig (1988) décrivent cette espèce dans des sédiments vaseux comme ceux des stations R2 à R5 où cette espèce a été observée.

Haynesina germanica est capable de se nourrir de microalgues benthiques en plus de la matière organique du sédiment. Les vacuoles digestives de cette espèce peuvent en effet contenir des chloroplastes d'algues (Lopez, 1979 ; Knight & Mantoura, 1985). Cette espèce a donc la capacité d'exploiter plusieurs sources de nourritures à Rivedoux.

Stainforthia fusiformis est l'espèce la plus commune dans les eaux du nord-ouest de l'Europe et préfère les sédiments vaseux (Alve, 2003). Elle se reproduit préférentiellement en hiver à Rivedoux. Elle est principalement observée dans l'Océan Arctique et le nord de l'Océan Atlantique (Alve, 2003) où elle domine les assemblages de foraminifères vivants dans des eaux à une température comprise entre 5°C (Collison, 1980) et 16°C (Murray, 1986). Même si elle est aussi observée dans le nord de la Mer Adriatique (Barmawidjaja *et al.*, 1992), cette espèce semble ici se trouver en limite sud de répartition comme le montre sa reproduction hivernale. Cette espèce est opportuniste et elle est capable de coloniser des habitats très variés (Alve, 2003). Elle semble ici se nourrir à partir de la matière organique à la fois fraîche et détritique. Gustafsson & Nordberg (2001) précisent d'ailleurs que cette espèce est capable de se nourrir sur du phytoplancton fraîchement sédimenté.

Les abondances d'*Eggereloides scabrus* semblent augmenter avec le ratio C:N. Cela suggère que cette espèce exploite la matière détritique sédimentaire comme source de nourriture. Lesen (2005) trouve une corrélation similaire entre les abondances des foraminifères vivants et le ratio C:N des sédiments dans la baie de San Francisco. C'est une espèce typique des milieux intertidaux (Gustafsson & Nordberg, 2001) de la zone tempérée et elle est connue pour être observée dans des milieux dégradés (Alve, 1995b). Cette espèce est plutôt rare dans les sites du nord de la France, et voit ses abondances augmenter avec la température (Debenay, 1983). Elle se reproduit à Rivedoux principalement au début du printemps (mars) quand la température du sédiment augmente. Ses abondances restent toutefois modestes, et cette espèce doit être en limite nord de son aire de répartition dans le site de Rivedoux.

Rosalina cf. vilardeboana est observée uniquement en été dans les sédiments de la station R1 de Rivedoux. Cette espèce préfère les sédiments sableux. Les espèces du genre *Rosalina* sont épiphytes et souvent observées fixées sur des macroalgues (Lipps, 1983). La production algale plus forte pendant la période chaude de l'année favorise des apports de *R. vilardeboana* à la station R1 de Rivedoux.

2.3. Effets de l'ostréiculture sur les foraminifères vivants

Un parallèle peut être fait entre les différentes activités d'élevage marin comme la pisciculture et la conchyliculture du fait de leurs impacts similaires sur les environnements benthiques. Les rejets de la pisciculture, en modifiant le milieu sédimentaire sous-jacents aux cages à poissons, diminuent la densité et la richesse spécifique dans les assemblages de foraminifères (Debenay *et al.*, 2005). L'enrichissement des nutriments en ammonium et en phosphore à proximité des cages à poissons augmente pourtant la densité des foraminifères comme cela a été montré dans une étude dans une pisciculture dans le nord du golfe d'Eilat en

Israël (Angel *et al.*, 2000). Cependant, l'enrichissement en nutriments peut aussi provoquer une eutrophisation du milieu, néfaste pour le vivant et qui diminue la richesse spécifique. Les biodépôts de l'aquaculture modifient le milieu sédimentaire, perturbant les communautés benthiques (Ritz *et al.*, 1989 ; Weston, 1990). Les espèces opportunistes sont favorisées (Gray *et al.*, 1990) tandis que les espèces sensibles disparaissent (Pearson & Rosenberg, 1978). Une diminution de la richesse spécifique a aussi été observée dans des sites aquacoles canadiens (Schafer *et al.*, 1995). Dans ces sites, l'enrichissement en matière organique provoque des hypoxies régulières qui favorisent la persistance d'assemblages d'espèces opportunistes (Schafer *et al.*, 1995). A contrario, Scott *et al.* (1995) montrent qu'il n'y a pas de réponse cohérente de l'ensemble des espèces de foraminifères aux effets de l'aquaculture, au contraire de ce qui a été montré pour la macrofaune (Nugues *et al.*, 1996 ; Christensen *et al.*, 2003 ; da Costa & Nalesso, 2006).

Dans le site de Rivedoux, les stations soumises à l'ostréiculture sont celles qui possèdent la plus faible diversité spécifique comme cela a été observé par les autres auteurs (Schafer *et al.*, 1995 ; Debenay *et al.*, 2005). Les arrangements d'espèces varient aussi suivant les stations. Ainsi, *Criboelphidium excavatum* est l'espèce dominante pour la station R1, alors que pour les autres stations *Ammonia tepida* domine. Il est peu probable que la différence de granulométrie explique ce changement car ces espèces tolèrent un large spectre de type de substrat (Alve, 1999). Les sédiments de Rivedoux sont riches en matière organique. L'enrichissement en matière organique du sédiment augmente la demande en oxygène et provoque des épisodes hypoxiques sous les tables (Kaiser, 2001). *Ammonia tepida* est connue pour être une espèce tolérante et commune dans les milieux perturbés (Samir, 2000 ; Armynot du Châtelet *et al.*, 2004 ; Burone *et al.*, 2006). *Criboelphidium excavatum* est une espèce sensible à des valeurs de Eh négatives dans les sédiments des stations de Rivedoux. La réduction de l'oxygénation dans les sédiments sous-jacents aux tables

ostréicoles a pour effet de limiter le développement de *C. excavatum* dans ces zones avec une seule période de reproduction et de favoriser le développement de *A. tepida*. C'est une espèce tolérante à la matière organique (Sharifi *et al.*, 1991) qui se développe en abondance dans les sédiments soumis aux rejets de l'aquaculture (Debenay *et al.*, 2005). Ceci montre que l'espèce *C. excavatum*, qui est considérée comme plus tolérante aux milieux perturbés par les polluants chimiques que *A. tepida* (Armynot du Châtelet *et al.*, 2004) est moins résistante à une pollution organique. L'espèce *Rosalina* cf. *vilardeboana* est présente seulement dans les sédiments des stations R1 et R2. C'est une espèce épiphyte qui préfère les sédiments sableux. La modification de la texture du sédiment sableux en sédiment vaseux par la biodéposition due aux huîtres limite la répartition de cette espèce à la station R1 principalement.

Pour les stations R1, R2 et R4, les abondances de foraminifères diminuent d'une année sur l'autre, alors qu'elles sont stables pour R5 et augmentent généralement pour la station R3. Le sédiment de la station R1 a une granulométrie différente des autres stations, alors que les stations R2, R3 et R4 sont directement soumises aux effluents de l'ostréiculture. Pour la station R3, les poches d'huîtres ont été retirées au début de l'année 2005. L'augmentation de la richesse spécifique de 2004 à 2005 à cette station peut être rapportée à cette modification du milieu alors que la richesse spécifique diminue pour les stations R1, R2 et R4. Le fait d'avoir enlevé les huîtres modifie la dynamique et la structure de l'assemblage de foraminifères de cette station.

Les sédiments du site ostréicole de Rivedoux sont plus enrichis en matière organique et en chlorophylle *a* que les sédiments des sites non cultivés des pertuis charentais (Cariou-Le Gall, 1995 ; Vouvé, 2000). Dans les sédiments de sites soumis à l'aquaculture, les teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments sont très élevées (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Mirto *et al.*, 2000 ; Hayakawa *et al.*, 2001 ; Méléder *et al.*, 2003 ; Méléder *et al.*, 2005). De plus la matière organique des sédiments, quant elle n'est pas en

excès, est une source de nourriture pour la faune vivante (Pearson & Rosenberg, 1978). Les sédiments intertidaux sont aussi riches en bactéries capables de dégrader la matière organique disponible dans les sédiments aquacoles (Mirto *et al.*, 2000 ; La Rosa *et al.*, 2004 ; Yoza *et al.*, sous presse) ou bien la chlorophylle *a* (Hamels *et al.*, 2001). Les zones ostréicoles sont donc des sites présentant une plus grande variété de nourritures pour les foraminifères benthiques. Ils y trouvent donc des sources de nourriture diversifiées, ce qui permet à ces milieux de supporter une grande diversité d'espèces et de régimes alimentaires. L'indice de Shannon est d'ailleurs plus élevé dans les sédiments des stations R3, R4 et R5 en comparaison des autres stations. Ces stations sont celles qui sont le plus soumises à l'enrichissement organique due à la présence des parcs ostréicoles. Cette matière organique, sans toutefois atteindre des valeurs excessives toxiques pour la faune vivante (Hyland *et al.*, 2005), permet le développement de nombreuses espèces de foraminifères basé sur la multiplicité et l'abondance des sources de nourriture, limitant d'autant plus la compétition interspécifique et intraspécifique.

**Partie 4. Paramètres
environnementaux et structure des
assemblages de la macrofaune et de
foraminifères vivants benthiques
dans les sédiments des zones
ostréicoles des pertuis charentais**

Pour la caractérisation des paramètres environnementaux et des assemblages de la faune et de leurs réponses à la présence des cultures ostréicoles, une même nomenclature des sites ostréicoles a été utilisée (Tableau 1). Elle distingue le niveau hypsométrique du médiolittoral supérieur (S), moyen (M) et inférieur (I), et le type de culture, table (T), plat (P), allée (A) et hors parcs.

Tableau 1 : Codes utilisés pour nommer les stations d'études (S = médio-littoral supérieur, M = médio-littoral moyen, I = médio-littoral inférieur, T = table, A = allée, P = plat).

Sites	Stations							
	Médio-littoral supérieur		Médio-littoral moyen		Hors parc	Médio-littoral-inférieur		
	Table	Allée	Table	Allée			Table	Allée
Rivedoux					R1, R5	R2, R3, R4		
Fouras-Yves	FYST	FYSA	FYMT	FYMA		FYIT	FYIA	FYIP
Fouras-Charente	FCST	FCSA	FCMT	FCMA		FCIT	FCIA	
Bellevue						BIT	BIA	
Les Traires					LTIA			LTIP
Daire						DIT	DIA	

Le code graphique suivant a ainsi été utilisé, sauf mention contraire, dans les représentations graphiques qui suivent :

-  Station hors des parcs ostréicoles
-  Station sous les tables à huîtres
-  Station dans une allée entre les tables à huîtres
-  Station dans un parc de culture à plat

Chapitre 6. Paramètres environnementaux

1. Résultats

1.1. Physicochimie de l'eau et du sédiment

1.1.1. Salinité

La salinité varie significativement d'une station à l'autre ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs, saison, station) (Fig. 1). Les valeurs sont plus faibles pour les sites d'Yves et de Daire comparés aux autres sites. La salinité est significativement plus forte en septembre et en décembre ($P < 0,001$).

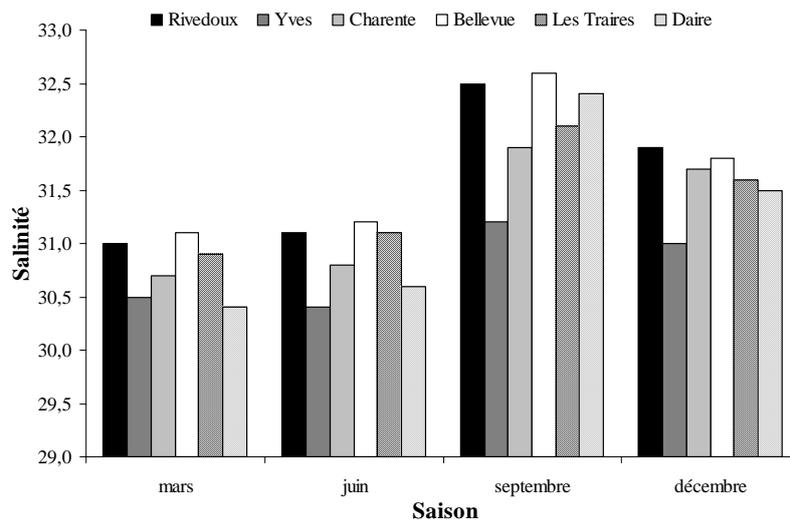


Figure 1 : Variations saisonnières de la salinité pour les stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

1.1.2. Température

Les températures de l'air varient entre 2,0°C au minimum à Rivedoux en hiver et 28,2°C au maximum pour les sites de Fouras en été, celles de l'eau de mer entre 5,4°C en hiver et 25,1°C en été pour le site Daire (Fig. 2).

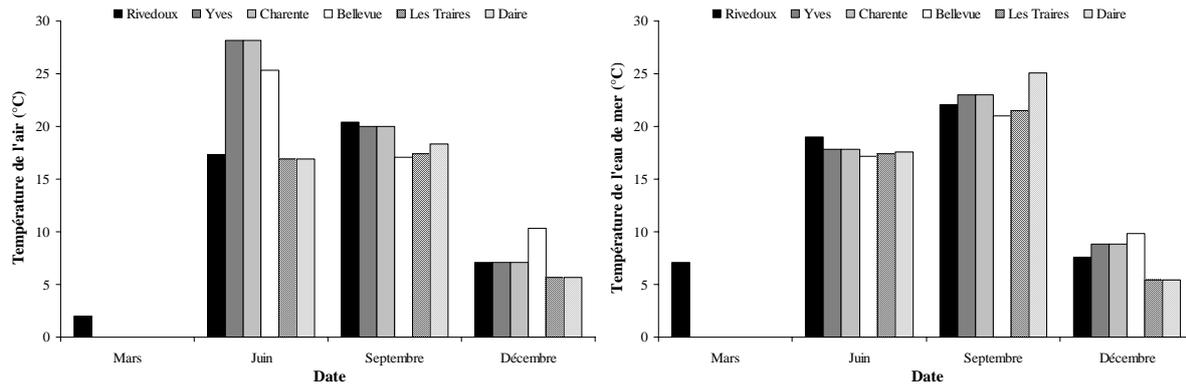


Figure 2 : Variations saisonnières de la température de l'air et de l'eau de mer pour les stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Logiquement, les températures des sédiments, mesurées à 1 et 4 cm de profondeur, sont significativement plus fortes en juin et septembre par rapport au mois de décembre ($P < 0,001$ pour toutes les stations) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, table/allée, profondeur) (Fig. 3). L'évolution saisonnière des températures est différente entre les stations ($P = 0,042$ pour Rivedoux, $P = 0,001$ pour Fouras-Yves, $P < 0,001$ pour Fouras-Charente, $P = 0,011$ pour Bellevue, $P = 0,010$ pour Daire) sauf pour le site de Les Traires ($P = 0,863$).

Les températures sont significativement supérieures dans les sédiments des allées comparés à ceux situés sous les tables ostréicoles pour les stations où le paramètre table/allée a été testé ($P < 0,001$ pour Fouras-Yves et Fouras-Charente, $P = 0,011$ pour Bellevue et $P = 0,018$ pour Daire). Pour les stations de Rivedoux, les températures sont plus fortes dans la station R5 qui n'est pas située sous les tables ostréicoles et qui a été la dernière station échantillonnée lors de chaque sortie ($P = 0,042$). Il n'y a pas de différence significative de températures suivant la profondeur de la mesure pour les stations de Bellevue ($P = 0,186$), Les Traires ($P = 0,055$) et Daire ($P = 0,299$) au contraire des stations de Rivedoux ($P < 0,001$), Fouras-Yves ($P < 0,001$) et Fouras-Charente ($P = 0,001$) où la température est plus basse à 4 cm qu'à 1 cm. Le niveau hypsométrique n'a pas d'effet sur la température du sédiment dans les stations de Fouras ($P = 0,422$ pour Fouras-Yves et $P = 0,535$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 4 facteurs sans réplicat, date, allée/table, niveau tidal, profondeur).

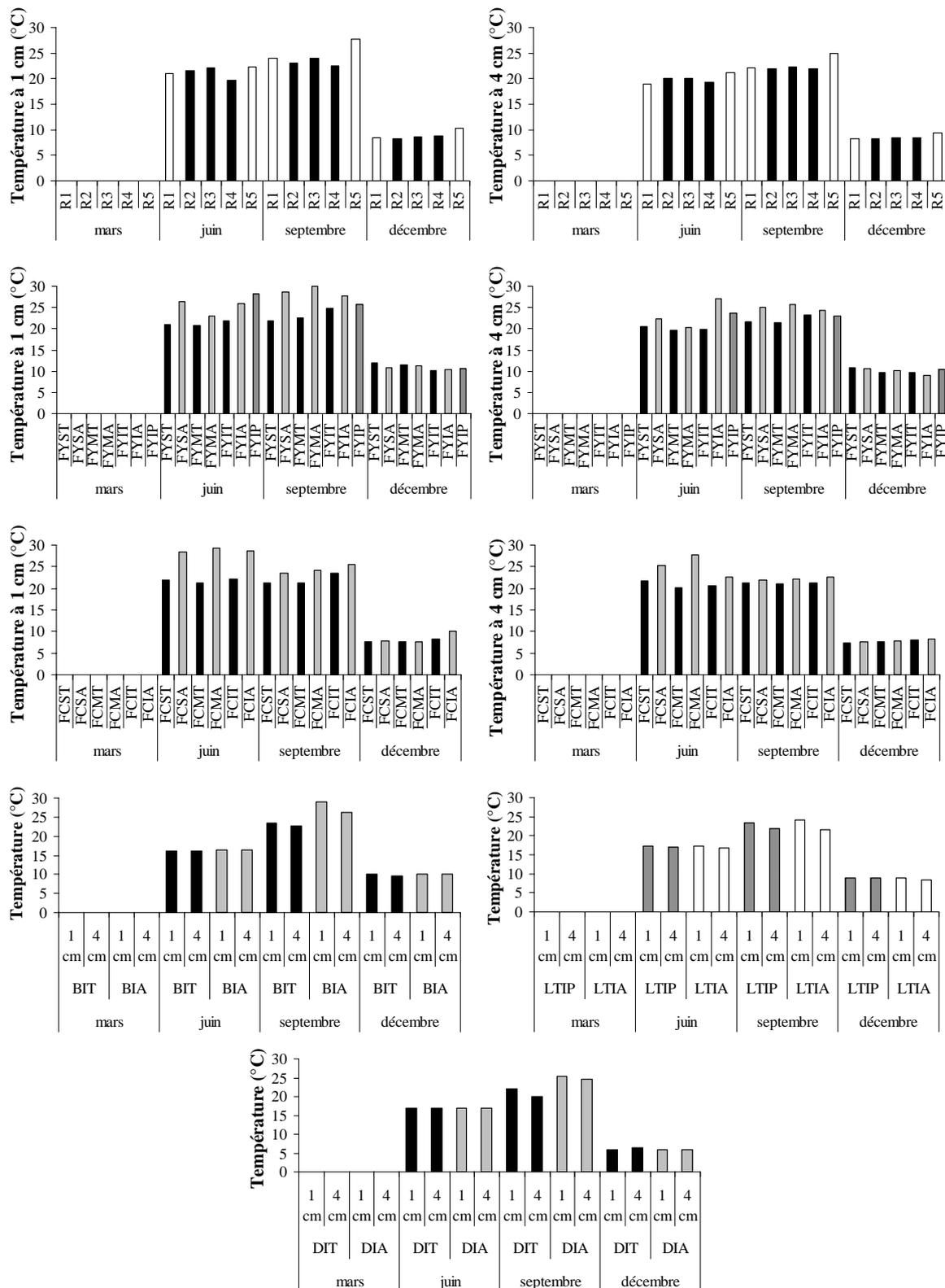


Figure 3 : Variations de la température dans les sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais suivant la profondeur et les saisons au cours de l'année 2004.

1.1.3. Eh

Pour toutes les stations, excepté pour le site de Les Traires, les variations saisonnières sont significatives ($P < 0,001$ pour R1 à R5 et FCH à FCBA, $P = 0,001$ pour B et D, et $P = 0,002$ pour FYST à FYIP) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, table/allée, profondeur) (Fig. 4). Les valeurs positives ont été mesurées préférentiellement au mois de décembre.

Pour les stations de Rivedoux, Fouras-Yves et Daire, le Eh est significativement plus élevé dans les allées ou hors des parcs que sous les tables ostréicoles ($P < 0,001$, $P = 0,004$ et $P = 0,019$ respectivement).

Le Eh significativement plus élevé à 1 cm de profondeur dans le sédiment qu'à 4 cm pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$) et de Fouras-Yves ($P = 0,003$). Le Eh du sédiment évolue différemment sous les tables ostréicoles ou dans les allées au cours de l'année pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$), Fouras-Yves ($P = 0,001$), Les Traires ($P = 0,038$) et Daire ($P = 0,007$). Le niveau tidal n'a pas d'effet sur le Eh du sédiment dans les stations de Fouras-Yves ($P = 0,796$) au contraire des stations de Fouras-Charente ($P = 0,008$) (ANOVA à 4 facteurs sans réplicat, date, allée/table, niveau tidal, profondeur).

Pour les deux sites de Fouras, seules les valeurs de Eh des stations du site de Fouras-Charente évoluent significativement de façon différente au cours du temps en fonction du niveau tidal de la station ($P = 0,005$ pour FC et $P = 0,146$ pour FY).

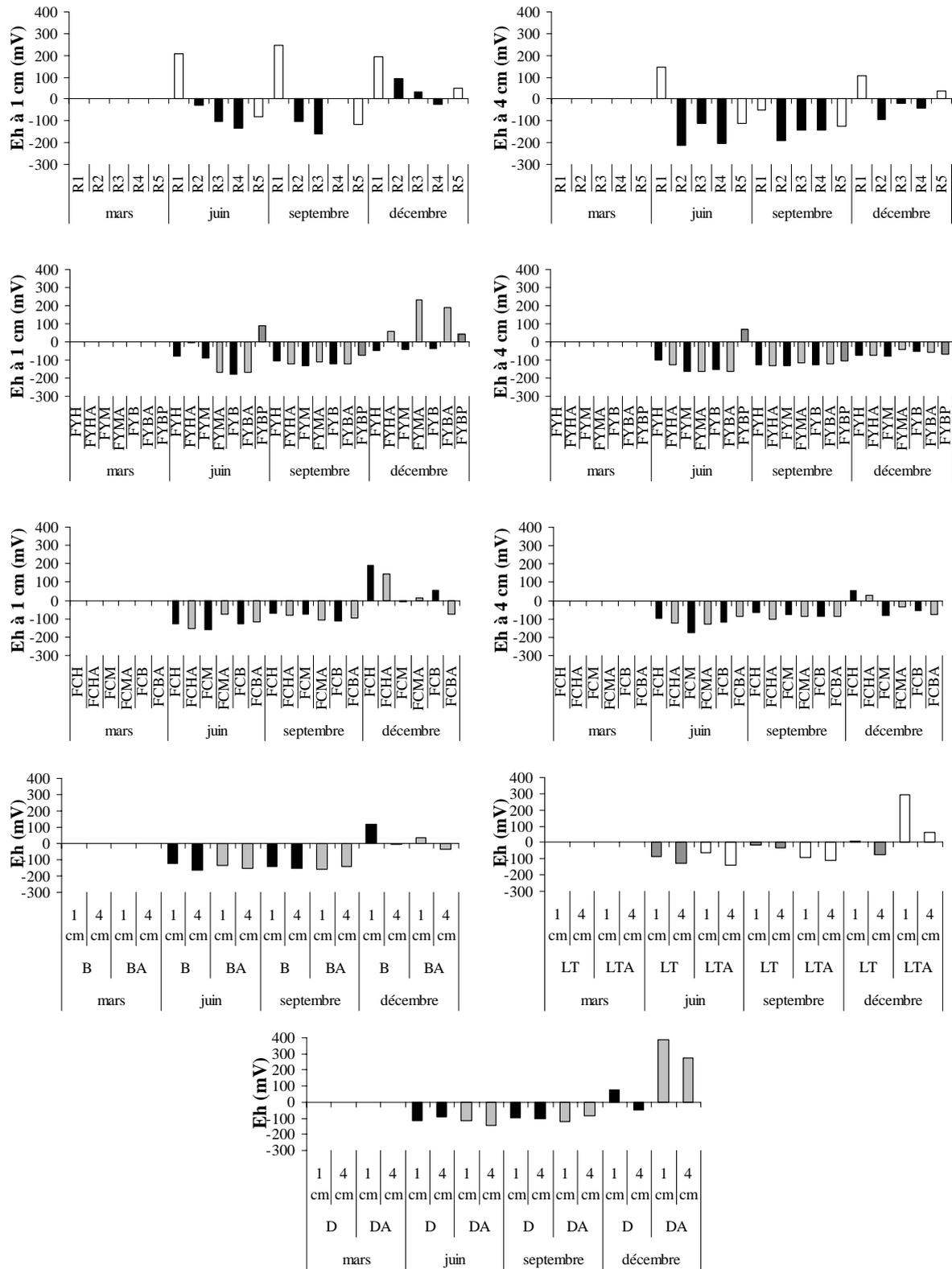


Figure 4 : Variations du potentiel d'oxydo-reduction (Eh) dans les sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais suivant la profondeur et les saisons au cours de l'année 2004.

1.2. Granulométrie

Les sédiments sont composés en majorité de sable pour la station R1 et de vase (limon et argile) dans les autres stations (Fig. 5). Les stations Bellevue allée et Daire allée contiennent plus de 15% de sable, et environ 10% pour les stations situées dans la zone de culture à plat de Les Traires. Les sédiments de la station R1 contiennent très peu d'argile (0,2 %) comparativement aux autres stations avec des pourcentages de 3-6 %.

Les sédiments de la station R1 sont bien classés ($\sigma < 1,00$) alors qu'ils sont mal classés pour toutes les autres stations ($\sigma > 1,00$). Les diagrammes de fréquence sont symétriques pour les stations R1, R4, R5 de Rivedoux, BIA de Bellevue et LTIA Les Traires ($-0,05 < S_k < +0,05$). Les diagrammes de fréquence des stations R2 et R3 de Rivedoux, FYST à FYIP de Fouras-Yves, FCST à FCIA de Fouras-Charente, B de Bellevue et D de Daire présentent une asymétrie vers les particules fines ($S_k > +0,05$) alors que les stations LT de Les Traires et DA de Daire présentent une asymétrie vers les particules grossières ($S_k < -0,05$). La distribution des sédiments de stations R1 de Rivedoux et LT de Les Traires est leptocurtique ($K > 1,10$), indiquant une taille de grain homogène, mésocurtique pour les stations R2 à R5 de Rivedoux, FYST à FYIP de Fouras-Yves, FCST à FCIA de Fouras-Charente, BIA de Bellevue, LTIA de Les Traires et DIT et DIA de Daire ($0,90 < K < 1,10$), indiquant une taille de grain moins homogène, et platycurtique pour la station BIT de Bellevue ($K < 0,90$), indiquant une taille de grain très hétérogène.

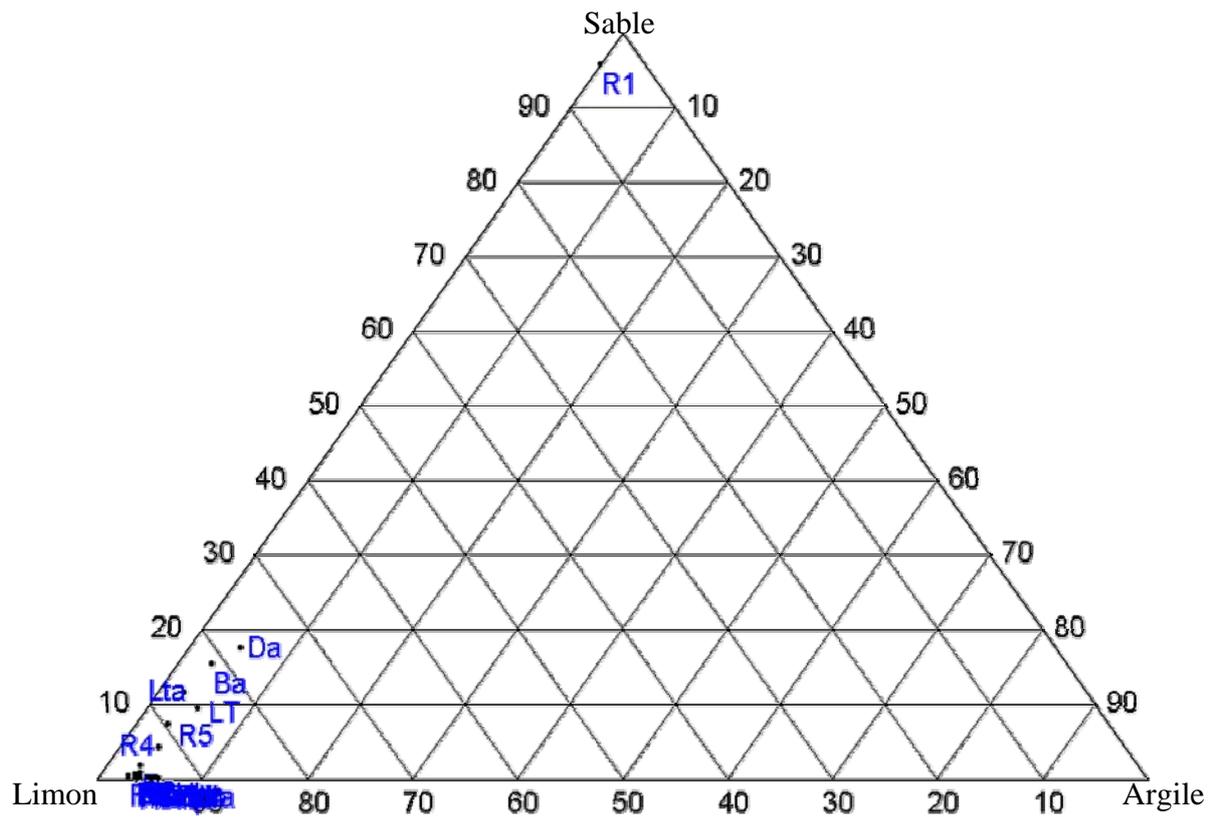


Figure 5 : Distribution des stations dans un diagramme ternaire en fonction de la teneur en sable, limon et argile dans les sédiments des stations des pertuis charentais en mars 2004.

Tableau 2 : Caractéristiques granulométriques des sédiments des stations des pertuis charentais en mars 2004.

Site	Ile de Ré					Marennnes-Oléron						Fouras													
	Rivedoux					Daire		Les Traires		Bellevue		Charente			Yves			Médiolittoral inférieur							
Stations	R1	R2	R3	R4	R5	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Table	Allée	Plat	
Vase } Sable Limon Argile	95,6%	0,8%	0,5%	4,2%	7,3%	1,8%	17,4%	9,3%	11,5%	0,6%	15,4%	0%	0,6%	0%	0,2%	0,1%	0,1%	0,3%	0,3%	0,3%	0,3%	0%	0%	0%	
	4,2%	95,5%	96,2%	92%	89,6%	95%	77,6%	85,8%	85,9%	96,1%	81,4%	96,2%	95,9%	96,2%	95,8%	94,3%	95,1%	96,3%	96,8%	96,3%	96,8%	94,8%	94,8%	94,1%	
	0,2%	3,7%	3,3%	3,8%	3,1%	3,2%	5%	4,9%	2,6%	3,3%	3,2%	3,8%	3,5%	3,8%	4%	5,6%	4,8%	3,4%	2,9%	3,4%	2,9%	5,2%	5,2%	5,9%	
Groupe textural	Sable	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase sableuse	Vase	Vase sableuse	Vase	Vase sableuse	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase	Vase
(en unité ϕ)	Taille moyenne des grains	1,564	6,536	6,627	6,362	6,268	6,601	5,882	6,529	5,950	6,640	5,947	6,992	6,450	6,986	6,628	6,665	6,681	6,702	6,576	6,702	6,576	6,878	6,878	6,895
	Indice de classement (σ)	0,631	1,217	1,204	1,411	1,540	1,246	1,869	1,566	1,617	1,225	1,769	1,013	1,244	1,016	1,155	1,193	1,123	1,201	1,180	1,201	1,180	1,069	1,069	1,123
	Indice de symétrie (S_k)	0,019	0,144	0,122	0,057	0,003	0,086	-0,107	-0,100	0,031	0,110	0,001	0,193	0,155	0,198	0,181	0,182	0,206	0,119	0,142	0,119	0,142	0,211	0,211	0,210
	Indice d'acuité (K)	1,214	1,064	1,019	1,037	1,012	1,032	1,027	1,343	0,907	1,007	0,821	0,980	1,019	0,981	1,043	1,076	1,099	0,999	1,004	0,999	1,004	1,070	1,070	1,010

1.3. Matière organique du sédiment

1.3.1. Teneur en matière organique

Les teneurs en matière organique, déterminée par perte au feu, dans les sédiments de surface sont représentées dans la Figure 6.

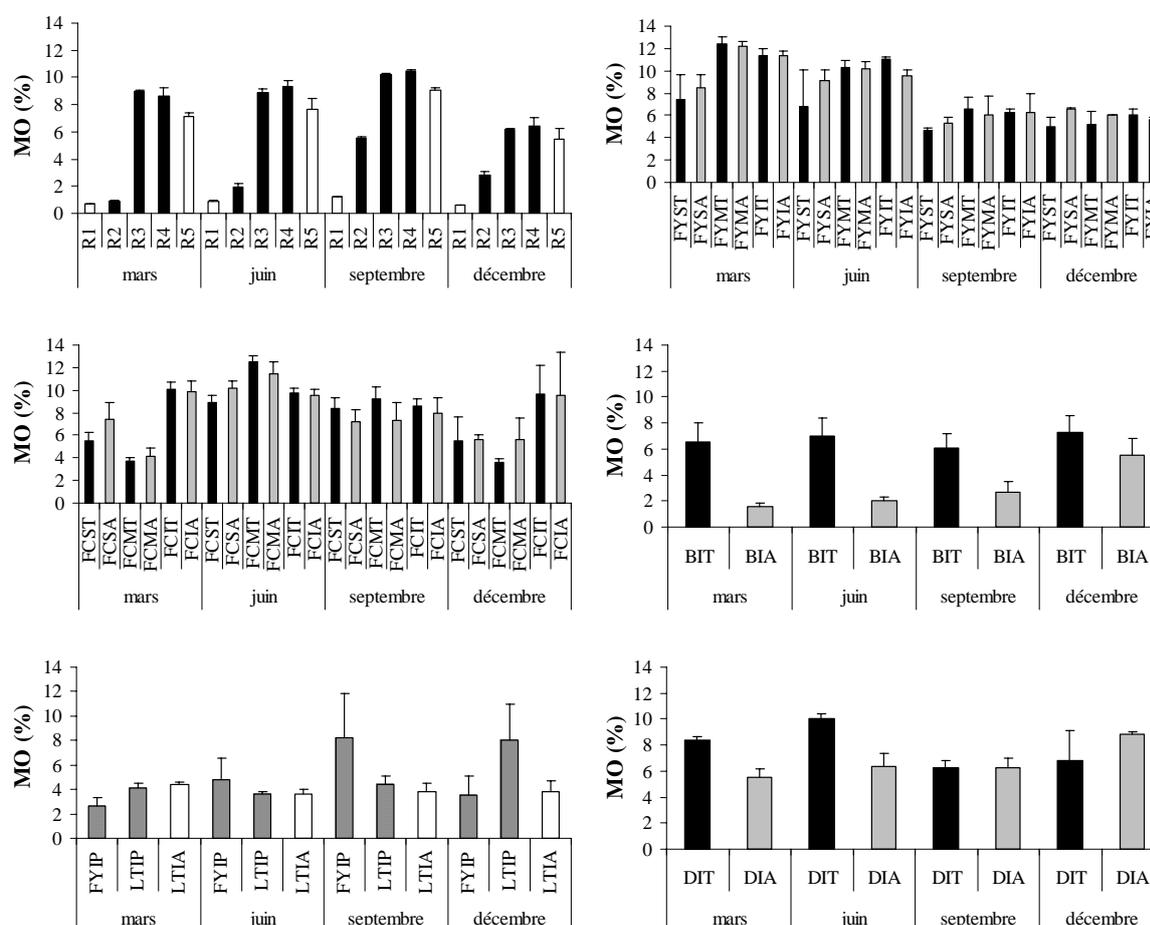


Figure 6 : Variations saisonnières de la teneur en matière organique par perte au feu dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les variations saisonnières sont significatives pour toutes les stations ($P < 0,001$ pour Rivedoux, Fouras-Yves et Fouras-Charente, $P = 0,002$ pour Bellevue et $P = 0,017$ pour Daire), excepté pour les stations de culture à plat ($P = 0,074$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, table/allée). Les teneurs en matière organique sont significativement plus

fortes dans les sédiments sous les tables à huîtres par rapport aux sédiments des allées pour les stations de Daire et Bellevue ($P < 0,001$ pour Bellevue et $P = 0,013$ pour Daire) et ne sont pas significativement différentes pour les stations de Fouras et les sites de culture à plat ($P = 0,135$ pour Fouras-Yves, $P = 0,932$ pour Fouras-Charente et $P = 0,201$ pour Les Traires-Fouras-Yves-Plat). Pour le site de Rivedoux, la station hors parc (R1) et celle située après la zone ostréicole (R5) ont significativement les teneurs en matière organique les plus faibles ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station).

Pour les sites de Daire et Bellevue, l'évolution saisonnière est significativement différente sous les tables et dans les allées ($P < 0,001$ et $P = 0,025$, respectivement). Les teneurs en matière organique augmentent de mars à décembre dans les sédiments des allées alors qu'elles diminuent sous les tables à huîtres. Dans les parcs à plat, la teneur en matière organique augmente de mars à décembre dans les sédiments de la station Les Traires alors que le maximum a été mesuré en septembre pour la station de Fouras-Yves ($P = 0,002$).

Dans les sédiments du site de Fouras-Yves, les teneurs en matière organique augmentent significativement depuis les stations les plus élevées sur l'estran vers les stations situées le plus bas sur l'estran ($P < 0,001$), alors que dans les sédiments du site Fouras-Charente, les valeurs les plus fortes sont mesurées en bas de l'estran en mars et décembre et au niveau médian de l'estran en juin et septembre ($P < 0,001$) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station). Suivant le niveau tidal de la station, l'évolution saisonnière de la teneur en matière organique est différente ($P = 0,001$ pour Fouras-Yves et $P < 0,001$ pour Fouras-Charente).

1.3.2. Carbone organique particulaire, azote organique particulaire et rapport C:N

Les teneurs en carbone organique particulaire dans les sédiments de surface sont représentées dans la Figure 7.

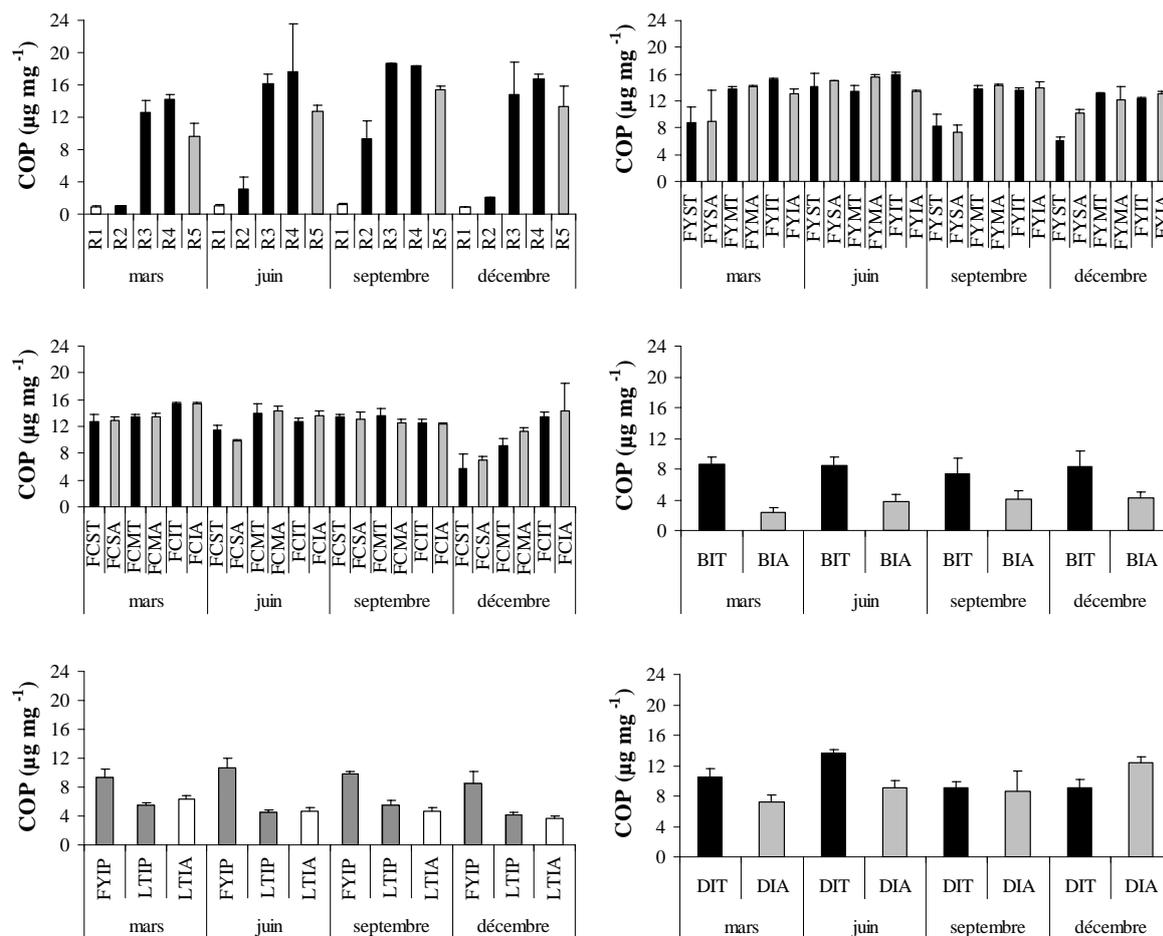


Figure 7 : Variations saisonnières de la teneur en carbone organique particulaire (COP) dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les teneurs en azote organique particulaire dans les sédiments de surface sont représentées dans la Figure 8.

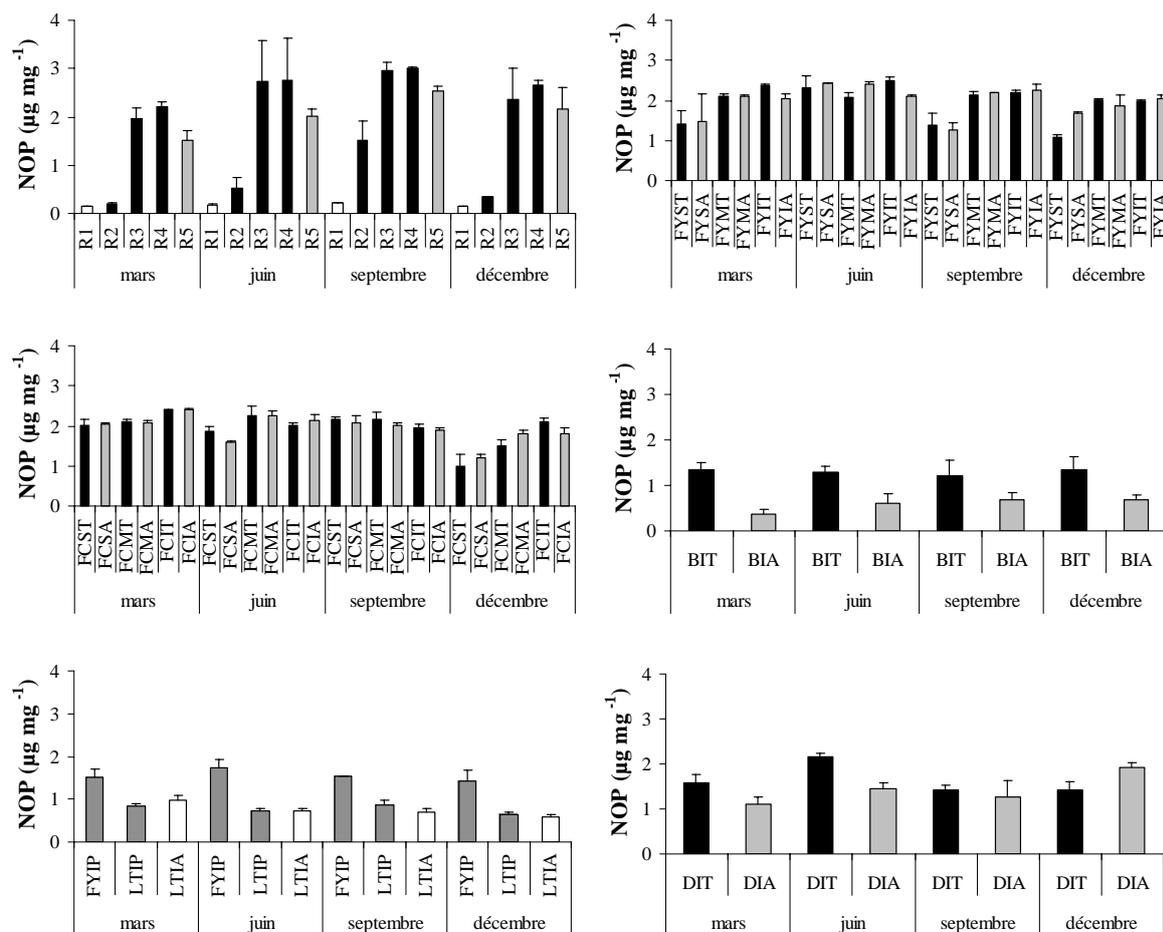


Figure 8 : Variations saisonnières de la teneur en azote organique particulaire (NOP) dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les variations saisonnières des teneurs en COP et NOP sont significatives pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$ et $P < 0,001$), de Fouras-Yves ($P < 0,001$ et $P = 0,001$), Bellevue ($P < 0,001$ et $P < 0,001$), les parcs à plat Les Traires et Fouras-Yves ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) et Daire ($P = 0,006$ et $P = 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station) avec des valeurs plus faibles au mois de décembre. Il n'y a pas de différence significative au cours de l'année pour la station de Bellevue ($P = 0,587$ et $P = 0,587$).

Les teneurs en COP et NOP sont significativement plus fortes dans les sédiments sous les tables à huîtres et dans les parcs à plat comparées aux sédiments des allées ou des zones hors parcs ($P < 0,001$ et $P < 0,001$ pour Rivedoux, Bellevue, les parcs à plat et $P < 0,014$ et $P < 0,031$ pour Daire). Pour les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente, il n'y a pas de différence significative entre les teneurs en COP et NOP des sédiments sous les tables et dans

les allées ($P = 0,259$ et $P = 0,448$ pour Fouras-Yves et $P = 0,476$ et $P = 0,547$ pour Fouras-Charente).

L'évolution saisonnière des teneurs en COP et NOP est différente entre les sédiments sous l'influence des biodépôts et hors des parcs pour les stations de Daire ($P < 0,001$ et $P < 0,001$) et des parcs à plat ($P = 0,037$ et $P = 0,043$).

Les teneurs en COP et NOP augmentent significativement du plus haut niveau tidal vers le plus bas niveau ($P < 0,001$ et $P < 0,001$ respectivement pour le COP et NOP pour les deux stations) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station).

Les valeurs du rapport C:N dans les sédiments de surface sont représentées dans la Figure 9.

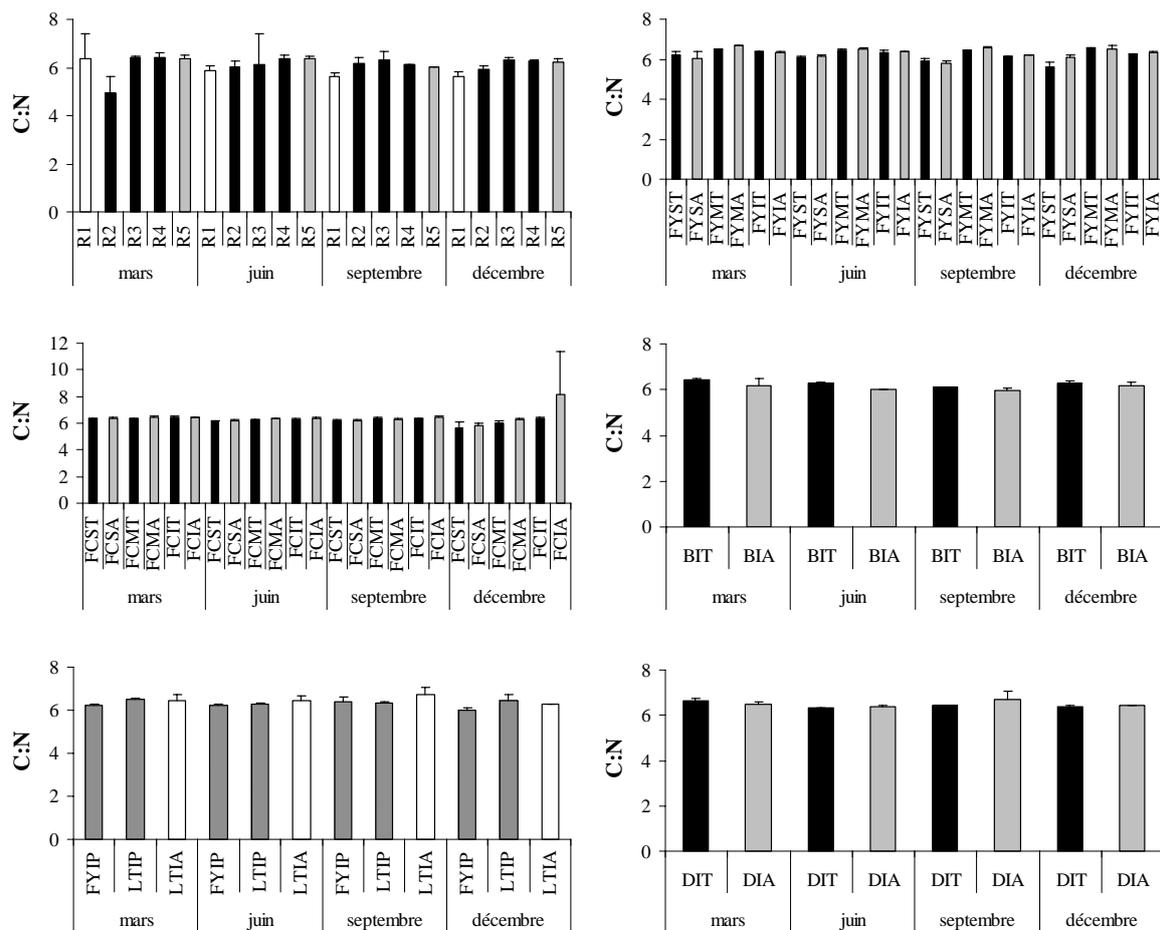


Figure 9 : Variations saisonnières du rapport C:N dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les variations saisonnières du rapport C:N sont significatives pour les stations de Fouras-Yves ($P < 0,001$), Bellevue ($P = 0,024$), Les Traires ($P = 0,033$) et Daire ($P = 0,039$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). Les différences entre les stations sont aussi significatives pour les stations de Rivedoux ($P = 0,007$), de Fouras-Yves ($P = 0,019$), Bellevue ($P = 0,002$) et Les Traires ($P = 0,005$).

Le rapport C:N varie significativement avec le niveau tidal pour les deux sites de Fouras-Yves et Fouras-Charente ($P < 0,001$ et $P = 0,043$) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station).

1.3.3. Rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$)

Les stations R1 et R2 de Rivedoux, BIT et BIA de Bellevue et LTIP et LTIA de Les Traires sont les stations dont la matière organique des sédiments est en moyenne la plus enrichie en ^{13}C pendant l'année 2004 avec des valeurs supérieures à -20‰ pour R1, R2 et BA et supérieures à $-20,5\text{‰}$ pour BIT, LTIP et LTIA (Fig. 10). La matière organique des sédiments des niveaux médians et inférieurs des sites de Fouras-Yves et Fouras-Charente est la plus appauvrie en ^{13}C .

La matière organique des sédiments de surface de la station R1 est la plus appauvrie en ^{15}N ($5,7\text{‰}$) alors que celle du plus haut niveau hypsométrique des sites de Fouras est la plus enrichie ($> 7\text{‰}$).

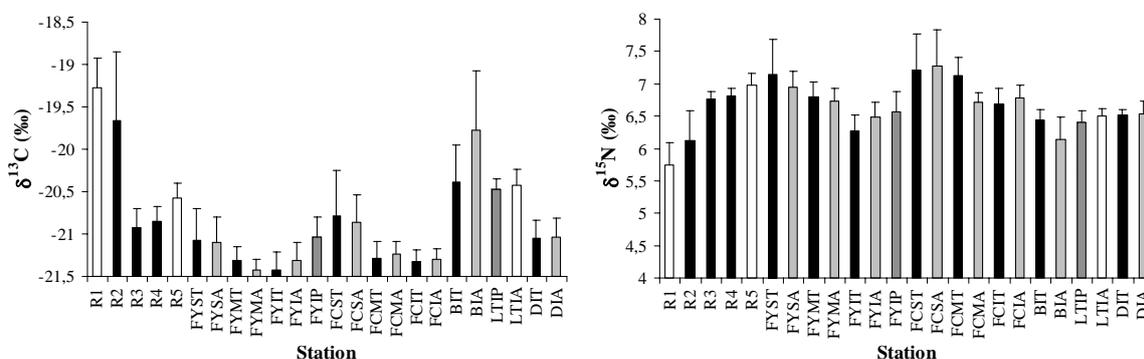


Figure 10 : Valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les sédiments de surface des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

1.4. Chlorophylle *a*, phéopigments et rapport COP:Chl *a*

Les teneurs en chlorophylle *a* sont significativement plus fortes au mois de juin et de septembre pour tous les sites des pertuis charentais ($P < 0,001$ pour tous les sites excepté pour Daire avec $P = 0,025$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station) (Fig. 11). Les teneurs en chlorophylle *a* sont significativement différentes entre les sédiments sous les tables et ceux dans les allées pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$), Fouras-Yves ($P = 0,015$) et Daire ($P < 0,001$), mais pour les autres sites les teneurs ne sont pas différentes ($P = 0,795$ pour Fouras-Charente, $P = 0,741$ pour Bellevue et $P = 0,158$ pour Les Traires).

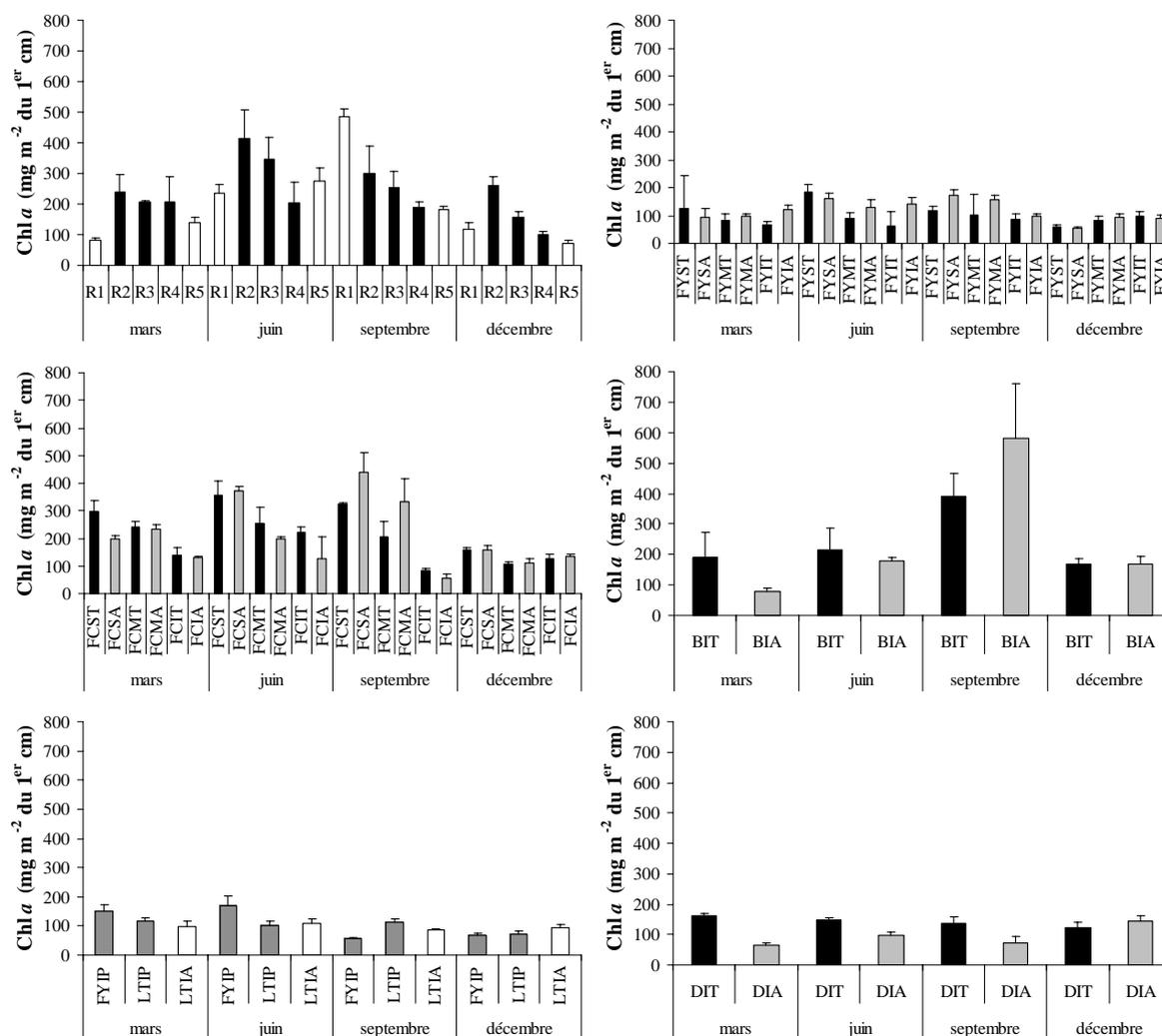


Figure 11 : Variations saisonnières de la teneur en chlorophylle *a* dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les teneurs sont plus fortes sous les tables à huîtres et dans les parcs à plat en mars et juin, et plus fortes dans les allées et les zones hors parc en septembre et décembre. Les teneurs en chlorophylle *a* diminuent significativement avec le niveau hypsométrique pour les stations de Fouras-Yves ($P < 0,001$) au contraire des stations de Fouras-Charente ($P = 0,052$) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station).

Les teneurs en phéopigments sont significativement différentes suivant les saisons pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$), Bellevue ($P < 0,001$), Les Traires ($P = 0,025$) et Daire ($P < 0,001$) au contraire des stations de Fouras-Yves ($P = 0,648$) et Fouras-Charente ($P = 0,084$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station) (Fig. 12).

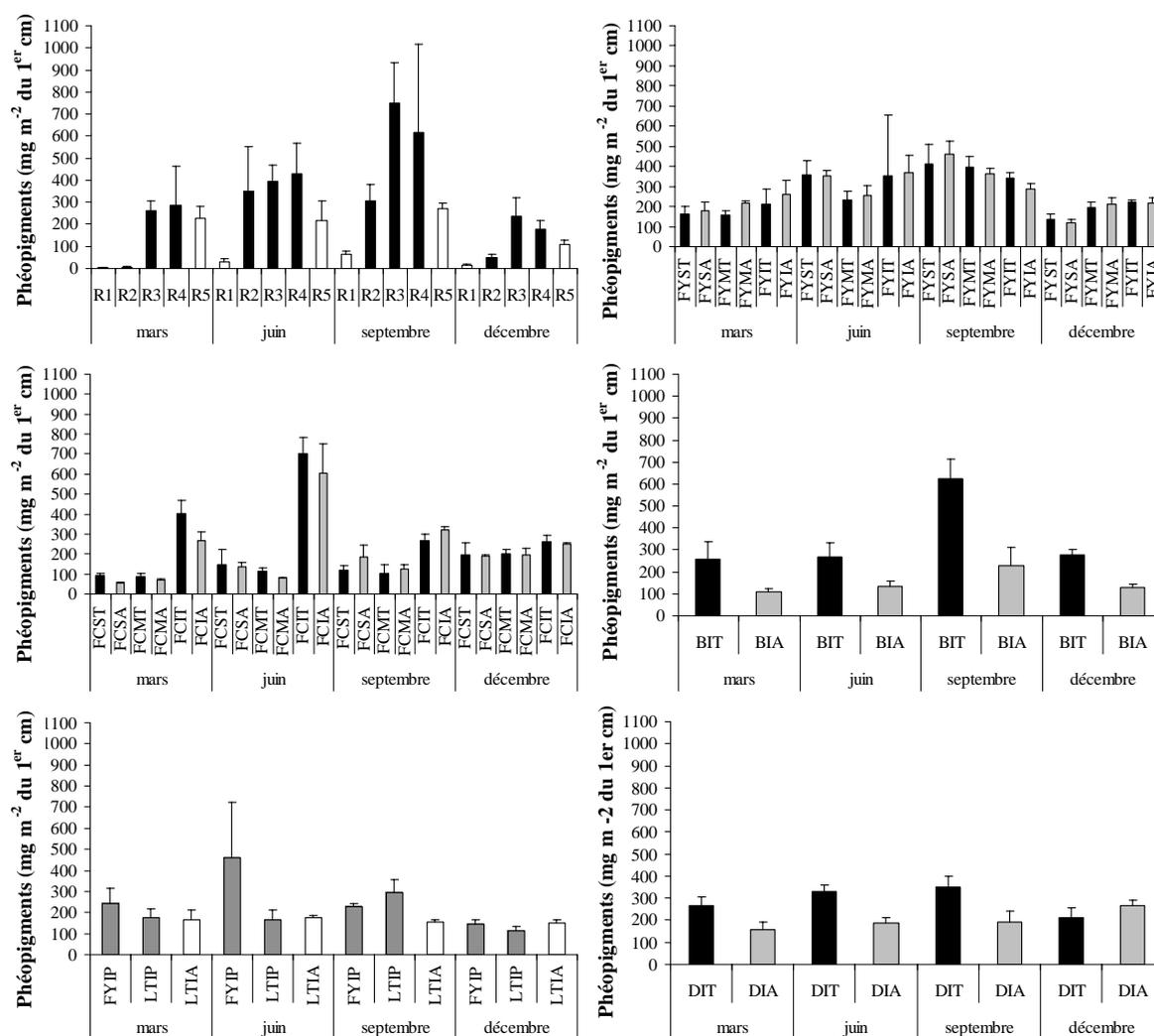


Figure 12 : Variations de la teneur en phéopigments dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais suivant les saisons au cours de l'année 2004.

Les teneurs en phéopigments sont significativement plus fortes dans les zones sous l'influence des huîtres (sous les tables ou dans les parcs à plat) comparées aux zones dans les allées ou hors des parcs ($P < 0,001$ pour Rivedoux, $P < 0,084$ pour Bellevue, $P = 0,014$ pour Les Traires et $P < 0,001$ pour Daire). Pour les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente, il n'y a pas de différence significative ($P = 0,756$ et $P = 0,084$) entre les teneurs sous les tables et dans les allées.

Les teneurs en phéopigments augmentent significativement avec le niveau hypsométrique pour les stations du site de Fouras-Charente ($P < 0,001$), au contraire des stations de Fouras-Yves (0,405) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station).

Les rapports COP:Chl a sont représentés dans la figure 13.

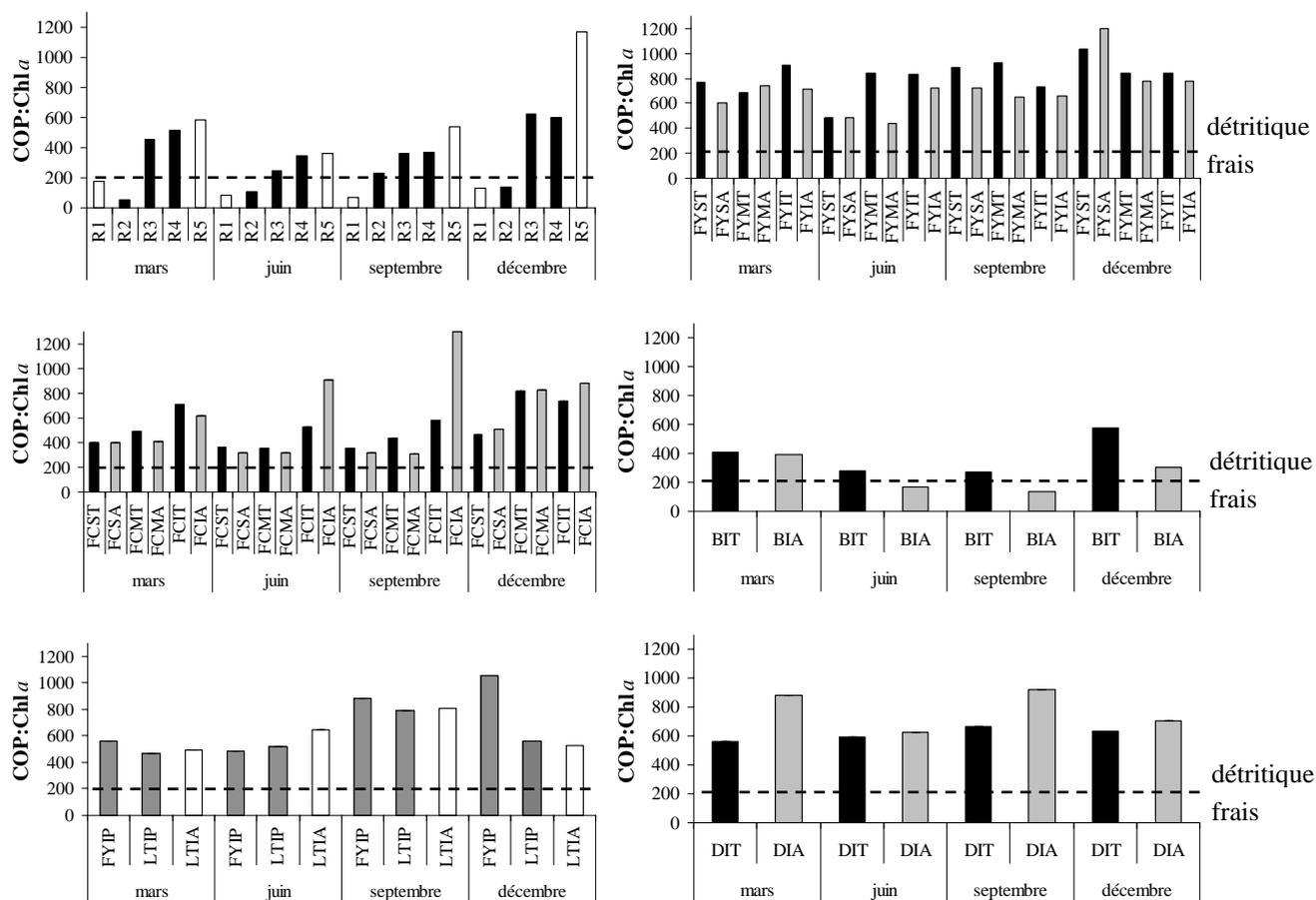


Figure 13 : Variations saisonnières du rapport COP/Chl a dans le 1^{er} cm des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais au cours de l'année 2004.

Les variations saisonnières du ratio COP:Chl *a* sont significatives pour les stations des sites de Rivedoux ($P = 0,045$) et de Fouras-Yves ($P = 0,006$) au contraire des sites de Fouras-Charente ($P = 0,139$), Bellevue ($P = 0,102$), Les Traires ($P = 0,131$) et Daire ($P = 0,413$) (ANOVA à 2 facteurs avec réplicats, date, station). Le rapport COP:Chl *a* est significativement plus élevé sous les tables que dans les zones hors parcs ou dans les allées pour les sites de Rivedoux ($P = 0,001$) et Fouras-Yves ($P = 0,028$) au contraire des sites de Fouras-Charente ($P = 0,308$), Bellevue ($P = 0,080$), Les Traires ($P = 0,362$) et Daire ($P = 0,092$). Le ratio augmente significativement avec le niveau hypsométrique pour les stations de Fouras-Yves ($0,002$) (ANOVA à 3 facteurs avec réplicats, date, niveau hypsométrique, station).

2. Discussion

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée en utilisant la distance euclidienne et la méthode d'amalgamation de Ward pour regrouper les stations possédant des caractéristiques communes. La taille moyenne des grains, les teneurs en matière organique, en carbone particulaire, en azote particulaire, en chlorophylle *a* et en phéopigments, le potentiel d'oxydo-réduction et les ratios C:N et COP:Chl *a* sont les paramètres qui ont été utilisés pour différencier les stations.

Deux grands groupes de stations sont mis en évidence par la CAH (Fig. 14). Le groupe A regroupe des stations avec un ratio COP/Chl *a* élevé (globalement > 400) alors que les stations du groupe B ont un ratio nettement plus faible (de 200 à 400). Le ratio COP/Chl *a* révèle la part de la matière détritique et de la matière fraîche dans le pool de matière organique du sédiment (Cifuentes *et al.*, 1988). Lorsqu'il est inférieur à 200, la matière organique est composée en majorité de matière organique fraîche.

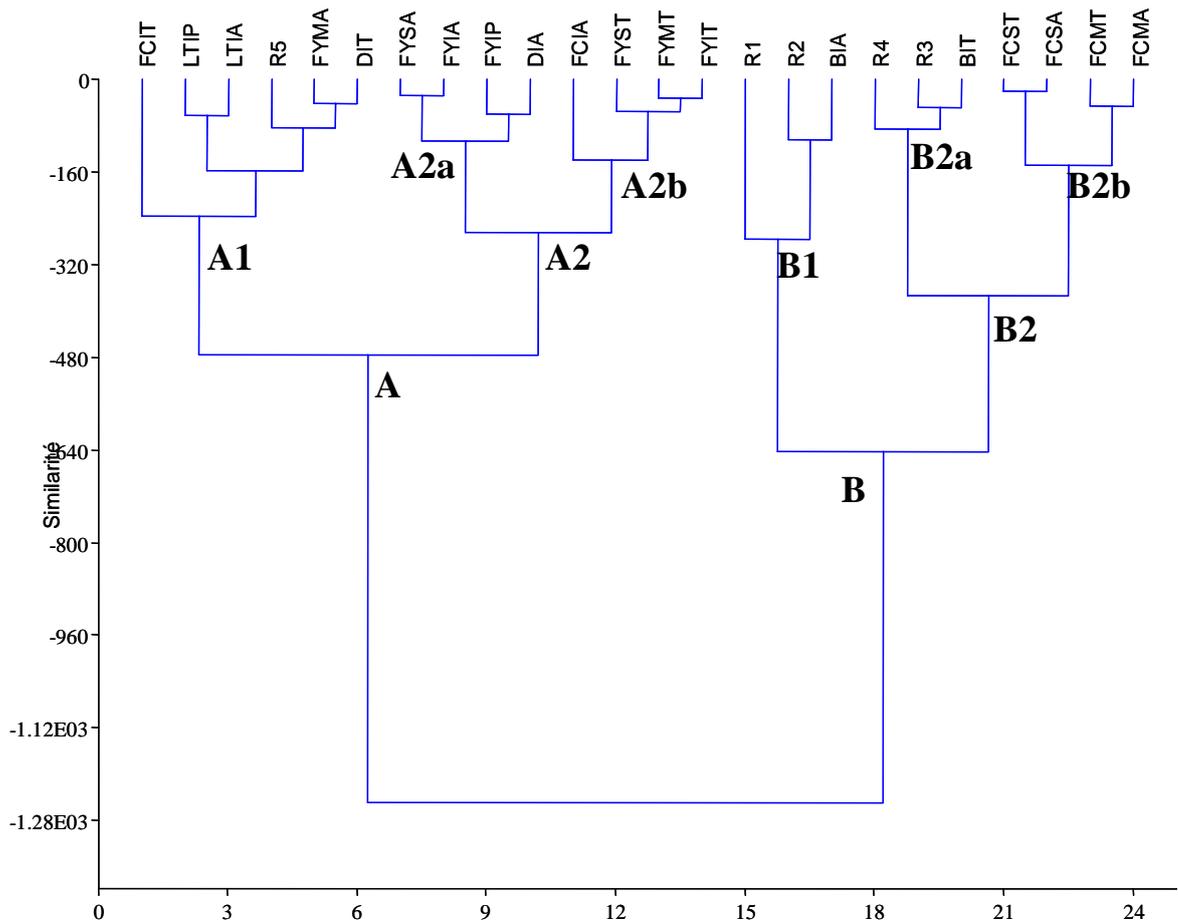


Figure 14 : Regroupement des stations en fonction de leurs paramètres environnementaux par classification ascendante hiérarchique selon la distance euclidienne et la méthode d'amalgamation de Ward.

Les stations du groupe A peuvent être séparées en deux groupes. Le sous-groupe A1 regroupe les stations FCIT, LTIP, LTIA, R5, FYMA et DIT et le sous-groupe A2 FYSA, FYIA, FYIP, DIA, FCIA, FYST, FYMT et FYIA. Dans ces deux sous-groupes, les teneurs en matières organiques du sédiment sont élevées, mais le sous-groupe A1 présente des teneurs inférieures à 8 % au contraire du sous-groupe A2. Ces teneurs sont équivalentes à celles mesurées dans les sédiments sous-jacents aux filières mytilicoles (Hartstein & Rowden, 2004 ; Hartstein & Stevens, 2005 ; Miron *et al.*, 2005 ; da Costa & Nalesso, 2006). Les sites des stations de cultures d'huîtres à plat (LTIP, LTIA et FYIP) se distinguent dans les deux sous-groupes par des teneurs en matières organiques plus faibles que les autres stations (environ 3-4%), valeurs qui sont équivalentes à celles relevées par Nugues *et al.* (1996) et Mallet *et al.*

(2006) dans leurs études dans des sédiments de sites ostréicoles. La méthode de culture à plat est ainsi une méthode qui enrichit moins le sédiment en matière organique comparé à la méthode de culture sur table. Les teneurs en chlorophylle *a* sont équivalentes à celles trouvées dans des études antérieures dans les pertuis charentais (Cariou-Le Gall, 1995 ; Vouvé, 2000 ; Blanchard *et al.*, 2001) mais inférieures à celles relevées dans notre étude à long terme sur le site Rivedoux (Partie 2. Chapitre 1. Paramètres environnementaux). Plusieurs études (Cognié & Barillé, 1999 ; Méléder *et al.*, 2003) précisent pourtant que la présence de cultures ostréicoles favorise le développement des microalgues, par la production de biodépôts. Les propriétés hydrodynamiques et hypsométriques de chaque station vont favoriser plus ou moins ce développement. Par exemple à Fouras-Charente, les teneurs en chlorophylle *a* sont plus importantes en haut de l'estran que plus bas. Plusieurs études ont montré que le niveau hypsométrique est un facteur influant sur les teneurs en chlorophylle *a*, les niveaux tidaux plus élevés bénéficiant d'un temps d'exondation et donc d'exposition à la lumière plus important (Brotas *et al.*, 1995 ; Méléder *et al.*, 2003). Les teneurs en chlorophylle *a* sont aussi plus élevées dans les sites les plus « ouverts ». Rivedoux, Fouras-Charente et Bellevue sont les sites les moins confinés et les plus exposés aux conditions de salinité océanique. Or, une salinité plus forte est un paramètre favorisant le développement du microphytobenthos (Brotas *et al.*, 1995). Les stations regroupées dans le groupe A sont les stations les plus confinées et aussi les moins productives en chlorophylle *a*. Les stations des parcs à plat même si elles ne sont pas situées dans un milieu confiné, ne bénéficient pas des mêmes accumulations en biodépôts que les autres sites (Martin *et al.*, 1989), expliquant les plus faibles teneurs en chlorophylle *a*. Les valeurs de Eh sont négatives pour toutes les stations du groupe A excepté dans les sédiments des parcs à plat de Fouras-Yves, dans la zone hors parc Les Traires et dans les allées ostréicoles de Daire. Une forte teneur en matière organique favorise la demande en oxygène et l'anoxie du sédiment (Sornin *et al.*, 1983). La méthode à plat se révèle ici la moins

dégradante pour le milieu. Le fait que le sédiment soit moins anoxique dans les allées de Daire indique que les effets de l'ostréiculture sont spatialement limités en fonction de l'hydrodynamisme du site (Hartstein & Rowden, 2004). Ainsi, la station à plat de Fouras-Yves a des sédiments oxygènes alors que la station à plat Les Traires a des sédiments anoxiques.

Les stations du groupe B sont les stations des sites les plus ouverts aux conditions océaniques. Les valeurs de COP/Chl *a* indiquent que la part de la matière fraîche est plus importante que la part de la matière détritique dans le pool de matière organique du sédiment. Les stations du groupe B1 (Rivedoux 1, Rivedoux 2 et Bellevue allée ostréicole) possèdent un ratio COP:Chl *a* moyen inférieur à 200 ou proche. Cela indique que la matière organique est essentiellement fraîche. La station Rivedoux 1 est située hors des parcs ostréicoles, la station Rivedoux 2 à l'entrée de la zone ostréicole de Rivedoux et la station de BA dans une allée entre les tables à Bellevue. Ces stations sont donc modérément influencées par les cultures d'huîtres. Ces milieux sont peu dégradés, et les valeurs plutôt positives de Eh corroborent ce résultat. La production en chlorophylle *a* y est plus importante comparée aux autres sites des pertuis. Les teneurs en matière organique sont faibles et proches de celles trouvées par Vouvé (2000). La granulométrie des stations R1 et B1A est plus grossière que pour la station Rivedoux 2. Les stations Rivedoux 1 et Bellevue allée ostréicole ne sont pas sous l'influence directe des biodépôts des huîtres qui enrichissent en particules fines les sédiments sous-jacents (Sornin, 1984). Les stations du groupe B2 possèdent des teneurs en chlorophylle *a* aussi élevées que celles du groupe B1. Ces valeurs sont proches de celles trouvées par Blanchard *et al.* (2001). Elles sont supérieures à celles trouvées dans les sédiments des stations du groupe A. Les stations du groupes B sont plus soumises à l'influence océanique favorisant le développement des microalgues (Brotas *et al.*, 1995 ; Méléder *et al.*, 2003) comme le font aussi les biodépôts ostréicoles (Cognié & Barillé, 1999). Les teneurs en

carbone organique particulaire et en azote organique particulaire sont ici plus élevées dans le groupe B2 par rapport au groupe B1 marquant bien les effets des biodépôts. Les teneurs en matière organique sont fortes, augmentant la demande en oxygène (Sornin *et al.*, 1983) et diminuant ainsi le Eh dans les sédiments de ces stations. Dans le groupe B2b seules les stations des plus hauts niveaux tidaux de Fouras sont regroupées. Les stations du plus bas niveau sont dans le groupe A. La production algale est favorisée sur les plus hauts niveaux de l'estran par un temps d'exposition à la lumière plus long. La part du matériel frais est donc plus importante dans les niveaux tidaux plus élevés comme cela est observé pour le site Fouras-Charente. La même distribution n'est pas observée à Fouras-Yves, indiquant que le confinement d'un site est un paramètre important à prendre en compte lors de l'interprétation de ces paramètres.

La représentation duale des compositions isotopiques en carbone et en azote de la matière organique sédimentaire est représentée en Figure 15. L'utilisation du $\delta^{15}\text{N}$ pour déterminer les sources de matières organiques étant limitée pour l'interprétation des résultats, le $\delta^{13}\text{C}$ a été utilisé principalement (Lajtha & Michener, 1994). La station témoin de Rivedoux témoin (R1) en rouge se détache. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ révèlent les différentes sources possibles de matière organique comme le phytoplancton néritique du pertuis breton ($\delta^{13}\text{C} = -21\text{‰}$) dont les blooms ont lieu au printemps ou le plancton estuarien de la baie de l'Aiguillon à l'automne, le microphytobenthos ($\delta^{13}\text{C} = -16\text{‰}$) et les herbiers à zostères ($\delta^{13}\text{C} = -11\text{‰}$) (Riera *et al.*, 1999 ; Richard *et al.*, 2001 ; Malet, 2005). Comme cela a été vu pour la station Rivedoux 1, le microphytobenthos et le phytoplancton néritique (pertuis Breton et d'Antioche) peuvent être des sources de matière organique dans les sédiments des stations Rivedoux 2 (R2) et Bellevue allée (BIA) (en orange), Bellevue table (BIT), Les Traires (LTIP et LTIA) (en vert) et des autres stations (en bleu). La signature isotopique de ces sédiments confirme qu'ils peuvent aussi être alimentés en matière organique par les fécès des huîtres

(Feuillet-Girard *et al.*, 1994 ; Riera *et al.*, 1996 ; Kang *et al.*, 1999 ; Malet, 2005). La matière organique particulaire estuarienne provenant du fleuve Charente peut aussi être une source dans les sédiments de Fouras-Charente.

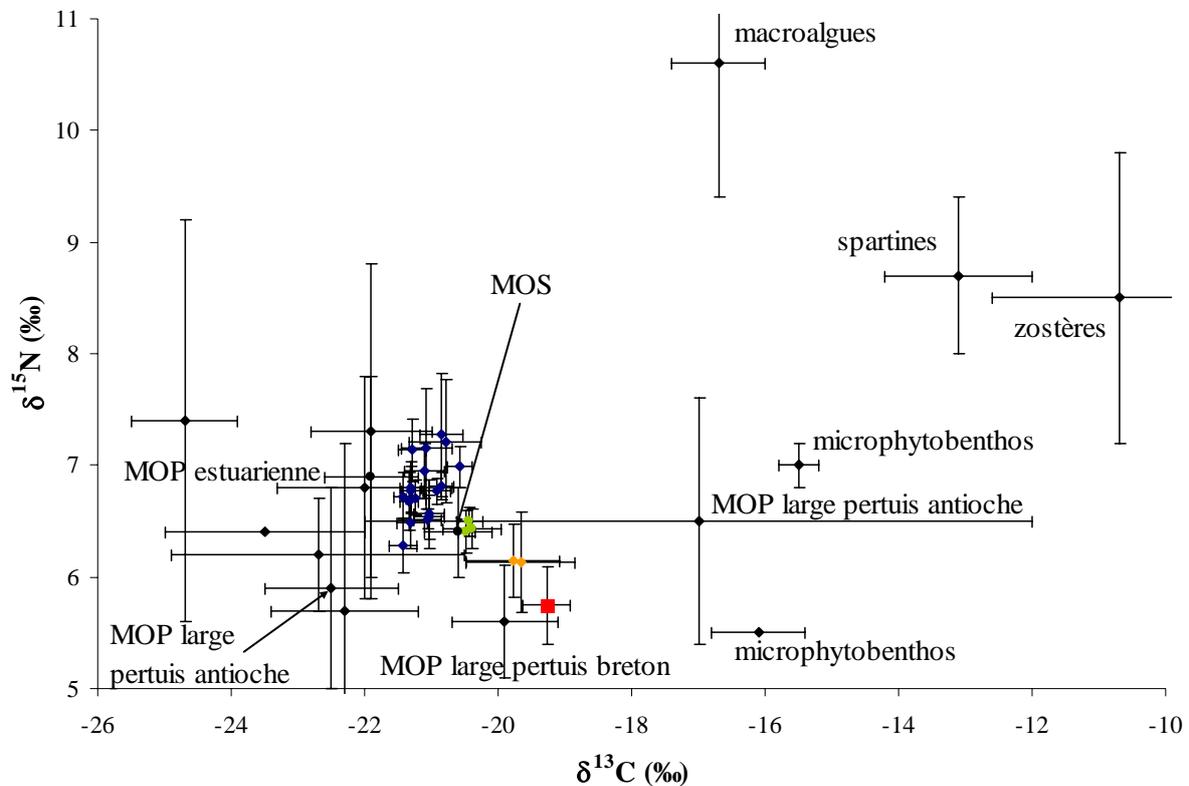


Figure 15 : Composition isotopique en carbone et en azote du 1^{er} cm des sédiments des stations d'études (cette étude) au cours de l'année 2004 et des sources de matières organiques dans les pertuis charentais (MOP large pertuis antioche et breton, MOS (matière organique du sédiment), MOP estuarienne, microphytobenthos, zostères, spartines et macroalgues) (Riera *et al.*, 1999 ; Richard *et al.*, 2001 ; Malet, 2005). (rouge : Rivedoux 1 ; rouge orange : Rivedoux 2 ; orange et Bellevue allée vert : Bellevue table, Les Traires parc et Les Traire hors parcs ; bleu : les autres stations).

Selon le $\delta^{15}\text{N}$, un gradient est mis en évidence entre les stations témoins et celles des parcs sur table ou à plat. Même s'il est difficile d'interpréter les résultats à partir du seul $\delta^{15}\text{N}$ (Lajtha & Michener, 1994), ce gradient est cohérent avec un impact de plus en plus accentué des cultures ostréicoles qui enrichissent le sédiment en composés azotés provenant des fèces d'un consommateur primaire comme l'huître. Non seulement, des teneurs plus fortes en azote organique particulaire mais de plus, un enrichissement en ^{15}N sont attendus entre les sources primaires et les rejets issus d'un consommateur primaire, du fait de l'enrichissement trophique

en ^{15}N entre le consommateur et ses ressources (DeNiro & Epstein, 1981 ; Macko *et al.*, 1982 ; Malet, 2005). L'écart modéré entre ces stations, environ + 1 à + 1,5 ‰, suggère aussi un fort mélange entre des fécès (digérés et donc enrichis en ^{15}N) et des pseudofécès ou dépôts naturels (non digérés).

**Chapitre 7. Les assemblages de la macrofaune
benthique dans les sédiments des sites
ostréicoles des pertuis charentais**

1. Résultats

1.1. Richesse spécifique

Au total, environ 80 espèces de la macrofaune sur un total d'environ 1000 dans les pertuis charentais ont été observées dans les sédiments intertidaux des stations d'études. La station R1 de Rivedoux est celle dont la richesse spécifique totale est la plus élevée avec 44 espèces et les stations BIT et BIA de Bellevue sont celles dont la richesse spécifique totale est la plus faible avec respectivement 7 et 6 espèces observées (Fig. 1). Le nombre d'espèces diminue du nord au sud des pertuis charentais, de la station de Rivedoux à la station de Daire (Partie 1. Matériel et Méthodes Fig. 1)

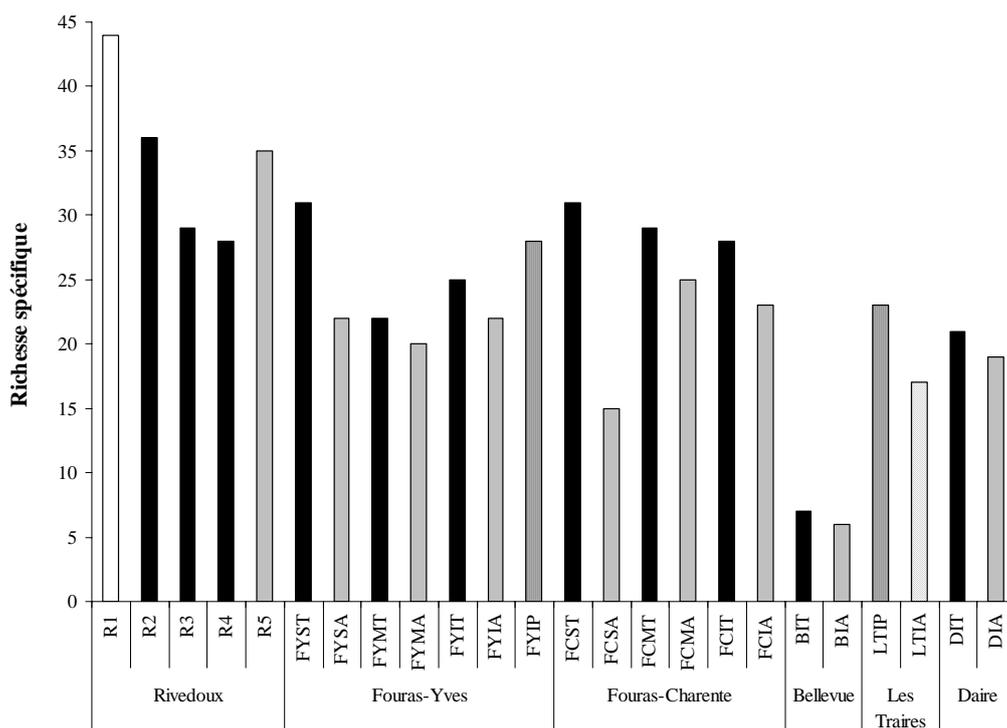


Figure 1 : Richesse spécifique totale dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais.

Les assemblages sont composés en majorité d'espèces d'annélides (jusqu'à 100 % pour la station BIA de Bellevue). Dans les stations R1 de Rivedoux, FYST et FYSA de Fouras-Yves, FCMT et FCMA de Fouras-Charente et DIA de Daire, les assemblages

contiennent environ 50 % d'annélides (Fig. 2). Les assemblages des stations R1 de Rivedoux, LTIP et LTIA de Les Traires et DIT et DIA de Daire possèdent les plus fortes proportions d'arthropodes (20-30 %). Enfin, les stations FYST, FYSA et FYIP de Fouras-Yves, les stations de Fouras-Charente et DIA de Daire contiennent proportionnellement plus d'espèces de mollusques que les assemblages des autres stations (20 %).

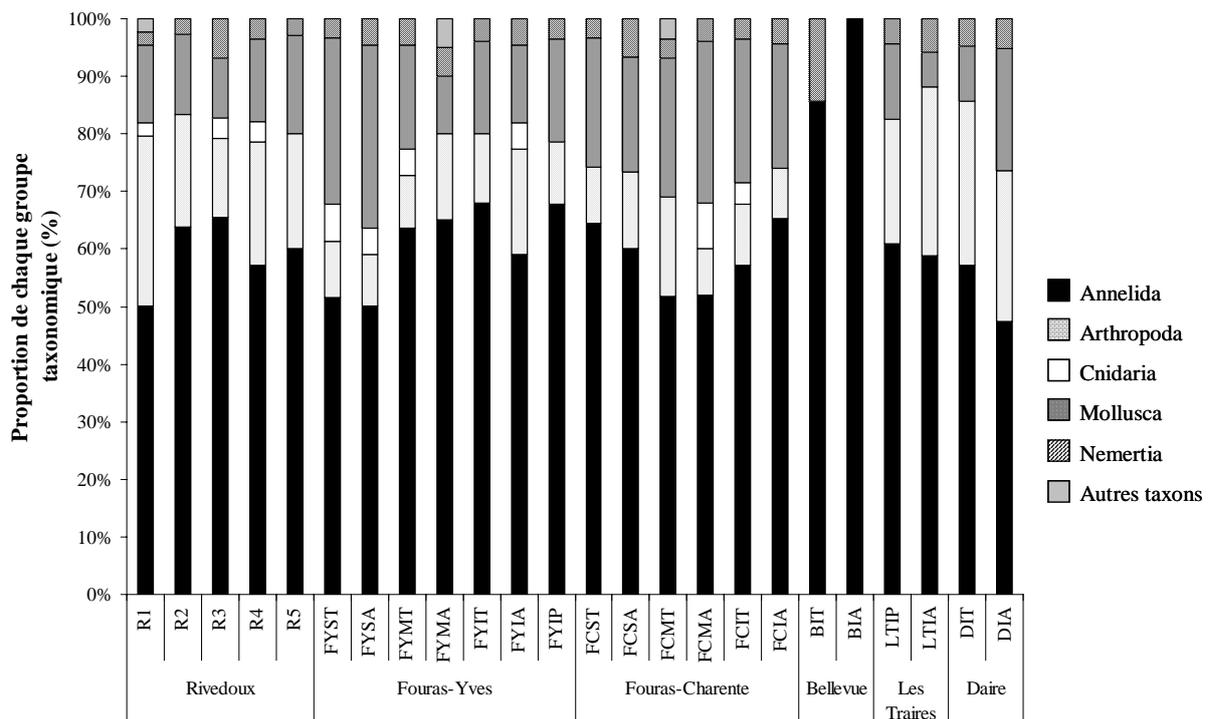


Figure 2 : Composition taxonomique des assemblages de la macrofaune dans les sédiments des stations des pertuis charentais.

Dans le tableau 2 sont présentées les espèces qui ont des abondances supérieures à 1 % des abondances totales. Les espèces observées appartiennent à tous les groupes écologiques. Toutefois, de nombreuses espèces des groupes écologiques III, IV et V (voir la définition de ces groupes écologiques dans la Partie 1. Matériel et méthodes Indice Biotiques) ont été observées avec des abondances supérieures à 5 % des abondances totales alors que peu d'espèces du groupe écologique I contribuent notablement aux abondances totales.

Tableau 2 : Liste des espèces composant plus de 1 % des effectifs totaux de chaque station des pertuis charentais et leur groupe écologique d'appartenance (d'après Borja, 2006) (case noire : abondance > 5 %, case grise : 1 % < abondance < 5 %).

Espèces	Abréviation	Groupes écologiques	Rivedoux					Fouras-Yves						Fouras-Charente				Bellevue		Les Traires		Daire					
			R1	R2	R3	R4	R5	FYST	FYSA	FYMT	FYMA	FYIT	FYIA	FYIP	FCST	FCSA	FCMT	FCMA	FCIT	FCIA	BIT	BIA	LTIP	LTIA	DIT	DIA	
<i>Ampithoe sp.</i>	Ampisp	EG I																									
<i>Aelidiella sanguinea</i>	Aelisan																										
<i>Ampeleca brevicornis</i>	Ampebre																										
<i>Ampharete acutifrons</i>	Amphacu																										
<i>Amphipholis squamata</i>	Amphsqu																										
<i>Cereus pedunculus</i>	Cereped																										
<i>Cyclope neritea</i>	Cyclner																										
<i>Euclymene oerstedii</i>	Euclner																										
<i>Leucothoe incisa</i>	Leucinc																										
<i>Nucula nitidosa</i>	Nucunit																										
<i>Palaemonidae sp. (larvae)</i>	Palasp																										
<i>Phylo foetida atlantica</i>	Phylfoe																										
<i>Pilumnus hirtellus</i>	Piluhir																										
<i>Rudipapes decussatus</i>	Rudidec																										
<i>Tellina tenuis</i>	Tellen																										
<i>Urothoe poseidonis</i>	Urothos																										
<i>Anthozoa sp.</i>	Anthsp		EG II																								
<i>Elminius modestus</i>	Elminmod																										
<i>Glycera capitata</i>	Glyccap																										
<i>Glycera unicornis</i>	Glycuni																										
<i>Hesione sp.</i>	Hesisp																										
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	Mesosla																										
<i>Nassarius nitidus</i>	Nassnit																										
<i>Nassarius pygmaeus</i>	Nasspyg																										
<i>Nassarius reticulatus</i>	Nassret																										
<i>Nephtys cirrosa</i>	Nephcir																										
<i>Nephtys histricis</i>	Nephhis																										
<i>Nephtys hombergii</i>	Nephhom																										
<i>Tubulanus polymorphus</i>	Tubupol																										
<i>Abra alba</i>	Abraalb	EG III																									
<i>Abra nitida</i>	Abranit																										
<i>Abra tenuis</i>	Abraten																										
<i>Aonides oxycephala</i>	Aonioxy																										
<i>Apseudes latreillii</i>	Apselat																										
<i>Cerastoderma edule</i>	Ceraedu																										
<i>Clymenura clypeata</i>	Clymcly																										
<i>Corophium volutator</i>	Corovol																										
<i>Eteone picta</i>	Eteopic																										
<i>Hediste diversicolor</i>	Hedidiv																										
<i>Mediomastus fragilis</i>	Medifra																										
<i>Melinna palmata</i>	Melipal																										
<i>Notomastus latericeus</i>	Notolat																										
<i>Pygospio elegans</i>	Pygoele																										
<i>Ruditapes philippinarum</i>	Rudiphi																										
<i>Spio decoratus</i>	Spiodec																										
<i>Streblospio shrubsolii</i>	Streshr																										
<i>Aphelocheata marioni</i>	Aphemar	EG IV																									
<i>Corbula gibba</i>	Corbgib																										
<i>Cossura pygodactylata</i>	Cosspyg																										
<i>Heteromastus filiformis</i>	Hetefil																										
<i>Pectinaria koreni</i>	Pectkor																										
<i>Polydora cornuta</i>	Polycor																										
<i>Prionospio malmgreni</i>	Priomal																										
<i>Pseudopolydora antennata</i>	Pseuant																										
<i>Pseudopolydora sp.</i>	Pseusp																										
<i>Tharyx multibranchiis</i>	Tharmul																										
<i>Capitella capitata</i>	Capicap	EG V																									
<i>Capitella minima</i>	Capimin																										
<i>Oligochaeta spp</i>	Oligosp																										
<i>Tubificoides benedii</i>	Tubiben																										

La richesse spécifique varie significativement suivant les saisons pour les stations de Rivedoux ($P < 0,001$), Fouras-Yves ($P = 0,009$) et Fouras-Charente ($P = 0,008$) contrairement aux stations de culture à plat de Fouras-Yves et Les Traires ($P = 0,453$) et de Daire ($P = 0,070$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Pour les stations où les différences sont significatives, la richesse spécifique augmente de mars à décembre (Fig. 3).

Sur le plan géographique, les variations sont significatives entre les différentes stations de Rivedoux ($P = 0,018$). Il n'y a pas de différences significatives entre les valeurs relevées sous les tables à huîtres ou dans les sédiments des allées pour les stations de Fouras-Yves ($P = 0,076$), et de Daire ($0,878$), et entre la station de culture à plat ($P = 0,420$) et la station hors parc Les Traire contrairement aux stations de Fouras-Charente ($P = 0,047$). La richesse spécifique est plus élevée pour la station R1 à Rivedoux et sous les tables ostréicoles pour les stations de Fouras-Charente.

Il n'y a pas d'effet significatif du niveau hypsométrique sur la richesse spécifique pour les stations de Fouras-Yves ($P = 0,860$) et Fouras-Charente ($P = 0,510$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, table/allée).

A niveau hypsométrique égal, il n'y a pas de différence significative entre les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente du médio-littoral supérieur ($P = 0,699$), moyen ($P = 0,261$) et inférieur ($P = 0,301$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, site, date, table/allée). Pour le niveau médio-littoral inférieur, les différences observées entre les richesses spécifiques des sédiments sous les tables ostréicoles des stations de Rivedoux, Fouras-Yves, Fouras-Charente et de Daire sont significatives ($P = 0,049$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station).

Pour les stations de Bellevue, les sédiments prélevés en septembre et décembre étaient azoïques. Aucune analyse statistique n'a été faite puisque seulement deux dates avaient des valeurs pour les différents paramètres.

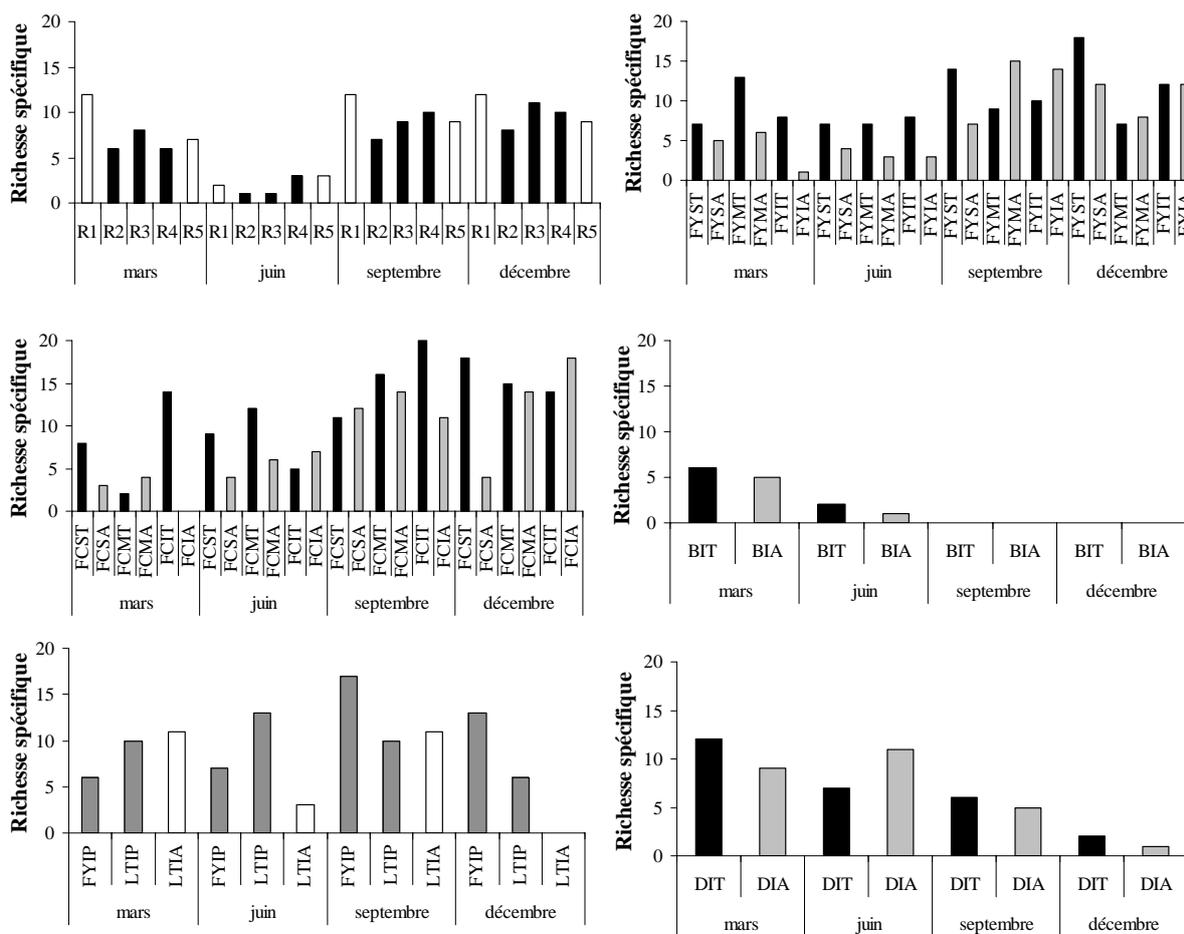


Figure 3 : Variations de la richesse spécifique totale dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais entre mars, juin, septembre et décembre 2004.

1.2. Abondance

Les variations d'abondance avec les saisons sont significatives pour les stations de Fouras-Yves ($P = 0,001$) et Fouras-Charente ($P = 0,008$) contrairement aux stations de Rivedoux ($P = 0,333$), de culture à plat de Fouras et Les Traires ($P = 0,330$) et de Daire ($P = 0,116$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée) (Fig. 4). Il n'y a pas de différence significative entre les stations situées sous les tables et dans les allées pour les stations de Rivedoux ($P = 0,209$), Fouras-Yves ($P = 0,129$), et Daire ($P = 0,100$) et entre les stations du parc de culture à plat et hors parc Les Traires et Fouras ($P = 0,734$) excepté pour les stations du site de Fouras-Charente ($P = 0,049$).

Il n'y a pas d'effet significatif du niveau hypsométrique sur l'abondance pour les stations de Fouras-Yves ($P = 0,486$) et Fouras-Charente ($P = 0,904$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, table/allée). A niveau hypsométrique égal, il n'y a pas de différence significative entre les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente, qu'il s'agisse du médio-littoral supérieur ($P = 0,616$), du médio-littoral moyen ($P = 0,922$) ou du médio-littoral inférieur ($P = 0,439$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, site, date, table/allée). Pour le niveau médio-littoral inférieur, les différences observées entre les abondances de la macrofaune des sédiments sous les tables à huîtres des stations de Rivedoux, Fouras-Yves, Fouras-Charente et de Daire ne sont pas significatives ($P = 0,190$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station).

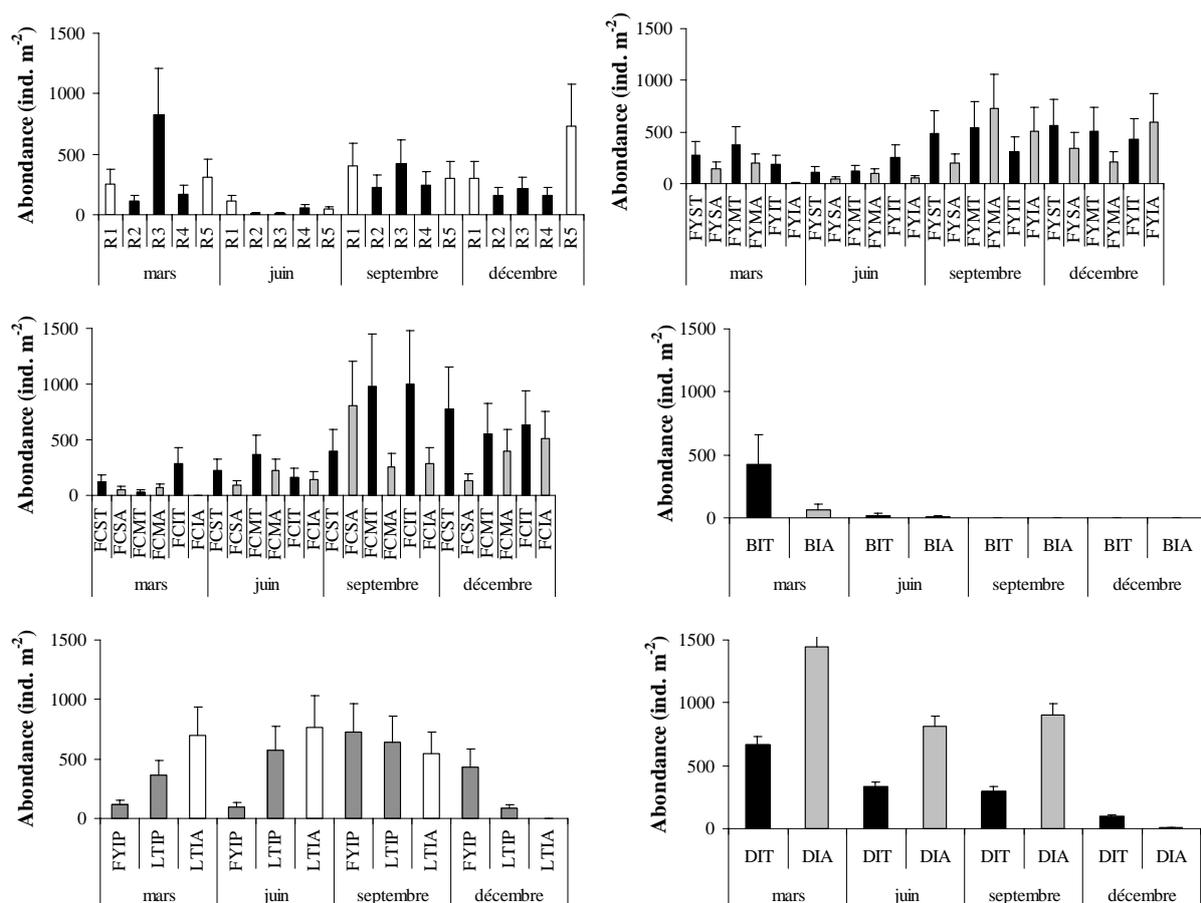


Figure 4 : Variations de l'abondance dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais entre mars, juin, septembre et décembre 2004.

1.3. Indice de Shannon

Les variations de l'indice de Shannon pour les assemblages des sédiments des stations suivies dans les pertuis charentais sont présentées dans la Figure 5.

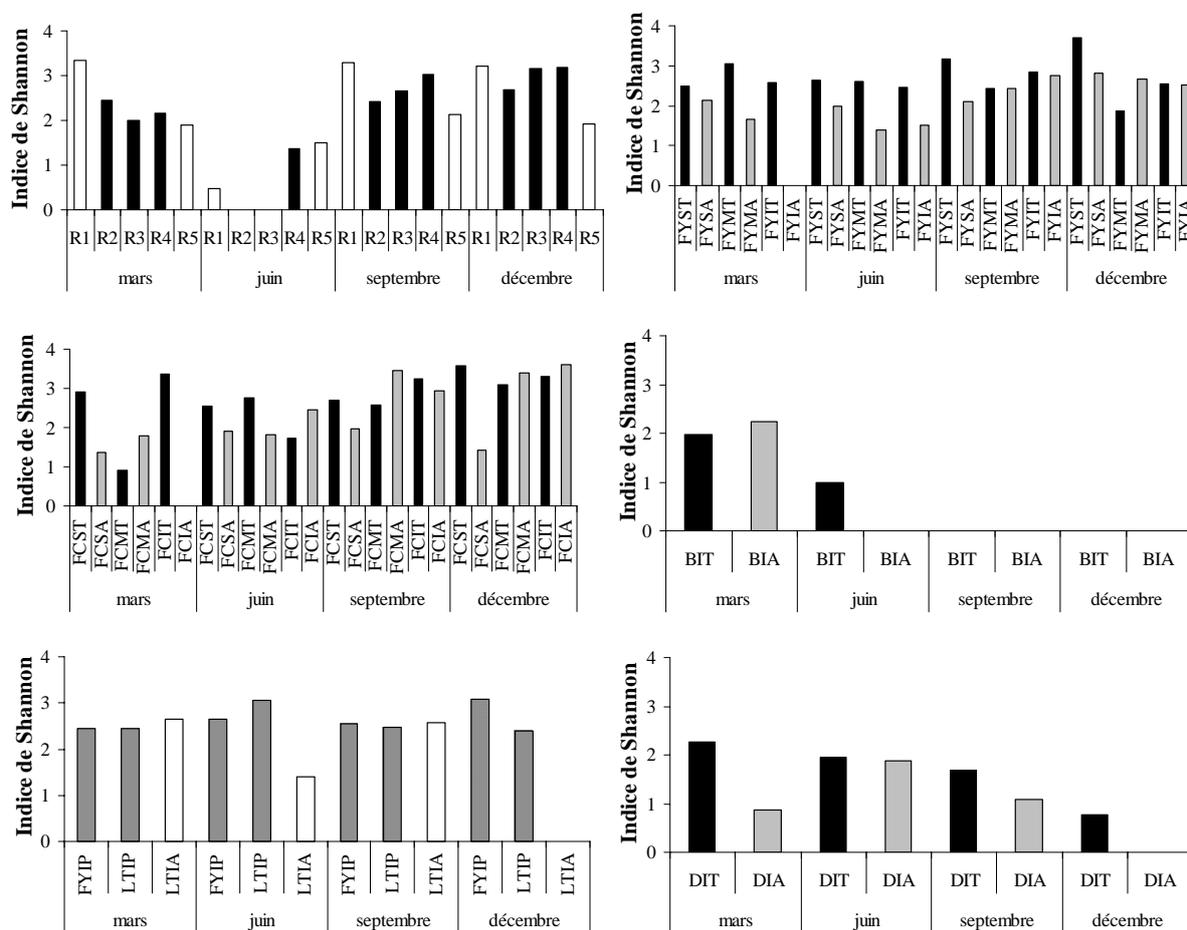


Figure 5 : Variations de l'indice de Shannon dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais entre mars, juin, septembre et décembre 2004.

Les variations saisonnières de l'indice de Shannon sont significatives pour les stations du site de Rivedoux ($P < 0,001$) contrairement aux stations des sites de Fouras-Yves ($P = 0,165$), Fouras-Charente ($P = 0,108$), culture à plat de Fouras et de Les Traires ($P = 0,716$) et Daire ($P = 0,092$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Les différences entre les stations sous les tables ostréicoles et dans les allées ne sont pas significatives pour les stations des sites de Rivedoux ($P = 0,053$), Fouras-Charente ($P = 0,174$), Daire ($P = 0,083$) et entre les stations de culture à plat et hors parc Les Traires ($P = 0,238$) au contraire des stations

du site de Fouras-Yves ($P = 0,018$). L'indice de Shannon ne varie pas significativement suivant le niveau hypsométrique pour les stations de Fouras-Yves ($P = 0,301$) et Fouras-Charente ($P = 0,829$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, table/allée). A niveau tidal égal, il n'y a pas de différence significative entre les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente du niveau médio-littoral supérieur ($P = 0,158$), du niveau médio-littoral moyen ($P = 0,538$) et du niveau médio-littoral inférieur ($P = 0,428$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, site, date, table/allée). Les différences entre les indices de Shannon des assemblages des sédiments sous les tables ostréicoles ne sont pas significatives ($P = 0,178$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station).

1.4. AMBI

Les variations saisonnières de l'indice AMBI sont significatives au cours de l'année 2004 pour les stations des sites de Rivedoux ($P = 0,010$) et Fouras-Yves ($P = 0,026$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, allée/table) (Fig. 6). Pour les stations des sites de Fouras-Charente, de culture à plat et de Daire, ces variations ne sont pas significatives ($P = 0,0177$, $P = 0,646$ et $P = 0,778$). Il n'y a pas de différence significative entre les sédiments sous les tables à huîtres et dans les allées pour les stations des sites de Fouras-Yves ($P = 0,361$), de Fouras-Charente ($P = 0,869$), de culture à plat ($P = 0,746$) et de Daire ($P = 0,845$) excepté pour les stations de sédiments de Rivedoux ($P = 0,006$) où l'indice AMBI est plus faible pour la station R1 comparée aux autres stations R2 à R5.

Le niveau hypsométrique n'a pas d'effet significatif sur la valeur de l'indice AMBI ($P = 0,261$ pour Fouras-Yves et $P = 0,514$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, station, niveau hypsométrique).

Au niveau médio-littoral supérieur, il n'y a pas de différence significative entre les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente ($P = 0,997$) comme au niveau médio-littoral

moyen ($P = 0,374$) et au niveau médio-littoral inférieur ($P = 0,142$). L'indice AMBI ne varie pas significativement entre les stations sous les tables ostréicoles de Fouras-Yves, Fouras-Charente, Daire et Rivedoux ($P = 0,940$) (ANOVA à 2 facteurs, date, station).

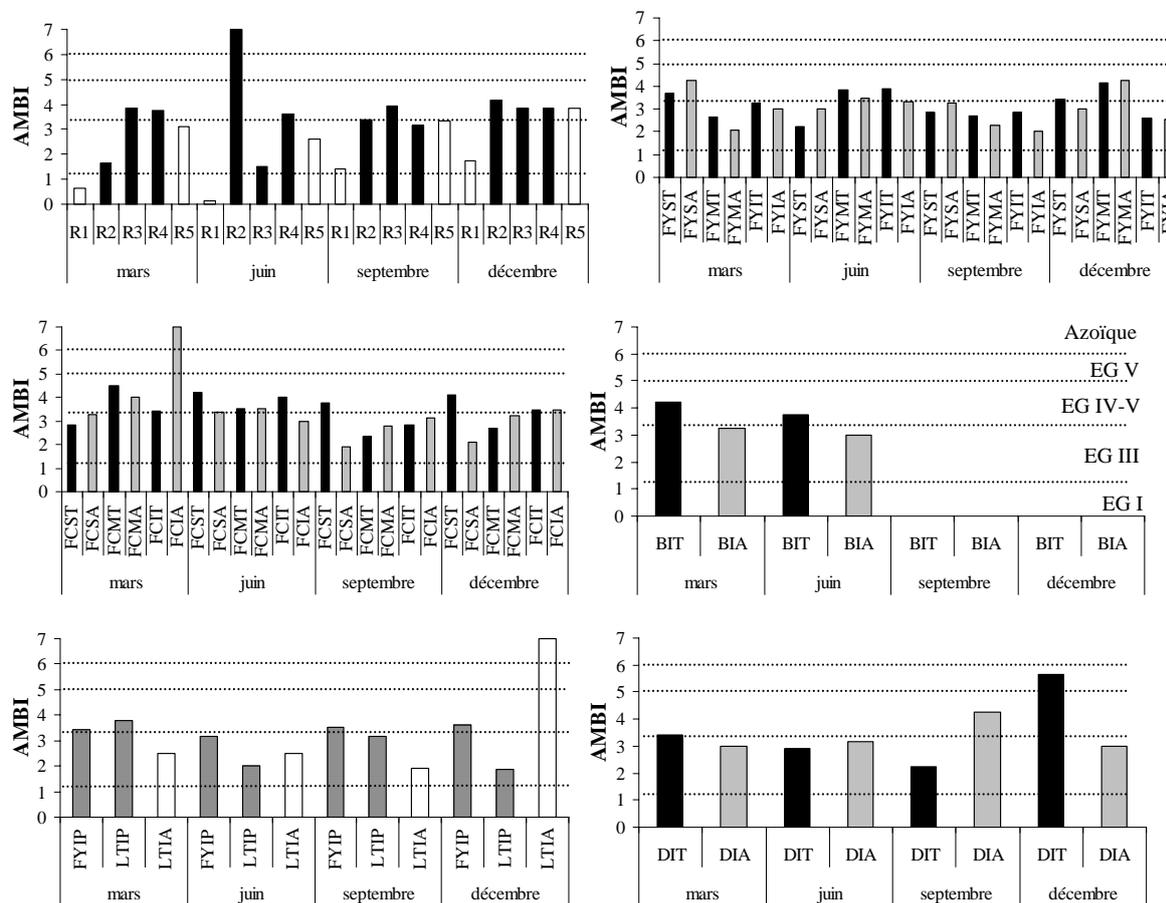


Figure 6 : Variations de l'indice AMBI dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais en mars, juin, septembre et décembre 2004 (groupe écologique (EG) dominant : $AMBI < 1,2$: EG I ; $1,2 < AMBI < 3,3$: EG III ; $3,3 < AMBI < 5,0$: EG IV-V ; $5,0 < AMBI < 6,0$: EG V et $6,0 < AMBI < 7,0$: azoïque) (Borja *et al.*, 2000 ; Muniz *et al.*, 2005 ; Muxika *et al.*, 2005).

1.5. M-AMBI

Les résultats des calculs de l'indice M-AMBI sont représentés dans la Figure 7.

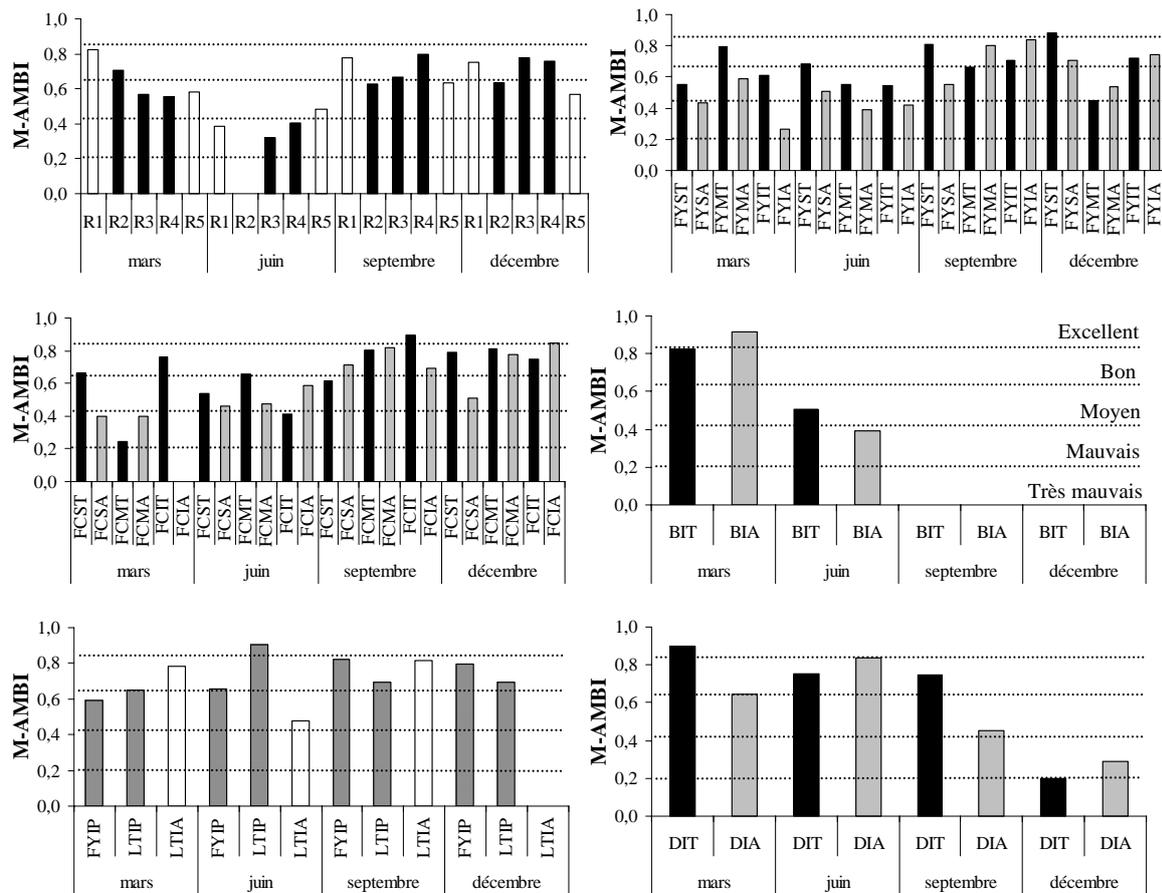


Figure 7 : Variations de l'indice M-AMBI dans les assemblages de la macrofaune des sédiments des stations des pertuis charentais en mars, juin, septembre et décembre 2004 (qualité écologique : $M-AMBI < 0,2$: très mauvais, $0,2 < M-AMBI < 0,41$: mauvais, $0,41 < M-AMBI < 0,62$: moyen, $0,62 < M-AMBI < 0,82$: bon et $0,82 < M-AMBI$: excellent) (d'après Muxika *et al.*, 2007).

Les variations saisonnières de l'indice M-AMBI sont significatives pour les stations des sites de Rivedoux ($P < 0,001$), de Fouras-Yves ($P = 0,020$) et de Fouras-Charente ($P = 0,023$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Pour ces stations, les valeurs sont globalement plus faibles en juillet et en mars comparée à septembre et décembre. Pour les stations des sites de culture à plat et de Daire, les variations saisonnières ne sont pas significatives ($P = 0,603$ et $P = 0,089$). Il n'y a pas de différence significative entre les indices M-AMBI calculés dans les sédiments sous les tables ostréicoles et dans les allées ($P = 0,284$ pour Rivedoux, $P = 0,053$ pour Fouras-Yves, $P = 0,196$ pour Fouras-Charente, $P = 0,443$ pour les sites de culture à plat et $P = 0,444$ pour Daire).

Le niveau hypsométrique n'a pas d'effet significatif sur l'indice M-AMBI calculé pour les sédiments des stations des sites de Fouras-Yves ($P = 0,718$) et Fouras-Charente ($P = 0,934$) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, allée/table, niveau hypsométrique).

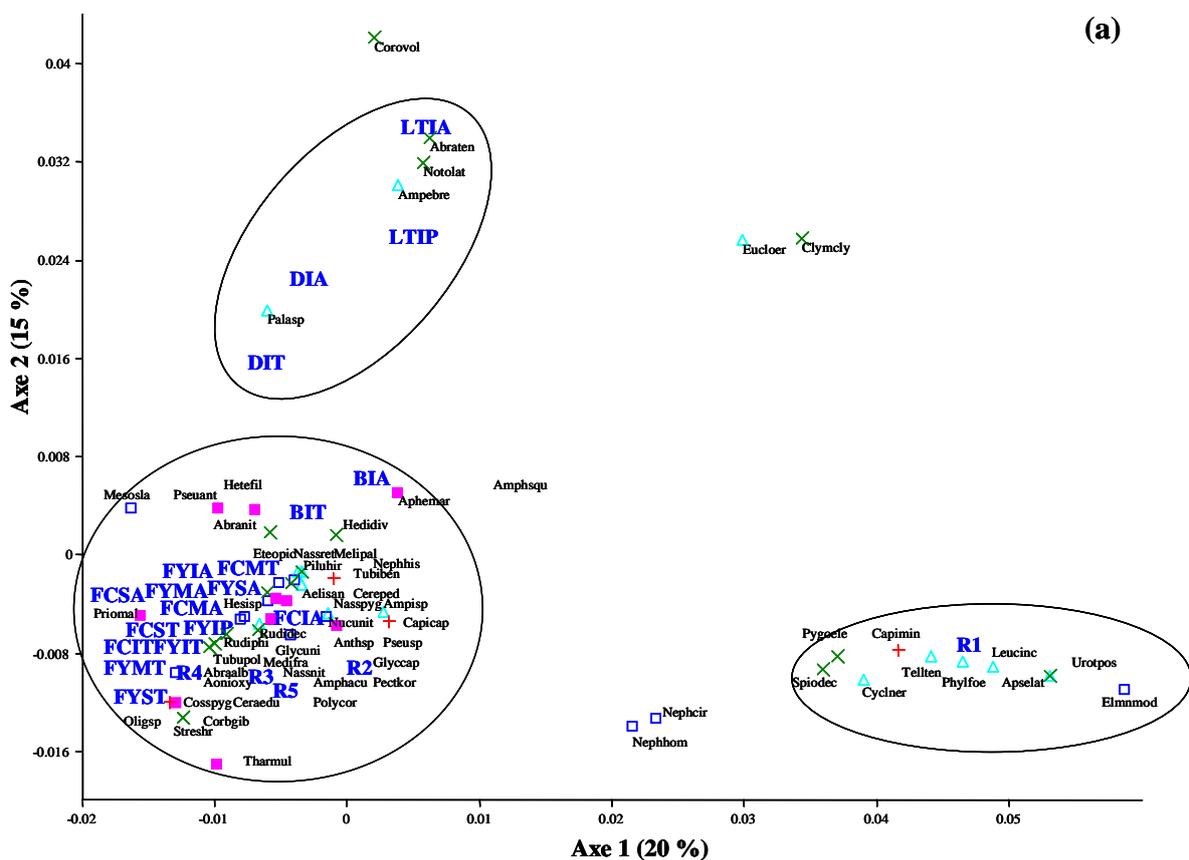
Il n'y a pas de différence significative entre les stations de Fouras-Yves et Fouras-Charente, à niveau hypsométrique égal ($P = 0,259$ pour le médio-littoral supérieur, $P = 0,649$ pour le médio-littoral moyen et $P = 0,997$ pour le médio-littoral inférieur) (ANOVA à 3 facteurs site, date, table/allée). L'indice M-AMBI calculé dans les sédiments sous les tables à huîtres au niveau médio-littoral inférieur n'est pas différent pour les stations de Rivedoux, Fouras-Yves, Fouras-Charente et Daire ($P = 0,751$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station).

Il n'y a pas de différence significative entre les stations de cultures sur table de Fouras, de Daire et les stations de culture à plat ($P = 0,348$ et $P = 0,611$ respectivement) (ANOVA à 2 facteurs, date, type de culture). L'indice M-AMBI est égal en moyenne à 0,72 (qualité écologique : Bonne) dans les parcs à plat alors qu'il est égal à 0,60 en moyenne (qualité écologique : moyenne) pour les stations de Rivedoux sous les tables ostréicoles.

1.6. Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée afin de caractériser la composition spécifique des assemblages d'espèces de chaque station sur un bilan annuel des abondances et en excluant les dates azoïques. Les espèces contribuant pour plus de 1 % des effectifs totaux ont été prises en compte dans l'analyse (Tableau 2) ce qui aboutit à une matrice de 59 espèces et 24 stations. Selon le descripteur abondance, le premier axe factoriel extrait 20 % de la variabilité du nuage de points, l'axe 2 en extrait 15 % et l'axe 3 11 % (Fig. 8).

Selon le plan factoriel 1-2 de l'AFC, les stations d'études sont discriminées en trois groupes distincts. La station R1 du site de Rivedoux, hors des parcs ostréicoles et de leurs effets, possède clairement un assemblage d'espèces différent des deux autres groupes. Il est composé de 5 espèces du groupe écologique I, 1 espèce du groupe écologique II et 3 espèces du groupe écologique III avec comme espèces dominantes *Tellina tenuis* da Costa, 1778, *Urothoe poseidonis* Reibish, 1854, *Cyclope neritea* (Linné, 1758) du groupe écologique I et *Elminius modestus* Darwin, 1854 du groupe écologique II, et en nombre moins important de quelques espèces du groupe écologique III (*Pygospio elegans* Claparède, 1863, *Apseudes latreillei* (Milne-Edwards, 1828) et *Spio decoratus* Bobretzki, 1870) (Tableau 2 et Fig. 8a).



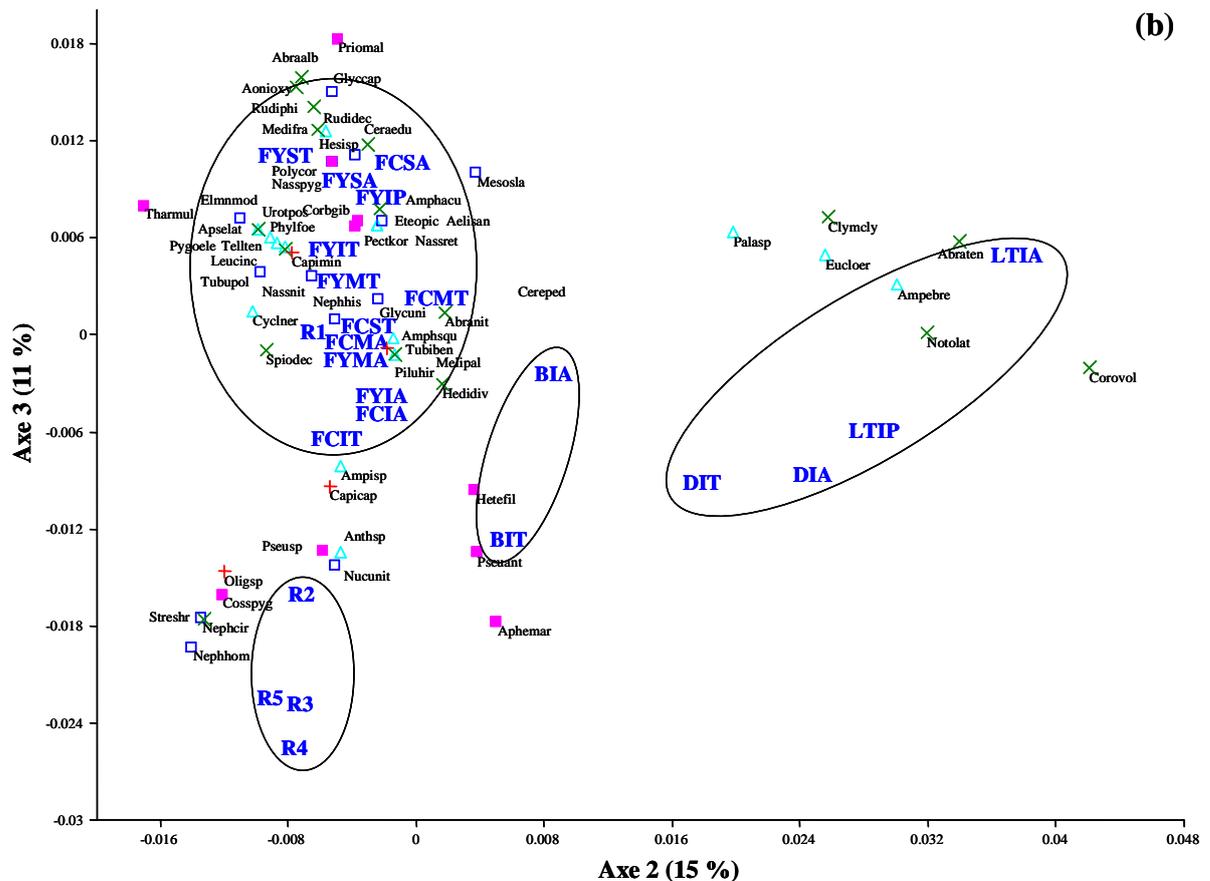


Figure 8 : Analyse factorielle des correspondances : projection bidimensionnelle des variables (Log_{10} (abondances totale) des espèces contribuant au moins à 1 % des effectifs totaux) croisées aux observations (stations) dans le plan factoriel 1-2 (a) et 2-3 (b) pour les stations étudiées dans les pertuis charentais (triangle bleu clair : espèce du groupe écologique EG I, carré bleu foncé : EG II, croix verte : EG III, carré rose : EG IV et croix rouge : EG V).

Le deuxième ensemble du plan factoriel 1-2 de l'AFC regroupe les stations R2 à R5 du site de Rivedoux, toutes les stations des deux sites de Fouras et les stations du site de Bellevue (Fig. 8a). Cet ensemble est séparé dans le plan factoriel 2-3 en trois-sous groupes avec les stations de Fouras, les stations de Bellevue et les stations R2 à R5 du site de Rivedoux (Fig. 8b). Les espèces *Nephtys cirrosa* Ehlers, 1868 et *N. hombergii* Savigny, 1818 du groupe écologique II, *Streblospio shrubsolii* (Buchanan, 1890) du groupe écologique III, *Aphelochaeta marioni* (de Saint Joseph, 1894), *Cossura pygodactylata* Jones, 1956 (EG IV), *Pseudopolydora antennata* (Claparède, 1858), *Tharyx multibranchiis* (Grube, 1863) du groupe écologique IV, *Oligochaeta* sp. du groupe écologique V sont les espèces dominantes

dans les stations du site de Rivedoux. Les espèces dominantes dans les sites de Fouras sont différentes de celles du site de Rivedoux. Ce sont *Mesopodopsis slabberi* (van Beneden, 1861) et *N. hystricis* McIntosh, 1900 du groupe écologique II, *Prionospio malmgreni* Claparède, 1870 et *T. multibranchiis* du groupe écologique IV. Il faut rajouter *S. shrubsolii* du groupe écologique III, *A. marioni* et *P. antennata* du groupe écologique IV. Le site de Bellevue est composé d'espèces présentes à la fois à Rivedoux (*A. marioni* et *P. antennata*) et à Fouras (*P. malmgreni*). L'espèce *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864) du groupe écologique IV est aussi dominante dans les sédiments des stations du site de Bellevue.

Le troisième ensemble de stations regroupées dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC (Fig. 8a) est composé des stations de Daire et de Les Traires. Ces stations sont caractérisées dans les plans factoriels 1-2 et 2-3 de l'AFC d'espèces des groupes écologiques I, II et III en majorité et de quelques espèces des groupes écologiques IV et V. Les espèces observées sont *Palaemonidae* sp. du groupe écologique I, *Mesopodopsis slabberi* du groupe écologique II, *Corophium volutator* (Pallas, 1766) du groupe écologique III pour les deux sites, *Aphelochaeta marioni*, *Heteromastus filiformis* et *Pseudopolydora antennata* du groupe écologique IV pour la station située sous les tables à Daire et dans le parc à plat à Les Traires, *Oligochaeta* spp. (EG V) pour les sédiments sous les tables à huîtres de Daire, *Euclymene oerstedii* (Claparède, 1863) du groupe écologique I, *Aonides oxycephala* (Sars, 1862), *Clymenura clypeata* (de Saint-Joseph, 1894), *Notomastus latericeus* M. Sars, 1851 et *Streblospio shrubsolii* du groupe écologique III dans les sédiments de Les Traires. Dans les sédiments de Les Traires, l'espèce *Ampelisca brevicornis* (Costa, 1853) du groupe écologique I a aussi été observée en mars 2004.

2. Discussion

2.1. Station témoin de Rivedoux (R1)

La station témoin de Rivedoux (R1) est celle qui regroupe la plus grande diversité d'espèces de la macrofaune. La présence d'*U. poseidonis* et d'espèces des groupes écologiques I et II met en évidence la bonne qualité du milieu sédimentaire de la station témoin de Rivedoux. Le groupe des amphipodes auquel appartient l'espèce *U. poseidonis* est sensible aux apports de polluants, aux perturbations ou à l'enrichissement des sédiments en matière organique (Gesteira & Dauvin, 2000 ; Pohle *et al.*, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Dauvin & Ruellet, 2007). Les taux de matière organique sont aussi les plus faibles parmi ceux observés dans toutes les stations suivies dans les pertuis charentais. Le potentiel d'oxydo-réduction met aussi en évidence une meilleure oxygénation du sédiment de la station R1 de Rivedoux comparée aux autres stations. La présence d'espèces du groupe écologique III caractérise normalement un début d'état perturbé d'un milieu (Hily, 1983, 1984 ; Hily *et al.*, 1986 ; Borja *et al.*, 2000 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Grall *et al.*, 2003). Toutefois, Sanz-Lazaro & Marin (sous presse), dans leur étude des assemblages de la macrofaune des sédiments sous-jacents à des cages piscicoles, rapportent que l'espèce *A. latreillii* est observée dans leur site de référence et dans les sédiments des sites où la pisciculture a cessé. Ainsi, cette espèce qui appartient au groupe écologique III ne semble pas caractériser des sites perturbés puisqu'elle peut se développer dans des sites de bonne qualité écologique comme le site R1 de Rivedoux. L'espèce *Pygospio elegans* (groupe écologique III) est aussi une espèce majoritaire dans les sédiments de la station R1 au contraire des autres stations de Rivedoux. Cette observation est en accord avec le fait qu'une sédimentation excessive diminue la survie de cette espèce (Nugues *et al.*, 1996), la sédimentation excessive sous les cultures ostréicoles (Hayakawa *et al.*, 2001 ; Kaiser, 2001) limitant ainsi son implantation dans ces zones au

contraire du site R1 de Rivedoux. L'indice AMBI moyen calculé ($AMBI_{moy} = 0,9$) pour les sédiments de la station R1 est le plus faible comparé aux autres stations suivies dans les pertuis charentais. Il est similaire à ceux calculés dans d'autres sites européens non soumis à une source de perturbation ou de pollution (Muxika *et al.*, 2005 ; Reiss & Kröncke, 2005 ; Simboura & Reizopoulou, sous presse). Muxika *et al.* (2005) précisent même qu'une station proche d'une source de pollution peut ne pas être soumise à des perturbations si l'hydrodynamisme du site favorise la dispersion dans une direction opposée à cette station. L'hydrodynamisme du site de Rivedoux favorise la dispersion des biodépôts des stations R2 vers R5 plutôt que vers la station R1. Muniz *et al.* (2005) indiquent aussi que dans les sites composés de sédiments sableux, l'indice AMBI est plus faible comme cela a aussi été observé pour la station de témoin de Rivedoux (R1).

2.2. Sites soumis à la culture sur table (excepté Daire)

Le plan factoriel 1-2 oppose les stations sous les effets des tables ostréicoles aux autres, alors que le plan factoriel 2-3 distingue les stations de Fouras plus confinées dans les pertuis aux stations des milieux plus ouverts de Bellevue et de Rivedoux. La richesse spécifique est plus faible sous les tables ostréicoles comparées au site R1 de Rivedoux situé hors des parcs à huîtres. Cette diminution de la richesse spécifique est conforme à ce qu'indiquent Nugues *et al.* (1996) et Castel *et al.* (1989) dans des sites ostréicoles intertidaux au contraire de De Grave *et al.* (1998) qui ne détectent aucun effet de l'ostréiculture sur la richesse spécifique des assemblages de la macrofaune. Une majorité d'espèces des groupes écologiques III, IV et V est regroupé autour de ces stations. Ces groupes d'espèces sont caractéristiques de milieux perturbés (groupe écologique III) et soumis à une source de pollution (groupes écologiques IV et V) (Hily, 1983, 1984 ; Hily *et al.*, 1986 ; Grall & Glémarec, 1997 ; Borja *et al.*, 2000 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Grall *et al.*, 2003). La

position plus ou moins confinée des stations d'études, plus ou moins exposées aux conditions océaniques, va favoriser tel ou tel cortège d'espèces (Hily, 1976). Au nord des pertuis charentais, les nephtiidés *N. cirrosa* et *N. hombergii* sont observés au contraire du sud des pertuis où l'espèce *N. hystricis* remplace *N. hombergii* et *N. cirrosa*. Les polychètes *Aphelochaeta marioni* et *P. antennata* sont observés principalement dans les milieux ouverts de Rivedoux, Fouras-Charente et Bellevue comme le précisent aussi Lardicci *et al.* (2001). *Prionospio malmgreni* se trouve dans les stations du sud des pertuis charentais, *S. shrubsolii* dans les stations soumises à des apports estuariens (Drake & Arias, 1997) à Fouras-Charente et Rivedoux, *M. slabberi* est caractéristique des sites de Fouras et *H. filiformis* caractérise la position plus océanique du site de Bellevue. Ainsi, la position géographique des sites dans les pertuis influe sur les espèces observées dans les sédiments dans les zones ostréicoles (Lardicci *et al.*, 2001) sans modifier la proportion des groupes écologiques. Les espèces de polychètes opportunistes (*Cirratulidae*, *Capitellidae*, *Spionidae*) observées dans les sédiments de ces stations sont caractéristiques d'un milieu perturbé enrichi en matière organique (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Hily *et al.*, 1986 ; Ros & Cardell, 1991 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Rosenberg, 2001 ; Samuelson, 2001 ; Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Hartstein & Rowden, 2004 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Sanz-Lazaro & Marin, sous presse). Ces espèces sont couramment observées dans les sédiments sous-jacents aux cultures ostréicoles (Nugues *et al.*, 1996 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Mallet *et al.*, 2006), mytilicoles (Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Hartstein & Rowden, 2004) et piscicoles (Drake & Arias, 1997 ; Mazzola *et al.*, 2000 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006). Ainsi, l'enrichissement en matière organique dans les zones ostréicoles favorise les espèces opportunistes telles que certains annélides polychètes. L'indice AMBI calculé dans ces stations est compris en moyenne entre 3,1 et 4. Ces valeurs caractérisent des milieux perturbés dominés par les groupes écologiques III, IV et V (Borja *et al.*, 2000 ; Borja *et al.*, 2003b ; Borja *et al.*, 2004a). Ces valeurs

moyennes sont similaires à celle observées dans des sites où les teneurs en matière organique sont fortes (Muniz *et al.*, 2005), sous les cages piscicoles (Muxika *et al.*, 2005), dans des déblais de forages pétroliers (Muxika *et al.*, 2005) et dans des sédiments soumis à des rejets industriels (Borja *et al.*, 2006). Les sédiments des zones ostréicoles subissent ainsi des changements d'arrangement d'espèces similaires aux autres sites soumis à l'aquaculture. La distribution des espèces benthiques est en relation avec les facteurs édaphiques et hydrodynamiques et l'apport en nutriments (Rosenberg, 2001). La station R5 de Rivedoux, hors des parcs ostréicoles, possède un assemblage d'espèces et un indice AMBI similaire à ceux des sites R2 à R4 situés dans la zone ostréicole. L'hydrodynamisme du site favorise une dispersion des biodépôts en direction de cette station et favorise des espèces de la macrofaune benthique caractérisant un milieu perturbé. Muxika *et al.* (2005) indiquent que l'hydrodynamisme joue un rôle important dans l'étendue géographique d'une pollution mais précisent aussi que cet impact est limité dans le cas de l'aquaculture. Ainsi, le fait que la richesse spécifique dans les sédiments de la station R5 de Rivedoux soit supérieure à celle des sédiments prélevés sous les tables ostréicoles indique que les effets des biodépôts sont modérés hors de la zone ostréicole de Rivedoux.

2.3. Site soumis à la culture à plat et site de Daire

Les espèces du genre *Ampelisca*, comme celle observée dans les sédiments des stations Les Traires au mois de mars 2004, montrent un haut niveau de sensibilité aux toxines dans le sédiment (Gesteira & Dauvin, 2000) et attestent d'une bonne qualité du sédiment dans ce site. La présence d'espèce d'amphipodes et/ou de cumacés dans les sédiments est un gage de bonne qualité écologique d'un milieu (Gesteira & Dauvin, 2000 ; Pohle *et al.*, 2001 ; Dauvin & Ruellet, 2007). La proportion des espèces opportunistes de polychètes synonymes d'un milieu perturbé (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Samuelson, 2001) est moins importante

dans les sédiments des stations de Daire et Les Traires. Des espèces moins tolérantes que celles des groupes écologiques IV et V et appartenant au groupe écologique III sont présentes en nombre dans ces sédiments, comme l'espèce *S. shrubsolii* (Drake & Arias, 1997). Les sédiments situés sous les tables à huîtres du site de Daire contiennent tout de même plus d'espèces opportunistes que les sédiments prélevés dans les parcs à plat des Traires. Ainsi, même si les effets sont moins importants dans ces deux sites, les assemblages sont aussi modifiés par l'ostréiculture. Les teneurs en matière organique mesurées dans ces deux sites sont ainsi plus faibles qu'à Fouras et Rivedoux mais toujours supérieures aux valeurs mesurées dans les sédiments de la station R1 de Rivedoux. L'indice AMBI calculé pour le site de Daire est en moyenne égal à 3 et compris entre 2 et 3 pour les sites de cultures à plat des Traires. La qualité écologique des sédiments de ces sites est meilleure comme le suggéraient déjà les conclusions issues de l'analyse des paramètres environnementaux (Partie 4. Les pertuis charentais Chapitre 1. Les paramètres environnementaux). Néanmoins, les parcs à plat de Les Traires se distinguent avec un indice AMBI calculé le plus faible parmi toutes les stations situées dans les zones ostréicoles des pertuis charentais. Cela suggère que la culture à plat perturbe moins et modifie moins l'environnement benthique que la culture sur tables. L'effet négatif des tables ostréicoles sur l'hydrodynamisme local favorise une sédimentation accrue des biodépôts, et provoque indirectement un enrichissement du sédiment en matière organique, une diminution de la quantité d'oxygène dissous dans le sédiment favorisant ainsi des espèces robustes, tolérantes et opportunistes. Au contraire, la culture à plat des huîtres stimule les transferts de la matière organique et les flux d'oxygène vers le sédiment (Nizzoli *et al.*, 2006), conditions moins stressantes pour la macrofaune benthique. Les mesures de Eh, indicateur de l'oxygénation du sédiment (Teasdale *et al.*, 1998), positives dans le site de Les Traires comparés aux autres sites cultivés, corroborent ces conclusions.

L'indice M-AMBI a aussi été calculé pour les différentes stations étudiées. Il ne met pas en évidence les différences observées avec la mesure des paramètres environnementaux, la composition faunistique, la richesse spécifique et l'indice AMBI. Les différences entre R1 et les stations des tables ostréicoles ne sont pas significatives. Un problème de calibration de l'indice vis à vis d'un état de référence peut être proposé pour expliquer ce résultat. L'indice AMBI semble au contraire adapté à une utilisation dans les sédiments des zones ostréicoles des pertuis charentais. Les variations saisonnières des paramètres environnementaux n'affectent pas la pertinence de l'indice comme l'ont montré d'autres études (Pereira *et al.*, 2004 ; Reiss & Kröncke, 2005). L'utilisation d'autres indices biotiques (IE2C, Bentix, BOPA, BQI) (Simboura & Zenetos, 1992 ; Grall & Glémarec, 2003 ; Rosenberg *et al.*, 2004 ; Dauvin & Ruellet, 2007) pourrait confirmer ou infirmer la pertinence de l'indice AMBI dans les sédiments intertidaux des pertuis charentais.

**Chapitre 8. Les assemblages de foraminifères
benthiques vivants dans les sites ostréicoles des
pertuis charentais**

1. Comparaison de la structure et de la variabilité saisonnière des assemblages de foraminifères benthiques vivants dans les parcs ostréicoles des pertuis charentais

1.1. Résultats

1.1.1. Richesse spécifique

La richesse spécifique totale dans les assemblages de foraminifères vivants dans les sédiments des 6 sites des pertuis charentais est comprise entre 9 pour la station du médiolittoral moyen de l'allée de Fouras-Charente (FCMA) et 20 pour les stations du médiolittoral inférieur hors parc Les Traires (LTIA) et du médiolittoral inférieur allée de Daire (DIA). Il n'y a pas de gradient nord/sud de richesse spécifique totale et les valeurs les plus faibles sont observées pour les stations des médiolittoraux moyens et inférieurs des sites de Fouras-Charente.

Au total, 16 espèces ont été considérées comme dominantes. Elles contribuent pour au moins 1 % des abondances totales en foraminifères vivants des sédiments des stations d'étude. Parmi ces espèces, deux constituent au moins 5 % des abondances des assemblages de foraminifères de toutes les stations, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926) et *Criboelphidium excavatum* (Terquem, 1875) (Tableau 2). *Brizalina striatula* (Cushman, 1922) contribue à plus de 5 % des abondances pour toutes les stations excepté les stations R1 et R4 de Rivedoux, FCSA et FCMA de Fouras-Charente, BIA de Bellevue et DIT de Daire, *Haynesina germanica* (Ehrenberg, 1840) pour les stations R1, R2 et R3 de Rivedoux, FCMT, FCIT et FCIA de Fouras-Charente, les stations du site de Les Traires, Daire et Bellevue, *C. gunteri* (Cole, 1931) pour les stations R2 de Rivedoux, FYIT de Fouras-Yves, les stations de Fouras-Charente, *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) pour les stations de Bellevue et

LTIA Les Traires, *Eggereloides scabrus* (Williamson, 1858) pour la station R5 de Rivedoux, *Haynesina pacifica* pour la station FYIP de Fouras-Yves et *Q. seminulla* (Linné, 1758) pour la station LTIA de Les Traires.

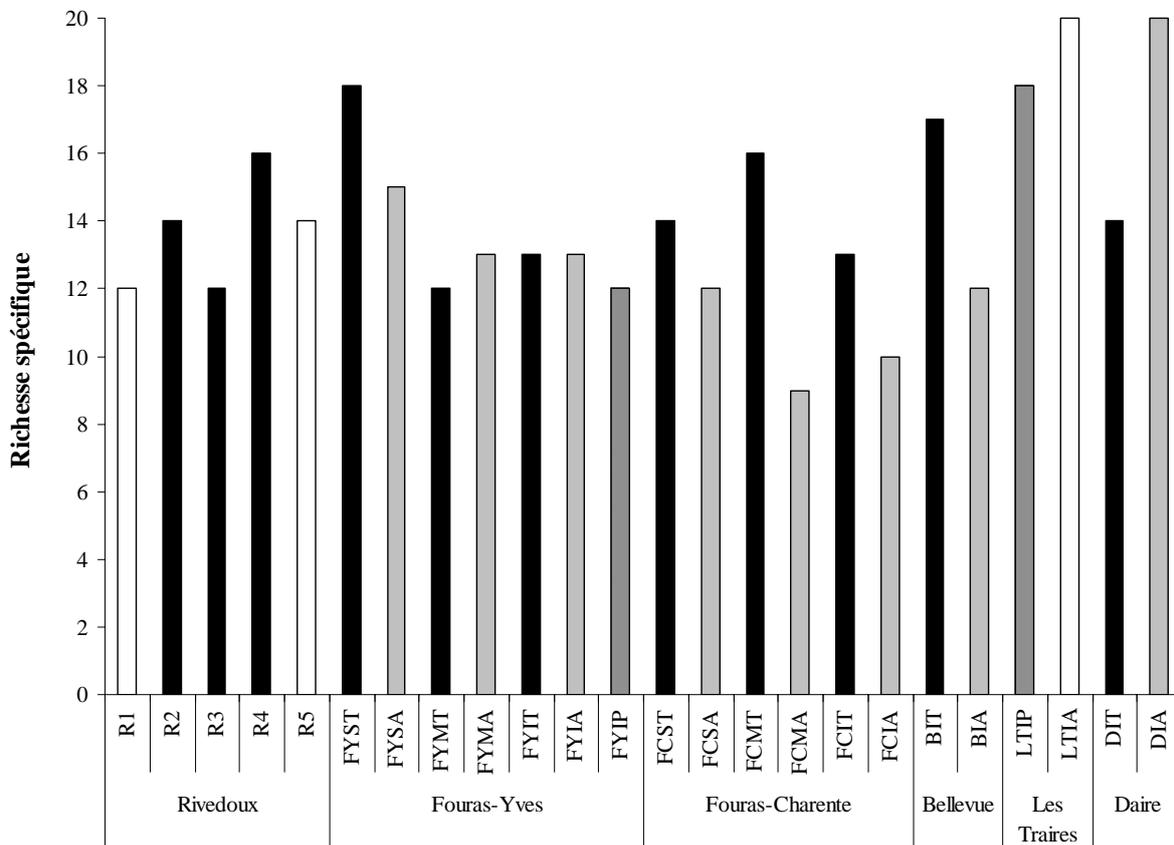


Figure 1 : Richesse spécifique totale des assemblages de foraminifères benthiques vivants des sédiments des stations dans les pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004.

Les variations saisonnières de la richesse spécifique totale sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station) (Fig. 2). La richesse spécifique augmente de 6 espèces de foraminifères par station en moyenne au mois de mars à 11 espèces au mois de décembre. Les différences observées entre les stations sont aussi significatives ($P = 0,019$), les stations des sites de Bellevue, Les Traires et Daire ayant une richesse spécifique moyenne de 11 alors que celle-ci est inférieure pour les autres stations, comprise entre 5 et 8. Dans chaque site, les différences observées entre les stations et les allées ne sont pas significatives ($P = 0,425$ pour Rivedoux, $P = 0,913$ pour Fouras-Yves, $P = 0,060$ pour Fouras-

Charente, $P = 0,115$ pour Bellevue et $P = 0,911$ pour Daire) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Pour les stations de culture à plat, les différences observées entre la station FYP de Fouras-Yves (8) et les stations de Les Traires (11) sont significatives ($P = 0,022$). Le niveau tidal n'a pas d'effet significatif sur la richesse spécifique ($P = 0,099$ pour Fouras-Yves et $P = 0,886$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, station).

Tableau 2 : Liste des espèces composant plus de 1 % des effectifs totaux de chaque station des pertuis charentais et leur type de test (case noire : abondance > 5 %, case grise : 1 % < abondance < 5 %).

Espèces	Abréviation	Type de test	Rivedoux					Fouras-Yves							Fouras-Charente					Bellevue		Les Traires		Daire			
			R1	R2	R3	R4	R5	FYST	FYSA	FYMT	FYMA	FYIT	FYIA	FYIP	FCST	FCSA	FCMT	FCMA	FCIT	FCIA	BIT	BIA	LTIP	LTIA	DIT	DIA	
<i>Criboelphidium jeffreysii</i>	Cribjef	agglutiné																									
<i>Eggereloides scabrus</i>	Eggesca																										
<i>Reophax nana</i>	Reopnan																										
<i>Textularia earlandi</i>	Textear																										
<i>Ammonia tepida</i>	Ammotep	hyalin																									
<i>Brizalina striatula</i>	Brizstr																										
<i>Brizalina variabilis</i>	Brizvar																										
<i>Criboelphidium excavatum</i>	Cribexc																										
<i>Criboelphidium gunteri</i>	Cribgun																										
<i>Criboelphidium williamsonii</i>	Cribwill																										
<i>Haynesina germanica</i>	Haynger																										
<i>Hopkinsina pacifica</i>	Hopkpac																										
<i>Stainforthia fusiformis</i>	Staifus																										
<i>Cyclogyra involvens</i>	Cyclinv		porcelané																								
<i>Quinqueloculina carinatastriata</i>	Quincar																										
<i>Quinqueloculina seminula</i>	Quinsem																										

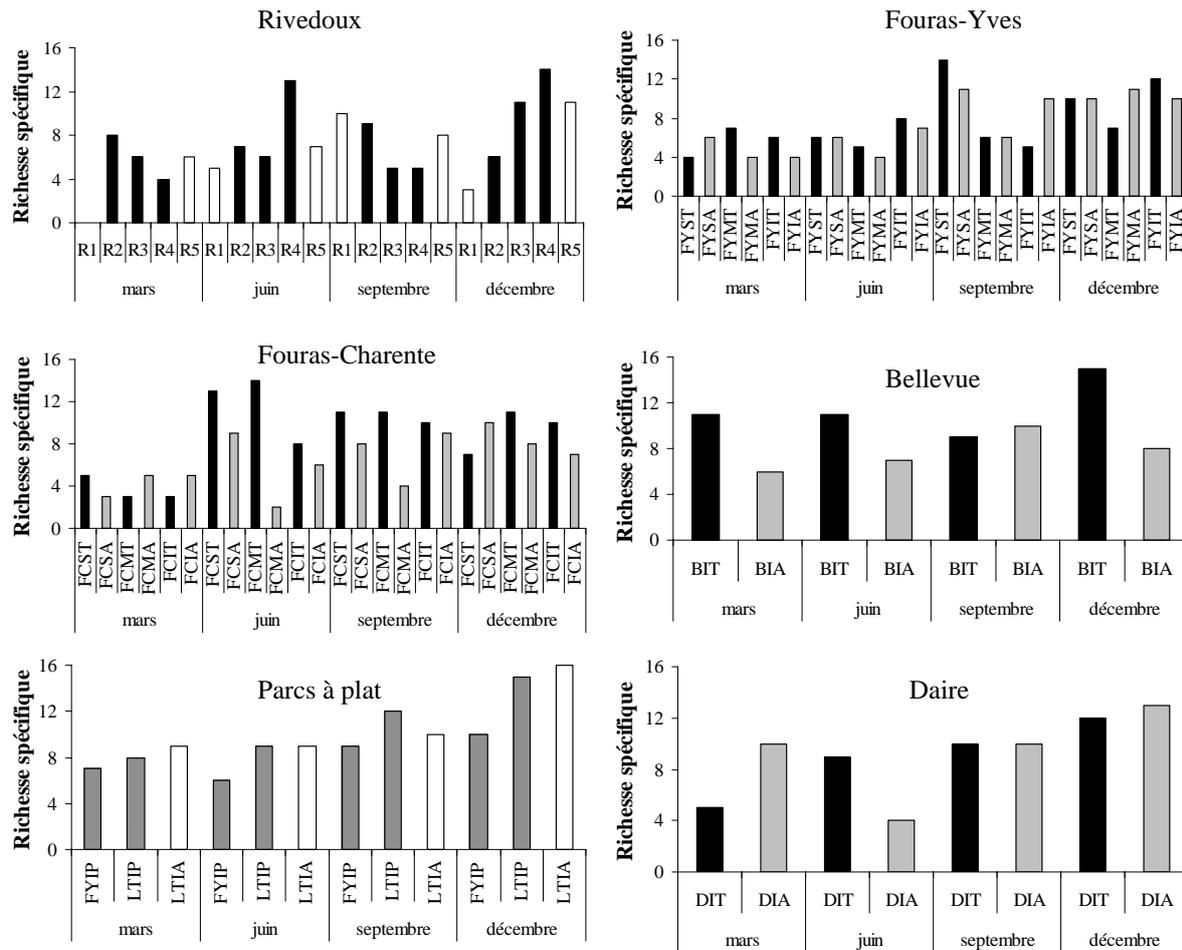


Figure 2 : Richesse spécifique dans les assemblages de foraminifères vivants des sédiments des stations des pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004.

1.1.2. Type de test

Les assemblages de foraminifères des stations dans les zones ostréicoles des pertuis charentais sont constitués en majorité d'espèces à test hyalin (Fig. 3). Toutefois, au mois de décembre pour la station R1, septembre pour la station R3, septembre pour la station R5, septembre et décembre pour les stations de Bellevue et de Les Traires, les assemblages sont constitués d'au moins 20 % de foraminifères à test porcelané.

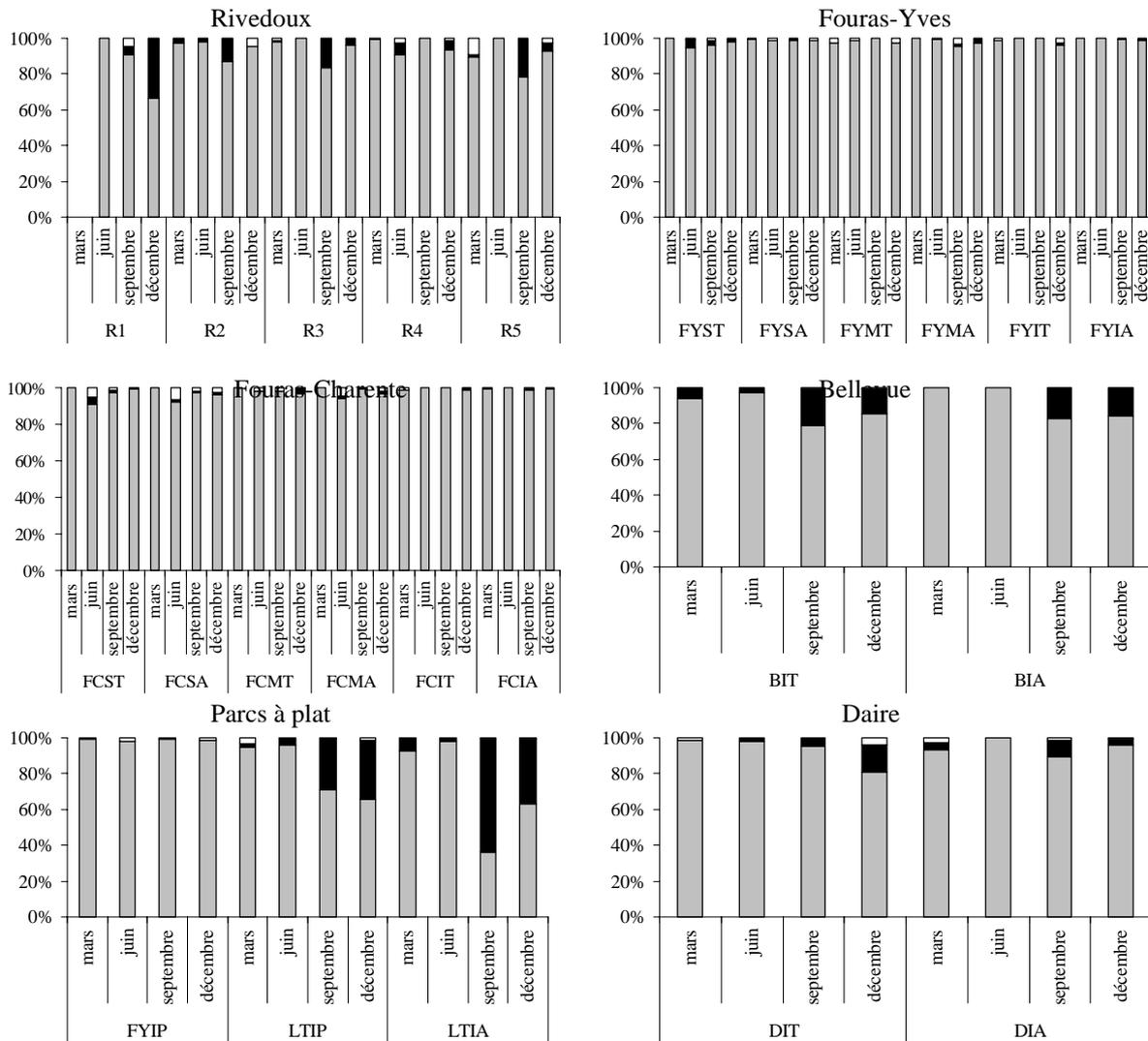


Figure 3 : Composition des assemblages de foraminifères suivant le type de test des espèces observées dans les sédiments des stations des pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004 (gris : test hyalin, noir : porcelané et blanc : agglutiné).

1.1.3. Abondance

Les variations saisonnières des abondances moyennes en foraminifères sont significatives ($P = 0,004$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station), diminuant de 2400 au mois mars à 900 ind. 50 cm^{-3} au mois de décembre. Les différences observées entre les stations sont significatives ($P = 0,001$). Les stations DIA de Daire, du site Les Traires et R4 de Rivedoux ont l'abondance moyenne la plus élevée, comprise entre 2500 et 3700 ind. 50 cm^{-3} . Dans chaque site, les différences observées entre les abondances des foraminifères des

sédiments sous les tables ostréicoles et des allées ne sont pas significatives ($P = 0,364$ pour Rivedoux, $P = 0,074$ pour Fouras-Yves, $P = 0,363$ pour Fouras-Charente, $P = 0,131$ pour Bellevue et $P = 0,052$ pour Daire) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Pour les stations de culture à plat, les différences observées entre la station FYP de Fouras-Yves ($580 \text{ ind. } 50 \text{ cm}^{-3}$) et les stations de Les Traires ($2500\text{-}3500 \text{ ind. } 50 \text{ cm}^{-3}$) sont significatives ($P = 0,020$). Le niveau tidal n'a pas d'effet significatif sur l'abondance ($P = 0,099$ pour Fouras-Yves et $P = 0,886$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, station).

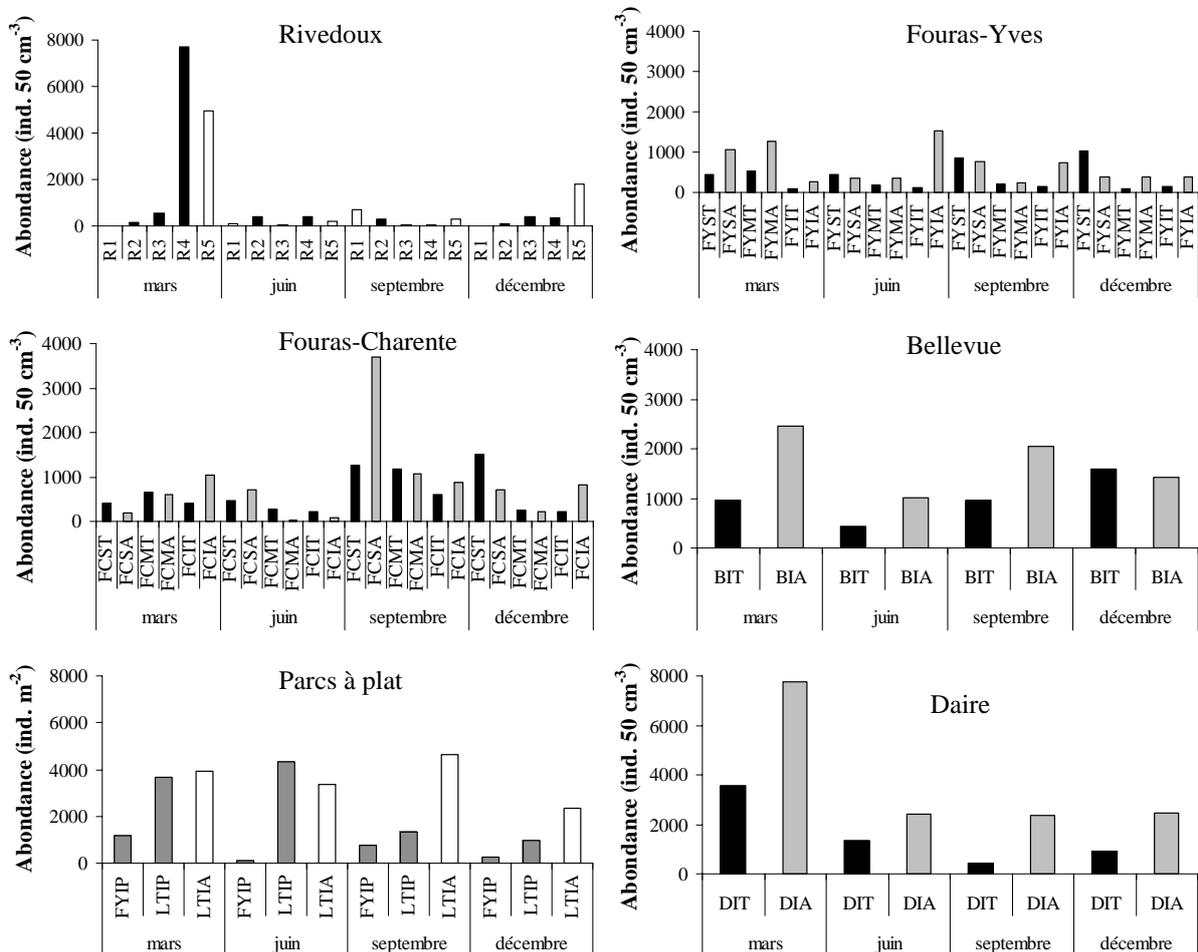


Figure 4 : Abondance totale des foraminifères vivants des sédiments des stations des pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004.

1.1.4. Indice de Shannon

Les valeurs de l'indice de Shannon pour les assemblages de foraminifères vivants des sédiments des stations des pertuis charentais sont présentées dans la Figure 5.

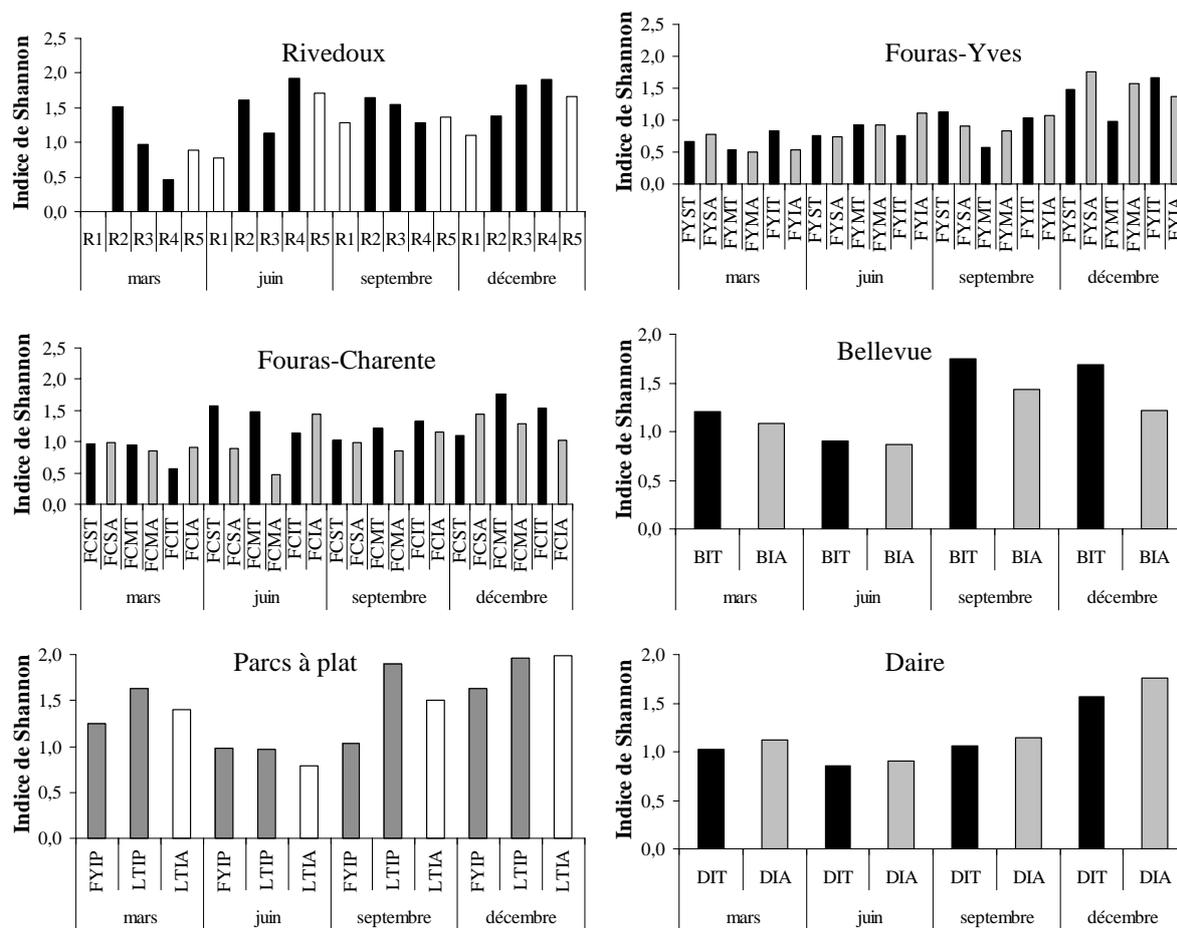


Figure 5 : Indice de Shannon dans les assemblages de foraminifères vivants des sédiments des stations des pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004.

L'indice de Shannon varie significativement suivant la saison ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). Il est égal en moyenne sur l'ensemble des stations à 0,9 en mars et augmente jusqu'à la valeur 1,6 en décembre. Il n'y a pas de différence significative entre les stations ($P = 0,054$). Pour tous les sites sauf Daire, les différences observées entre les stations dans les parcs ostréicoles et les allées ne sont pas significatives ($P = 0,060$ pour Rivedoux, $P = 0,444$ pour Fouras-Yves, $P = 0,150$ pour Fouras-Charente, $P = 0,089$ pour

Bellevue et $P = 0,088$ pour les stations de culture à plat) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Pour le site de Daire, les différences observées entre la station sous les tables et la station dans l'allée sont significatives ($P = 0,048$). Le niveau tidal n'a pas d'effet significatif sur l'indice de Shannon ($P = 0,134$ pour Fouras-Yves et $P = 0,984$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, station).

1.1.5. Indice de Fisher

Les variations saisonnières de l'indice de Fisher sont significatives ($P < 0,001$) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, station). L'indice est égal à 0,9 au mois de mars en moyenne et augmente jusqu'à 2 au mois de décembre. Il n'existe pas de différence significative entre les stations durant la période d'étude ($P = 0,160$). Dans chaque site, les différences observées entre les stations et les allées ne sont pas significatives ($P = 0,321$ pour Rivedoux, $P = 0,160$ pour Fouras-Yves, $P = 0,051$ pour Fouras-Charente, $P = 0,058$ pour Bellevue, $P = 0,640$ pour les stations de culture à plat et $P = 0,510$ pour la station de Daire) (ANOVA à 2 facteurs sans réplicat, date, table/allée). Le niveau hypsométrique n'a pas d'effet significatif sur l'indice de Shannon ($P = 0,192$ pour Fouras-Yves et $P = 0,979$ pour Fouras-Charente) (ANOVA à 3 facteurs sans réplicat, date, niveau hypsométrique, station).

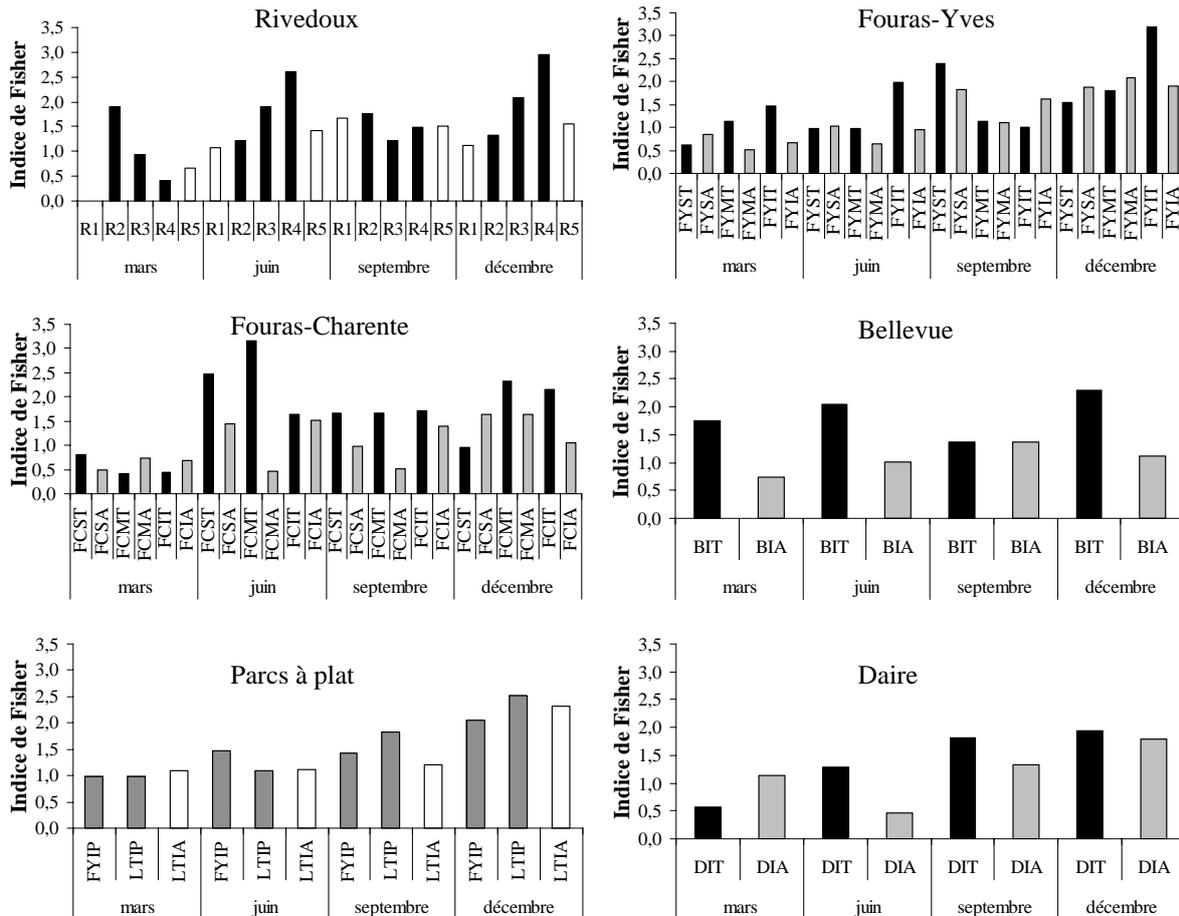


Figure 6 : Indice de Fisher dans les assemblages de foraminifères vivants des sédiments des stations des pertuis charentais au mois de mars, juin, septembre et décembre 2004.

1.1.6. Répartition des espèces principales de foraminifères vivants et paramètres environnementaux

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée afin de déterminer les espèces caractéristiques de chaque station sur un bilan annuel des abondances et en excluant les dates azoïques. Les espèces dont les abondances sont au moins de 1 % ont été prises en compte dans l'analyse (Tableau 2). Selon le descripteur abondance, le premier axe factoriel extrait 32 % de la variabilité du nuage de points et l'axe 2 en extrait 18 % (Fig. 7).

Dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC, les espèces *Haynesina germanica*, *Quinqueloculina seminula*, *Q. carinantastrata*, *Criboelphidium gunteri*, *Stainforthia fusiformis* (Williamson, 1848), *Cyclogyra involvens*, *Textularia earlandi* Parker, 1952 et

Hopkinsina pacifica Cushman, 1933 sont regroupées autour des stations LTIP et LTIA de Les Traires, DIA de Daire et BIT de Bellevue. Autour de stations de Fouras et des stations R2, R3 et R4 de Rivedous sont regroupées les espèces *C. gunteri*, *S. fusiformis* et *H. pacifica*. Les espèces *Eggereloides scabrus* et *Cribrostomodites jeffreysii* sont corrélées avec les stations R1 et R5 de Rivedoux. Les espèces *Ammonia tepida*, *Cribrorhynchium excavatum* et *Brizalina striatula* sont au centre de l'AFC et ce sont aussi les espèces les plus abondantes. Elles sont caractéristiques des assemblages observées dans les pertuis charentais.

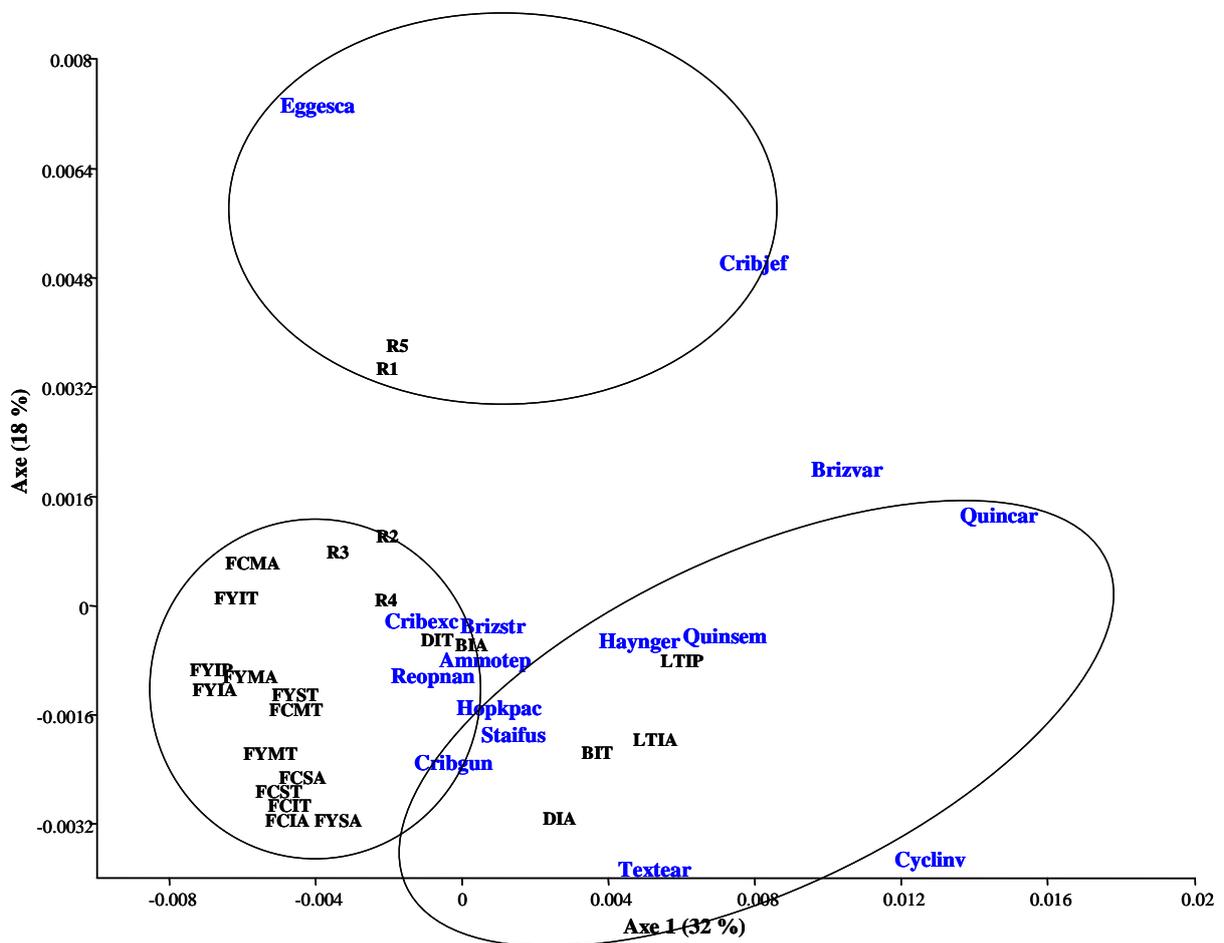


Figure 7 : Analyse factorielle des correspondances : projection bidimensionnelle des variables (Log_{10} (abondances totale) des espèces contribuant au moins à 1 % des effectifs totaux) croisées aux observations (stations) dans le plan factoriel 1-2.

Le plan factoriel 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances oppose donc les stations à granulométrie plus grossière (R1) aux autres stations qui se répartissent selon un

gradient de confinement, les stations de Fouras étant plus confinées, soumises à la dessalure que les sites de Daires, Bellevue et Les Traires.

Afin de mettre en évidence l'influence des paramètres environnementaux sur la répartition des espèces principales les sédiments des zones ostréicoles des pertuis charentais, une analyse canonique des correspondances (ACC) a été réalisée. Les paramètres environnementaux utilisés sont le Eh du sédiment à 1 cm de profondeur, la teneur en matière organique du sédiment, le COP, le NOP, les teneurs en Chl *a* et en phéopigments et les ratios C:N et COP:Chl *a*.

L'axe 1, qui absorbe 31% de l'inertie, est corrélé positivement avec le potentiel d'oxydo-réduction Eh et la teneur en chlorophylle *a* alors qu'il est corrélé négativement la teneur en matière organique, le COP et le NOP, la teneur en phéopigments et des valeurs élevées du ratio COP:Chl *a*. L'axe 2, qui absorbe 15% de l'inertie, est corrélé négativement avec le ratio C:N (Fig. 8).

En projetant la position des points des espèces sur les axes vectoriels des paramètres environnementaux (Fig. 19), il apparaît que *Eggereloides scabrus*, *Criborlephidium gunteri*, *Stainforthia fusiformis*, *Ammonia tepida*, *Hopkinsina pacifica* et *Brizalina striatula* sont les espèces les mieux corrélées positivement avec la teneur en matière organique, le COP et le NOP, la teneur en phéopigments et des valeurs élevées du ratio COP:Chl *a*. *Cribrostomoides jeffreysii*, *Haynesina germanica*, *Cyclogyra involvens*, *Quinqueloculina carinatastriata*, *Q. seminula*, *Reophax nana*, *Textularia earlandi* et *C. excavatum* sont corrélées positivement avec la teneur en chlorophylle *a* et des valeurs positives de Eh. Les espèces *Q. carinatastriata*, *Q. seminula*, *B. variabilis*, *C. involvens*, *S. fusiformis* et *B. striatula* sont aussi corrélées positivement avec le ratio C:N. *C. excavatum* est corrélée négativement avec des valeurs fortes du ratio C:N. Les espèces *C. gunteri* et *S. fusiformis* sont corrélées négativement avec le potentiel d'oxydoréduction.

L'ensemble des stations apparaissent alors regroupées au centre du plan factoriel 1-2 exceptées les 2 stations de Rivedoux R1 et R5, ce qui suggère une relative forte homogénéité des variables environnementales.

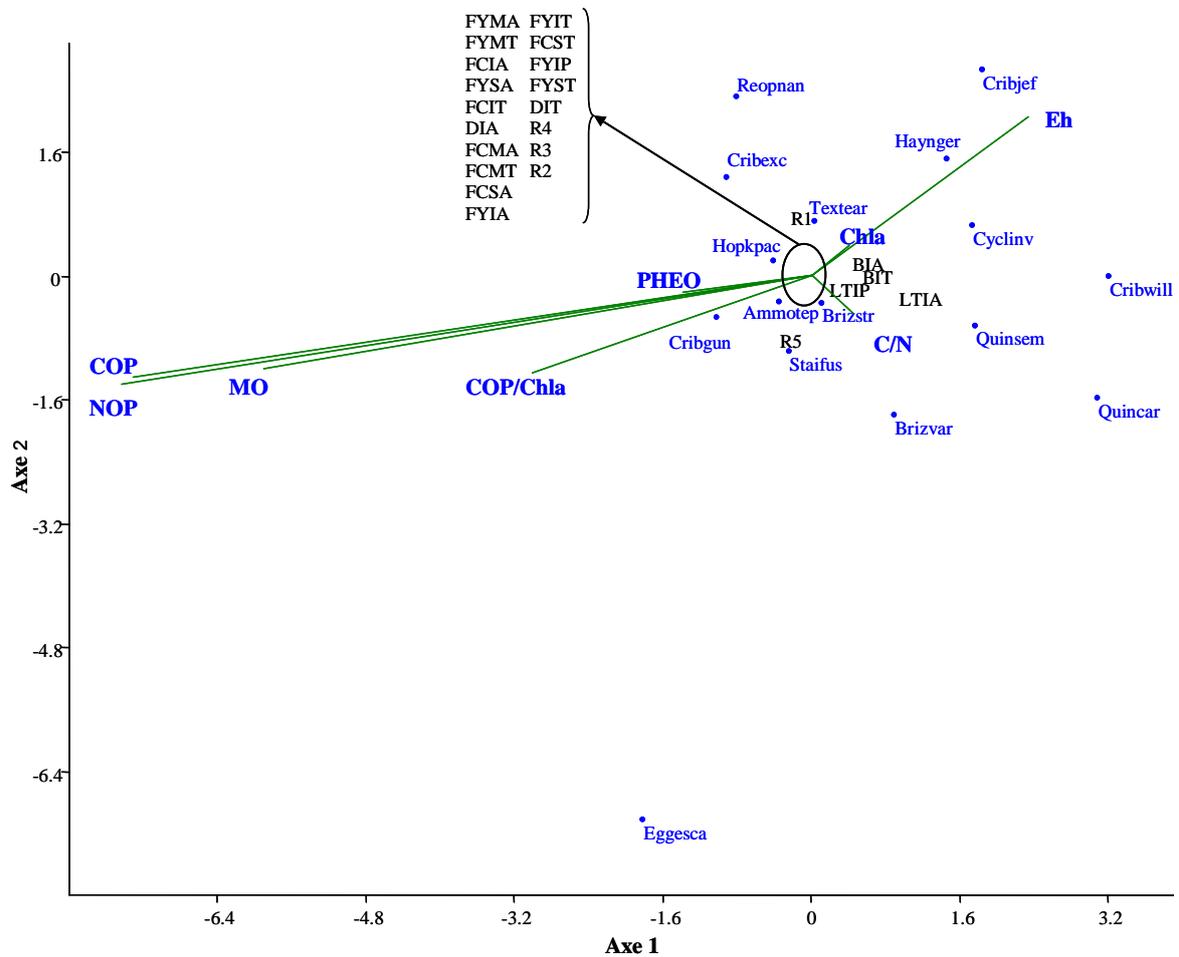


Figure 8 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les espèces principales de foraminifères (abondance moyenne) des stations des pertuis charentais en relation avec les paramètres environnementaux (moyenne).

1.2. Discussion

1.2.1. Diversité et abondance

L'indice de Fisher est compris entre 0,5 et 3. Ces valeurs sont habituelles dans des zones intertidales sous influence marine (Murray, 1973). Plus l'indice augmente, plus l'influence océanique est forte. Les assemblages sont composés principalement d'espèces hyalines. Temporairement, les stations de Les Traires, Daire et Bellevue ont une proportion plus importante de foraminifères à test porcelané. Des assemblages dominés par les espèces hyalines sont fréquents dans les vasières intertidales marines (Murray, 1973), ce qui est en accord avec les valeurs de l'indice de Fisher.

Dans les sédiments des sites ostréicoles des pertuis charentais, la richesse spécifique est faible à moyenne (9 espèces pour la station FCMA de Fouras-Charente, 20 espèces pour la station LTIA Les Traires). Les sites de Bellevue, Daire et Les Traires sont ceux qui ont la plus forte richesse spécifique. Ces sites ont des teneurs en matière organique inférieures à 8 %, plus faibles que les teneurs mesurées dans les autres sites ostréicoles des pertuis. Comme l'ont montré plusieurs études, l'aquaculture a pour effet de diminuer la richesse spécifique des assemblages de foraminifères benthiques des sédiments sous-jacents (Schafer *et al.*, 1995 ; Debenay *et al.*, 2005). L'enrichissement en matière organique à proximité des sites est responsable de l'eutrophisation du milieu, perturbant les assemblages vivants et diminuant la richesse spécifique (Ritz *et al.*, 1989 ; Weston, 1990). L'indice de Shannon est faible, compris entre 1 et 2, confirmant la faible diversité des assemblages (Frontier & Pichot-Viale, 1991). Les plus fortes valeurs de richesse spécifique et de diversité sont observées au mois de décembre. Durant la période juin-septembre, la matière organique accumulée se dégrade en consommant l'oxygène du sédiment (Kaiser, 2001). Ce phénomène, associé à des hausses saisonnières de la température, provoque des hypoxies temporaires du milieu, néfastes pour la

faune vivante (Schafer *et al.*, 1995 ; Gray *et al.*, 2002 ; Bouchet *et al.*, sous presse) et la production d'ammonium et de sulfures toxiques (Kristensen *et al.*, 2000 ; Hyland *et al.*, 2005). Les biodépôts, en modifiant le milieu sédimentaire et les processus biogéochimiques associés, influent significativement sur les foraminifères vivants, diminuant la diversité des assemblages. Dans les sédiments des pertuis charentais, de fortes variations des abondances sont observées. Dans les milieux perturbés, des pics d'abondances saisonniers sont observés associés à une diversité réduite (Murray, 1973 ; Pearson & Rosenberg, 1978 ; Alve, 1995b ; Murray, 2000a). Les espèces de foraminifères observées dans ces milieux sont tolérantes et optimisent leur reproduction durant les périodes de l'année les plus favorables (Cearreta, 1988 ; Alve, 1999 ; Murray & Alve, 2000). La disponibilité de la nourriture et l'oxygénation du milieu sont des facteurs limitants pour le développement des foraminifères (Jorissen *et al.*, 1995). Toutefois, certaines espèces de foraminifères sont capables de survivre dans des sédiments anoxiques (Bernhard, 1989 ; Moodley *et al.*, 1997). Dans les sites ostréicoles, les foraminifères disposent d'une grande quantité de matière organique (Sornin *et al.*, 1983), de chlorophylle *a* (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Méléder *et al.*, 2003 ; Méléder *et al.*, 2005), de bactéries (Mirto *et al.*, 2000 ; La Rosa *et al.*, 2004 ; Yoza *et al.*, sous presse), autant de sources de nourritures capable de supporter de fortes abondances, mais ces espèces sont aussi soumises à des périodes d'hypoxie contraignantes. De plus, l'hydrodynamisme et l'enrichissement en particules fines des sédiments dans les zones ostréicoles sont aussi des facteurs favorisant des abondances élevées dans ces zones (Yanko *et al.*, 1994). Les tables ostréicoles peuvent fournir une protection vis-à-vis du rayonnement solaire et contre le vannage mécanique dû aux précipitations.

1.2.2. Influence des paramètres environnementaux sur la répartition des foraminifères vivants

L'analyse factorielle des correspondances sépare les sites de Daire, de Les Traires et Bellevue des autres sites. Ces sites sont caractérisés par des abondances très élevées de *Haynesina germanica* et d'espèces du genre *Quinqueloculina*. *Haynesina germanica* est connue pour être une espèce tolérante vis à vis de la pollution (Debenay *et al.*, 2001 ; Armynot du Châtelet *et al.*, 2004 ; Debenay *et al.*, 2005). Dans les pertuis, elle est plutôt observée dans les sites les moins perturbés par l'ostréiculture. D'après l'ACC, *H. germanica* est corrélée avec la teneur en chlorophylle *a*. Cette espèce est capable de se nourrir de microalgues benthiques comme le montre la présence de chloroplastes d'algues dans ses vacuoles digestives (Lopez, 1979 ; Knight & Mantoura, 1985). L'oxygénation du milieu semble être aussi un facteur prépondérant dans le développement de cette espèce qui est fortement corrélée avec les valeurs positives de potentiel d'oxydoréduction dans l'ACC. Dans les sédiments soumis à l'aquaculture, la matière organique accumulée se dégrade en consommant l'oxygène disponible, provoquant des hypoxies (Gray *et al.*, 2002). *Haynesina germanica* est ainsi observée en plus fortes abondances dans les sites où les teneurs en matière organique sont les moins fortes, limitant la consommation de l'oxygène lors de sa dégradation. La distribution de *Q. carinatastriata* et *Q. seminula* suit le même schéma. Ces deux espèces sont aussi corrélées positivement avec le ratio C:N dans l'ACC. Cela suggère que ces espèces sont aussi capables d'exploiter la matière détritique comme source de nourriture (Lesen, 2005). *Q. carinatastriata* est une espèce qui préfère les sites sous influence marine (Haig, 1988), et ses plus fortes abondances dans les stations de Daire, Les Traires et Bellevue corroborent cela. Ferraro *et al.* (2006) signalent que les espèces du genre *Quinqueloculina* sont aussi très sensibles à la pollution. *Textularia earlandi* est observée principalement dans les sites de Les Traires et Daire. Les espèces à test agglutiné peuvent

caractériser des sites soumis à des apports en eaux saumâtres (Debenay *et al.*, 2001). Des apports terrigènes vers ces stations sont possibles, expliquant la présence de cette espèce. De la même façon, l'espèce *Eggereloides scabrus* est observée dans les stations R1 et R5 en abondance. Des auteurs observent cette espèce proche de source de matière organique (rejets d'eaux usées) mais ils considèrent que c'est la dessalure qui favorise cette espèce plutôt que l'apport en matière organique (Debenay *et al.*, 2001).

D'après l'AFC, l'espèce *Ammonia tepida* est caractéristique de tous les sites. C'est une espèce très tolérante à la matière organique (Sharifi *et al.*, 1991) qui domine tous les assemblages. De nombreuses études décrivent cette espèce comme commune et dominante dans les milieux perturbés (Samir, 2000 ; Armynot du Châtelet *et al.*, 2004 ; Bergin *et al.*, 2006 ; Burone *et al.*, 2006 ; Ferraro *et al.*, 2006). C'est aussi une espèce qui se développe en abondance dans les sédiments soumis aux rejets de l'aquaculture (Debenay *et al.*, 2005). Cette espèce semble donc adaptée aux modifications sédimentaires induites par la sédimentation de fécès et de pseudofécès des huîtres. Elle est corrélée avec la matière organique et tolère les sédiments dégradés et pauvres en oxygène des sites d'études des zones ostréicoles des pertuis charentais. D'autres espèces tolérantes sont associées à *A. tepida* dans les sédiments des sites d'études. Ces espèces sont moins abondantes mais sont aussi capables de tolérer les apports en matière organique issus de l'ostréiculture. Les espèces du genre *Brizalina* comme *Brizalina striatula* sont capables de tolérer des milieux enrichis en matière organique (Seiglie, 1968). *Stainforthia fusiformis* est connue pour être une espèce tolérante capable de survivre dans des milieux pauvres en oxygène (Alve, 2003). Ces espèces ainsi que *Hopkinsina pacifica* sont corrélées avec la teneur en matière organique, le COP, les phéopigments, le ratio COP :Chl a, confirmant leur aptitude à vivre dans des milieux dégradés soumis à des apports en matière organique. *C. excavatum* est connue pour être une espèce tolérante dans les milieux pollués par des pollutions chimiques (Debenay *et al.*, 2001 ; Armynot du Châtelet *et*

al., 2004). Elle est de plus une espèce qui tolère un large spectre de type de substrat (Alvé, 1999). D'après l'ACC, cette espèce préfère les milieux riches en chlorophylle *a*. Des teneurs en oxygène plus faibles dans les sédiments sous-jacents aux tables ostréicoles semblent limiter les abondances de cette espèce. Les microalgues sont une source de nourriture importante pour *C. excavatum* (Debenay *et al.*, 2006). Malgré des hypoxies temporaires, cette espèce trouve tout de même dans les sédiments ostréicoles des conditions favorisant son développement comme des teneurs en chlorophylle *a* importantes (Cognié & Barillé, 1999 ; Méléder *et al.*, 2003 ; Méléder *et al.*, 2005) comparées aux valeurs relevées dans d'autres sites intertidaux des pertuis charentais non soumis à l'ostréiculture (Cariou-Le Gall, 1995 ; Vouvé, 2000 ; Blanchard *et al.*, 2001). Cette espèce doit donc faire un compromis entre optimiser sa recherche de nourriture et survivre dans des milieux peu oxygénés. Le paramètre oxygène et le paramètre nourriture sont, d'autant plus, connus pour être des facteurs limitants et structurants pour la répartition des foraminifères (Jorissen *et al.*, 1995 ; Fontanier *et al.*, 2002).

Dans les pertuis charentais, la présence de cultures ostréicoles diminue significativement la richesse spécifique et la diversité des assemblages. Les abondances observées sont toutefois élevées, corroborant le modèle de succession de la macrofaune benthique décrit par Pearson & Rosenberg (1978). Ils expliquent que les espèces tolérantes sont favorisées dans des assemblages à faible diversité. Les effets de l'ostréiculture sont plus forts dans le site plus confiné de Fouras-Yves où la diversité et les abondances sont les plus faibles. En comparant les deux sites de cultures à plat de Les Traires et de Fouras-Yves, les effets du confinement semblent supérieurs à ceux de l'ostréiculture. Le site de Les Traires possède une diversité d'espèces et des abondances plus importantes que le site de Fouras-Yves. Le site de culture à plat de Les Traires est moins perturbé que les sites de cultures sur table, confirmant que cette méthode de culture est moins perturbante pour l'environnement

sédimentaire que la culture sur table (Nizzoli *et al.*, 2006). Les espèces *Ammonia tepida*, *Brizalina striatula* et *Stainforthia fusiformis* sont les plus résistantes dans ces zones de cultures. L'espèce *Criboelphidium excavatum* profite des fortes productions microalgales sous-jacentes aux tables à huîtres mais est sensible à la diminution de l'oxygène dans ces sédiments. *Haynesina germanica* ne tolère pas la présence des tables ostréicoles. C'est une espèce pourtant connue pour résister aux fortes teneurs en matière organique. La production d'ammonium et de sulfures dans les sédiments pourrait être le paramètre limitant sa répartition. Les espèces du genre *Quinqueloculina* sont les plus sensibles aux effets de l'ostréiculture.

2. La conchyliculture comme vecteur d'introduction d'une espèce allochtone de foraminifère dans les pertuis charentais ? Cas de l'espèce *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923)

Cette section est publiée dans *Journal of Foraminiferal Research* (37 : 204-212) sous le titre « First report of *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) (Foraminifera) along the French Atlantic coast (Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré) » avec les auteurs suivants : Vincent M.P. Bouchet, Jean-Pierre Debenay et Pierre-Guy Sauriau.

2.1. Abstract

Large populations of the living benthic foraminifera *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) are reported for the first time from intertidal mudflats of the French Atlantic coast (Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré). Maximum abundance of living specimens was recorded in early autumn. The species was previously described from the Adriatic and Tyrrhenian Seas (central Mediterranean Sea) and reported from the Eastern Mediterranean and Red Seas, as well as tropical and subtropical regions. A survey of available literature to trace records of the species in muddy shallow habitats along the western coasts of Europe and Africa reveals that the species is unrecorded from Western Mediterranean Sea and is unknown in the Eastern Atlantic Ocean from Ivory Coast to Denmark, including the British Islands. This supports the hypothesis that the species has been accidentally introduced outside its natural range as a probable result of mariculture trade and/or shipping activities. This is the first report of a successful introduction of a non-indigenous benthic foraminifera to the Atlantic coast of Europe.

2.2. Introduction

The foraminifera *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) has been reported primarily in the Adriatic Sea (Wiesner, 1923), and then in the Mediterranean Sea from Eastern Mediterranean to the Tyrrhenian and Adriatic Seas (e.g. Daniels, 1970 ; Cimerman & Langer, 1991 ; Avşar *et al.*, 2001 ; Debenay *et al.*, 2005 ; Bernasconi *et al.*, 2006). The species has also been reported in tropical and subtropical areas such as Xisha Island, China (Zheng, 1979), the Indian River, Florida (Buzas & Severin, 1982) and the Papuan Lagoon, New Guinea (Haig, 1988). Belonging to the difficult group of striate miliolids, the species might have been included in other striate or costate miliolids by some authors, and confusion with similar-looking *Q. tasmanica* Albani, 1978 is possible. Nevertheless, none of the striate species previously reported from the European Atlantic coast has characteristics similar enough to these species to lead to an incorrect identification (e.g. Le Campion, 1968 ; Rosset-Moulinier, 1972 ; Redois & Debenay, 1996 ; Debenay *et al.*, 2001 ; Cearreta *et al.*, 2002a ; Cearreta *et al.*, 2002b ; Ruiz *et al.*, 2004 ; Armynot du Chatelet *et al.*, 2005 ; Ruiz *et al.*, 2005 ; Morvan *et al.*, 2006).

The objectives of the present study were twofold: (1) to elucidate the taxonomic status of *Quinqueloculina* populations recently sampled on intertidal mudflats of the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré (French Atlantic coast) and (2) to evaluate the hypothesis that the species has been accidentally introduced into these sheltered bays outside its native range. The latter was evaluated through a literature synopsis to trace records of the species in similar muddy habitats along the Mediterranean, Western African and Western European coasts. This biogeographic approach was combined with a review of introduction pathways, particularly those that are known to be involved in the successful transportation of non-indigenous species into the Marennes-Oléron Bay.

2.3. Environmental setting

The Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré are located on the French Atlantic coast north of the Gironde estuary (Fig. 1). The Marennes-Oléron Bay is a semi-enclosed bay with large intertidal areas dominated by muddy sediments (Sauriau *et al.*, 1989) and devoted to the cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) (Gouletquer & Héral, 1997). The bay is Europe's largest production area for the Pacific oyster, which was introduced during the 1970's after the Portuguese oyster *C. angulata* (Lamarck) was decimated by a viral disease (Grizel, 1989). Oyster culture also extend to the northern parts of Ile de Ré, mainly in sheltered habitats characterized by muddy and muddy-sand sediments (Faure, 1969).

The nearest major seaport handling international cargo is the Port de La Rochelle-Pallice, which is located north of the Marennes-Oléron Bay and east of the Ile de Ré (Fig. 1). From 1993 to 1995, Masson (2003) classified the ballast of cargo vessels arriving in the port based on the last port of call (i.e., probable source of ballast waters and/or sediments). Although most of the vessels originated from the northeast Atlantic coasts, a few were from other areas: 7% originated from the Mediterranean and Black Seas and 2% were from subtropical and tropical regions, including the Atlantic and Indian Oceans and the Red Sea (Masson, 2003; Masson, communication, 2006). Nowadays, the Port de La Rochelle-Pallice is the largest in Europe for the importation of tropical wood from northwest Africa, South America, the Caribbean, Ile de La Réunion and Indonesia. Fertilizers are also imported and come mainly from the Arabian Peninsula (Subdivision port hydrographie et dragage, 2006).

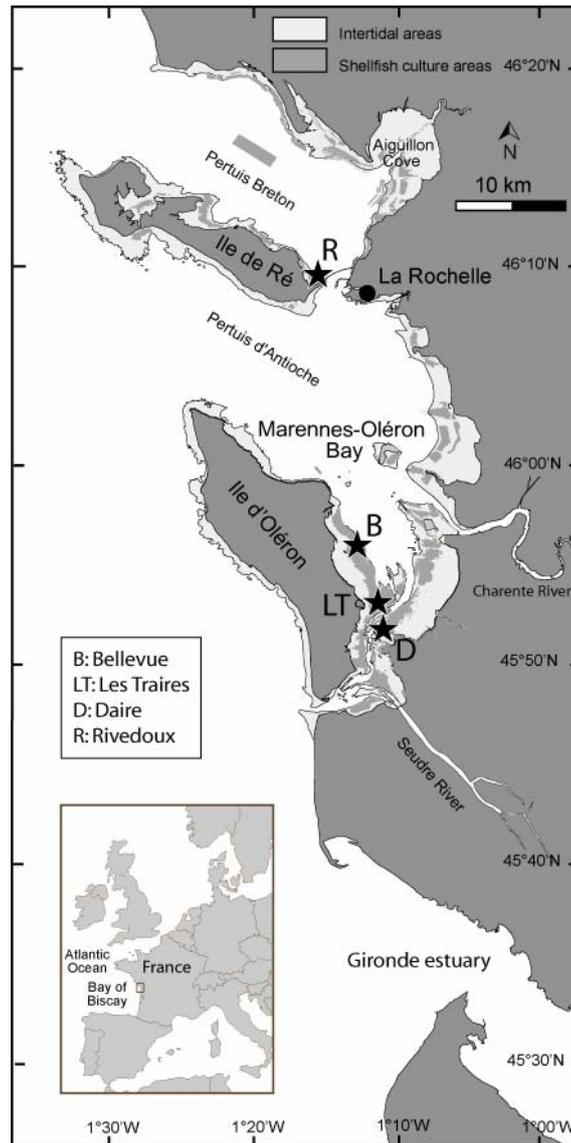


Figure 1. Map of the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré with location of the sampling sites at Bellevue (B), Les Traires (LT), Daire (D) and Rivedoux (R).

2.4. Material and methods

The foraminifera samples of this study were collected as part of a benthic survey performed to describe changes in benthic foraminiferal assemblages under the influence of oyster cultures. Thirty-two samples were collected at four intertidal sites in March, June, September and December 2004. Sampling sites were located at Bellevue (B), Les Traires (LT) and Daire (D) from the Marennes-Oléron Bay and Rivedoux (R) from Ile de Ré (Fig. 1).

At each sampling site, samples were taken from both oyster parks (off- and on-bottom culture) and oyster-free areas (control).

At the time of sampling, water salinity was measured at each station. In order to determine grain size distribution at each sampling site, sediment samples were collected in March 2004. Using a pseudo-replication method (Hurlbert, 1984), the uppermost layer of the sediment (5 mm) was scraped off and kept in 70% alcohol mixed with seawater for foraminiferal study.

Sediment analyses were conducted using a laser granulometer (Malvern Instruments; grain size from 0-800 μm). The weight values of each size were expressed as percentages. The sediments were classified according to their sand-mud (mud = silt + clay) ratio (Folk, 1954).

In the laboratory, “living” foraminifera were identified following rose Bengal staining (Walton, 1952). After drying of the sediment, foraminifera were concentrated by flotation in carbon tetrachloride. More than 150 dead foraminifera and 150 living (stained) foraminifera were collected and identified in each sample and the abundance of each species (number of stained foraminifera in 50 cm^3 of sediment) was determined.

Specimens of *Quinqueloculina carinatastriata* were collected for detailed taxonomic studies. Scanning electron microphotography was performed on living (stained) specimens of *Q. carinatastriata* with a FEI Quanta 200F scanning electron microscope after samples had been coated with gold.

2.5. Systematic position

The classification follows Loeblich & Tappan (1987)

Order FORAMINIFERIDA Eichwald, 1830

Suborder MILIOLINA Delage and Hérouard, 1896

Family HAUERINIDAE Schwager, 1876

Genus *Quinqueloculina* d'Orbigny 1826

Quinqueloculina carinatastriata (Wiesner, 1923)

1923 *Adelosina milletti* Wiesner var. *carinata-striata* Wiesner in Wiesner, p. 76-77, Pl. 14, figs. 190, 191.

1982 *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner) in Buzas and Severin, Pl. 2, figs. 11-13.

1987 *Quinqueloculina poeyana carinata* Albani in Baccaert, Pl. 47, figs. 4a, 4b.

1988 *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner) in Haig, Pl. 5, figs. 9-10.

1991 *Adelosina carinata-striata* Wiesner in Cimerman and Langer, Pl. 20, figs. 1-4.

1993 *Cycloforina* (?) *carinata* (Albani) in Hottinger, Halicz and Reiss, Pl. 32, figs. 1-9.

2005 *Adelosina carinata striata* Wiesner in Debenay, Millet and Angelidis, Pl. 1, fig. 15.

2.6. Diagnostic and taxonomic remarks

Description. Specimens collected from both the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré have chambers arranged in indistinctly quinqueloculine patterns with 3-5 chambers visible from the exterior (Pl. 1). About 12 costae run obliquely along the chambers and may unite peripherally. A carina may run longitudinally on the last chamber from the neck to the aboral end of the test. The aperture is terminal, generally at the end of a short neck, bordered by a small peristomal rim, with a small tooth, somewhat inflated, hardly bifid at the tip. Great variability occurs in ornamentation, and in the size of the rim and of the carina.

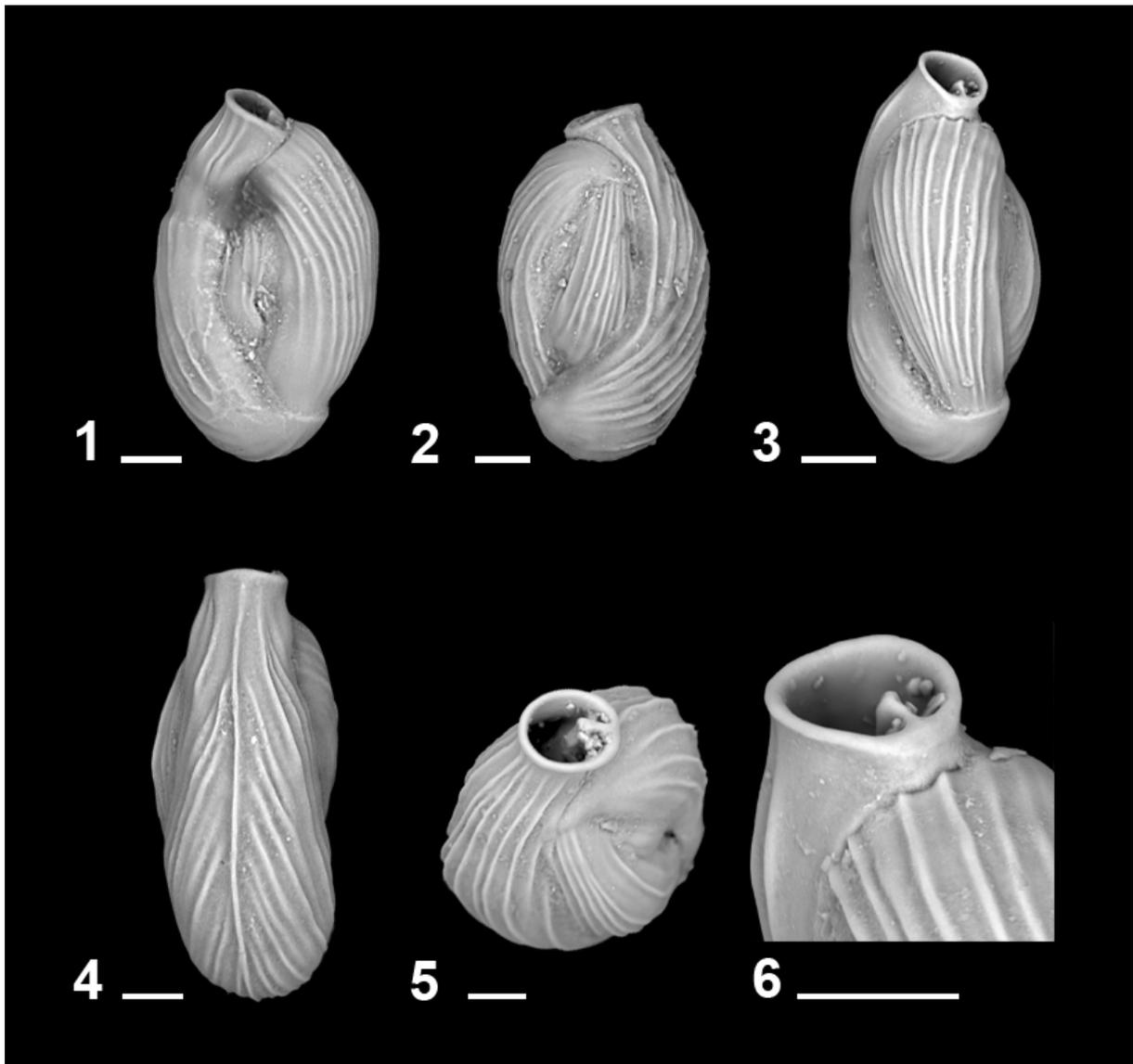


Plate 1. SEM micrographs of *Quinqueloculina carinatastriata* from Les Traires, France, September 2004 (scale bar: 50 μm). 1. Ventral view. 2. Dorsal view showing chambers arranged in a quinqueloculine pattern. 3. Left view showing costae running obliquely on the chambers. 4. Carina view. 5. and 6. Apertural view showing a small peristomial lip and a small tooth hardly bifid at the tip.

Remarks. Our specimens show some similarities with the Atlantic striate species *Quinqueloculina poeyana* d'Orbigny, 1839. However, the neotype of this species, illustrated by Le Calvez (1977), has parallel costae, without a carina, and the aperture is almost flush with the surface and is provided with a bifid tooth. Thus, our specimens cannot be placed into

Q. poeyana. They closely resemble two species that are somewhat confused in the literature: *Q. carinatastriata* (Wiesner, 1923) and *Q. tasmanica* Albani, 1978 (Table 1).

The two species have common characteristics, mainly longitudinal costae meeting at the periphery where they form a carina, and an aperture produced on a neck, generally with a simple tooth sometimes somewhat inflated at its tip. Their main differences are the lateral compression and the longer neck of *Quinqueloculina tasmanica*. However, Haig (written communication, 2007) considers that variations in the neck length may be considered as intraspecific. The same author Haig (1988) placed similar morphotypes to *Q. tasmanica* into *Q. carinatastriata* (Pl. 5, Figs. 6-8), even if he considers that they have the long neck of typical *Q. tasmanica* (Haig, written communication, 2007). The specimens from Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré closely resemble the specimens from the Great Barrier Reef assigned to *Q. poeyana carinata* (now renamed *Q. tasmanica*; Albani, 1978) by Baccaert (1987, Pl. 47, Figs. 4a, 4b), and to the specimens from the Red Sea figured by Hottinger *et al.* (1993, Pl. 32, Figs. 1-9) as *Cycloforina (?) carinata* (Albani). They are also similar to the specimens from the Papuan Lagoon, New Guinea, assigned to *Q. carinatastriata* by Haig (1988, Pl. 5, Figs. 9, 10), to *Adelosina carinatastriata* figured by Cimerman & Langer (1991, Pl. 20, Figs. 1-4) from the Adriatic Sea, and to *A. carinata striata* figured by Debenay *et al.* (2005, Pl. 1, Fig. 15) from the Aegean Sea.

Owing to their inflated chambers and relatively short neck, we chose to attribute our specimens to *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923).

Table 1. Morphological characteristics of *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) and *Q. tasmanica* Albani, 1978 as reported in previous studies (vertical descriptions on the right margin are common characters of both species).

***Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923)**

Wiesner, H., 1923; Pl. 14, Figs. 190-191

The type description of Wiesner for *Adelosina milletti* var. *carinata-striata* mentions oblique costae and a carina. It does not describe the aperture, but illustrates a rounded aperture with a rim in Figure 191. The tooth is not discernible. In Figure 1b of the type species *A. milletti*, the tooth is small and simple.

Zheng, S., 1979; Pl. 5, Fig. 4a-c.

Aperture with a rim and a long, simple tooth at the inner margin and a short, simple tooth at the outer margin.

Buzas, M. A., & Severin, K.P., 1982; Pl. 2, Figs. 11-13.

Aperture with a rim and a small, simple tooth.

Haig, D. W., 1988; Pl. 5, Figs. 6-8.

Tests laterally somewhat compressed, with a long neck, aperture with a small rim. Seems to be close to *Q. tasmanica*.

Haig, D. W., 1988; Pl. 5, Figs. 9-10.

Larger tests inflated, aperture with a rim, simple tooth.

Cimerman, F., & Langer, M. R., 1991; Pl. 20, Figs. 1-4.

Inflated chambers, periphery carinate in juveniles and truncate in adult specimens; aperture rounded. The figures show a simple tooth, inflated at its tip rather than a real T-shaped tooth as mentioned by the authors.

***Quinqueloculina tasmanica* Albani, 1978**

(= *Quinqueloculina poeyana carinata* Albani, 1974)

Albani, A. D., 1974; Pl. 1, Figs. 4-6.

The type description of Albani mentions an elongated test, chambers with a rounded periphery, the apertural end slightly extended, with a small lip and a small bifid tooth. The ornamentation consists of a series of longitudinal costae.

However, according to Haig (written communication, 2007), the holotype of *Q. tasmanica* has a laterally compressed test, an elongate neck, an oval-shaped aperture with a small simple tooth.

Baccaert, J., 1987; Pl. 47, Figs. 4a, 4b.

Larger tests inflated, aperture with a rim, weak carina, simple tooth that seems slightly inflated at its end.

Baccaert, J., 1987; Pl. 47, Fig. 5a-c.

Smaller tests compressed, elongate neck, aperture with a rim, strong carina, simple tooth that seems slightly inflated at its end.

Hottinger, L., Halicz, E., & Reiss, Z., 1993; Pl. 32, Figs. 1-9.

Ornamentation ranging from fine longitudinal striations to strong costae, aperture with a rim and a simple tooth slightly inflated at its end.

Yassini, I., & Jones, B. G., 1995; Fig. 217.

Aperture with a small rim and a simple tooth.

Aperture terminal, rounded or oval-shaped, produced on a neck

Longitudinal costae meeting at the periphery, forming a carina.

2.7. Results

Salinity and grain size distribution were reported in Table 2. Salinity ranged from 30.2 psu at Daire to 32.5 psu at Rivedoux and study site sediments were composed of more than 80% mud (< 63 μm).

Quinqueloculina carinatastriata was found in fourteen of a total of thirty-two samples from the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré (Fig. 1). Living individuals were collected only in September and December in all the sampling sites (Fig. 2). The highest abundance of about 2500 living individuals of *Q. carinatastriata* in 50 cm^3 of sediment was recorded in September in the oyster-free zone of Les Traires and constituted up to 54% of the living foraminiferal assemblage at this site. Individuals were free living in the sediment.

The main living foraminiferal species associated with *Quinqueloculina carinatastriata*, ordered by decreasing abundance, were as follows: *Ammonia tepida* (Cushman), *Criboelphidium excavatum* (Terquem), *Haynesina germanica* (Ehrenberg), *Brizalina striatula* (Cushman), *Hopkinsina pacifica* Cushman and *Q. seminula* (Linné) at all sites, *Criboelphidium gunteri* (Cole) at all sites but Daire, *Stainforthia fusiformis* (Williamson) at all sites but Bellevue, *Textularia earlandi* Parker at Les Traires and Rivedoux, *Cornuspira involvens* (Reuss) at Les Traires, and *Eggerelloides scabrus* (Williamson) at Rivedoux.

Table 2. Water salinity and grain size distribution of surface sediments at Bellevue, Les Traires, Daire and Rivedoux during the sampling period.

Study site	Bellevue		Les Traires		Daire		Rivedoux		
	off-bottom	control	on-bottom	control	off-bottom	control	off-bottom (site 1)	off-bottom (site 2)	
SALINITY									
Range	31.2-32.2		31.1-32.1		30.6-32.4		31-32.5		
GRAIN SIZE DISTRIBUTION									
	Sand	0.6%	15.4%	9.3%	11.5%	1.8%	17.4%	4.2%	7.3%
Mud	Silt	96.1%	81.4%	85.8%	85.9%	95%	77.6%	92%	89.6%
	Clay	3.3%	3.2%	4.9%	2.6%	3.2%	5%	3.8%	3.1%
	Textural group	Mud	Sandy mud	Mud	Sandy mud	Mud	Sandy mud	Mud	Mud

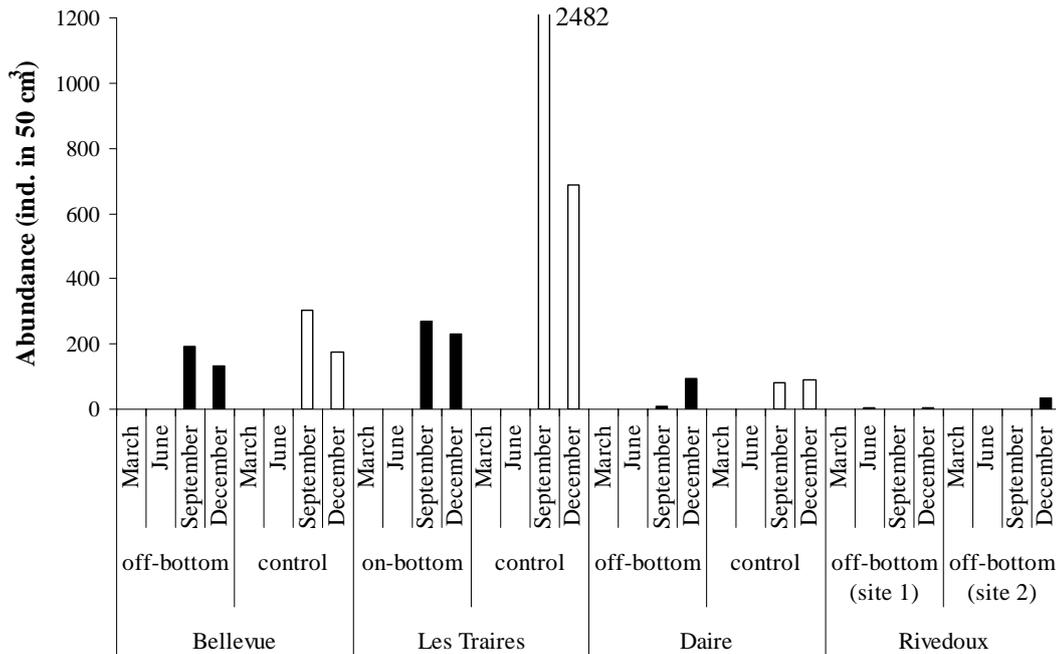


Figure 2. Abundance of living (stained) *Quinqueloculina carinatastriata* (number of stained individuals in 50 cm³ of sediment) at Bellevue, Les Traires, Daire and Rivedoux on March, June, December and September 2004 (black: oyster park; white: control).

2.8. Discussion

Along the northeast Atlantic coast, the only striate or costate species with a morphology related to *Quinqueloculina carinatastriata* is *Q. jugosa* Cushman, 1944 (e.g., Redois & Debenay, 1996; Cearreta *et al.*, 2002a; Cearreta *et al.*, 2002b; Ruiz *et al.*, 2004; Ruiz *et al.*, 2005; Debenay *et al.*, 2006; Morvan *et al.*, 2006). Nevertheless, the two species can be easily distinguished based on the almost parallel costae without a carina, both of which characterize *Q. jugosa* but not *Q. carinatastriata*. Among the species that have some morphological similarity with *Q. carinatastriata*, Le Campion (1970) reported one specimen of *Q. costata* Terquem, 1878 (renamed *Q. tenagos* Parker, 1962), in the Bassin d'Arcachon, south of the study area, but he did not provide an illustration of this single specimen, which might belong to *Q. jugosa*. One of the specimens illustrated by Terquem (1878, Pl. 6, Fig. 3)

is closely related to *Q. poeyana*, but the other ones are quite different, and this species is rather confused (Le Calvez & Le Calvez, 1958).

According to previous studies (Fig. 3), *Quinqueloculina carinatastriata* has been reported from the Red Sea (Hottinger *et al.*, 1993), the Eastern Mediterranean Sea along the Egyptian and Turkish coastlines (Avşar *et al.*, 2001; Bernasconi *et al.*, 2006), the Aegean Sea (Debenay *et al.*, 2005) and in several localities within the Adriatic and Tyrrhenian Seas (Wiesner, 1923; Daniels, 1970; Cimerman & Langer, 1991). However, our literature survey failed to detect any records of the species in coastal lagoons of the Western Mediterranean Sea or in intertidal or shallow subtidal habitats of the Atlantic coasts of Western Africa and northwestern Europe (Fig. 3). The current disjunct geographical distribution of *Q. carinatastriata* with only one Atlantic record of a well-established population, which is located far from the natural pathway between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea (Strait of Gibraltar), supports the conclusion that the species is not native to the Atlantic coast and has been introduced into the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré.

Gouletquer *et al.* (2002) stated that the Marennes-Oléron Bay and coastal areas in the vicinity of La Rochelle are particularly exposed to the introduction of non-indigenous species (NIS): at least 40 NIS have been reported in Marennes-Oléron Bay and adjacent areas from a total of 104 NIS recorded along the English Channel and French Atlantic coast since the beginning of the 19th century. However, the list provided by Gouletquer *et al.* (2002) does not include any non-indigenous foraminiferal species, neither do synopses of Leppäkoski *et al.* (2002) or Streftaris *et al.* (2005) for NIS across European waters. Similarly, the current 1032 records of the Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) database (Gollasch, 2006) do not include any non-indigenous foraminiferal species (Gollasch & Gouletquer, written communication, 2006). At a worldwide scale, a few non-indigenous foraminiferal species with naturalized populations in recipient regions have been reported to

date (e.g. McGann *et al.*, 2000), and just one non-indigenous foraminiferal species is already known from the North Sea (Hayward *et al.*, 2004). As these North Sea specimens came from populations suspected of having been introduced by transoceanic ships (McGann, written communication, 2006), this would constitute the first case of a successful introduction of a non-indigenous foraminifer into European waters. Consequently, the present results on *Quinqueloculina carinata-striata* would constitute the second described case of a successful introduction of non-indigenous foraminifera into European waters, and the first described case on the European Atlantic coast.

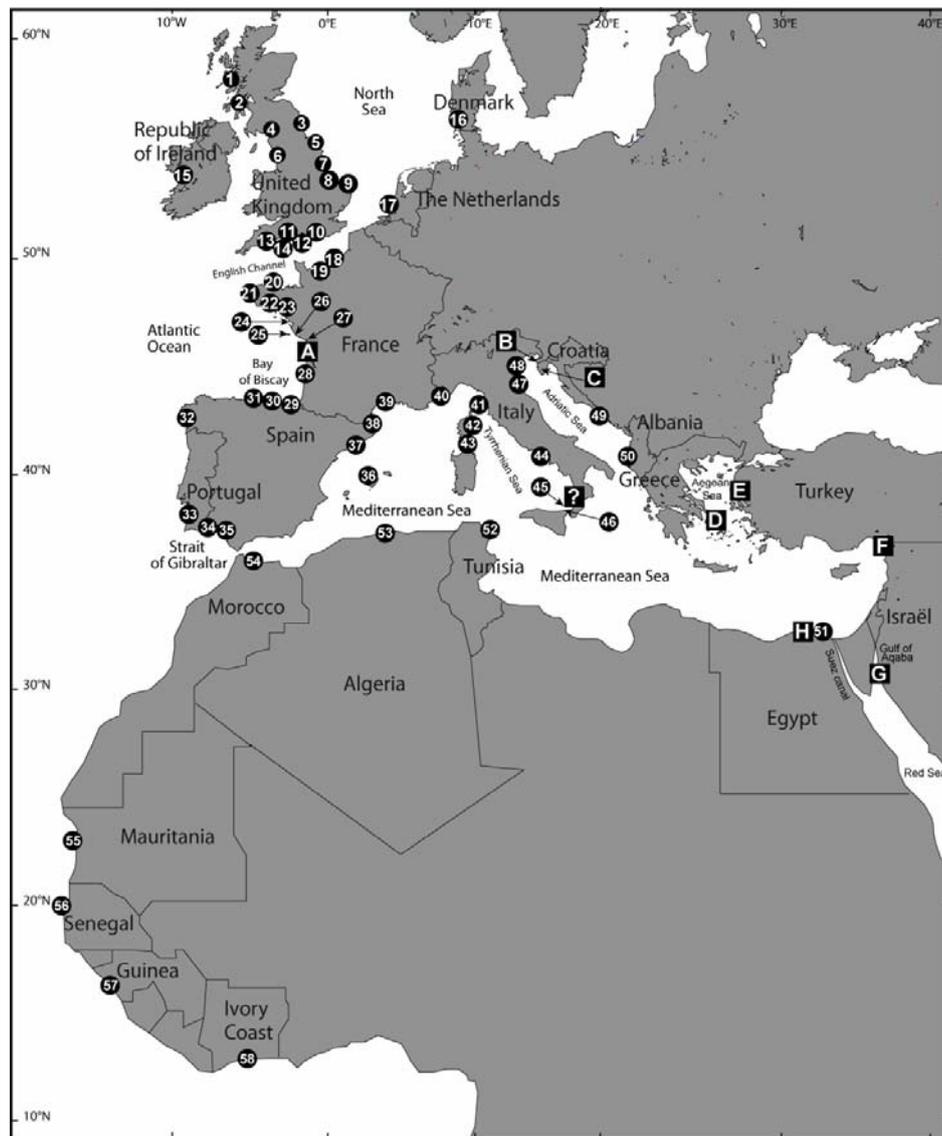


Figure 3. Location of previous studies on foraminiferal faunas in similar habitats where *Quinqueloculina carinata-striata* was mentioned (filled square) or non-mentioned (filled circle). (**MENTIONED:** **A** present study **B** Bay of Piran (Cimerman and Langer, 1991) **C** Istrian Peninsula (Wiesner, 1923 ; Daniels, 1970) **D** Naxos Island (Langer, written communication, 2007) **E** Gulf of Kalloni

(Debenay *et al.*, 2005) **F** Iskenderum Bay (Avşar *et al.*, 2001) **G** Gulf of Aqaba (Hottinger *et al.*, 1993) **H** Alexandria Harbour (Bernasconi *et al.*, 2006) **non illustrated specimen**: ? Gulf of Policastro (Sgarella *et al.*, 1983) **NON-MENTIONED**: **1** Kentra Bay **2** Training Bay **3** Alnmouth Marsh **4** Nith estuary **5** Cowpen Marsh **6** Roudsea Marsh **7** Welwick Marsh **8** Brancaster Marsh and **9** Thornham Marsh (Horton and Edwards, 2006) **10** Hamble estuary (Alve & Murray, 2001) **11** Keyhaven Marsh **12** Bury Farm **13** Arne Peninsula **14** Newton Bay and **15** Rusheen Bay (Horton & Edwards, 2006) **16** Ho Bugt (Gehrels & Newman, 2004) **17** Dutch tidal flats and salt marshes (Hofker, 1977) **18** Authie estuary (Debenay, communication, 2007) **19** Bay of Seine (Moulinier, 1967) **20** Northern Brittany and **21** Western Brittany (Rosset-Moulinier, 1972) **22** Southern Brittany (Redois & Debenay, 1996) **23** Gulf of Morbihan (Duchemin *et al.*, 2005) **24** Bay of Bourgneuf (Morvan *et al.*, 2006) **25** Ile d'Yeu (Debenay *et al.*, 2001) **26** Vie estuary (Debenay *et al.*, 2006) **27** Aiguillon cove (Armynot du Chatelet *et al.*, 2005) **28** Arcachon Bay (Le Campion, 1968) **29** Bilbao estuary (Cearreta *et al.*, 2000) **30** Plentzia estuary (Cearreta *et al.*, 2002b) **31** Santoña estuary (Cearreta, 1988) **32** Ría de Vigo (Diz *et al.*, 2006) **33** Santo André lagoon (Cearreta *et al.*, 2002a) **34** Odiel estuary (Ruiz *et al.*, 2004) **35** Huelva coast (Ruiz *et al.*, 2005) **36** Balearic Islands and **37** Cataluna coasts (Mateu, 1970) **38** Bay of Banyuls (Vénec-Peyré, 1984) **39** Prévost Lagoon (Favry *et al.*, 1998) **40** Bay of Villefranche (Le Calvez & Le Calvez, 1958) **41** Elba Island (Langer & Schmidt-Sinns, 2006) **42** Diana and d'Urbino lagoons (Guelorget *et al.*, 1999) **43** Lavezzi Islands (Langer *et al.*, 1998) **44** Gulf of Naples (Sgarella & Moncharmont Zei, 1993) **45** Vulcano (Langer, 1988) **46** Milazzo (Langer, written communication, 2007) **47** Goro Lagoon (Coccioni, 2000) **48** Gulf of Venice (Albani *et al.*, 1998) **49** Mljet Lakes (Vanicek *et al.*, 2000) **50** Karavasta, Narta and Butrinti (Guelorget *et al.*, 2000a) **51** Manzalah and Edku lagoons (Samir, 2000) **52** Tunisia coasts (Langer, written communication, 2007) **53** Bou Ismaïl Bay (Moufli-El-Houari *et al.*, 1999) **54** Nador lagoon (Guelorget *et al.*, 2000b) **55** Cap Timiris **56** Senegalian estuaries and lagoon **57** Kaloum peninsula and **58** Ebrie lagoon (Debenay *et al.*, 1987).

Apart from species deliberately introduced for aquaculture purposes, the main vectors of NIS introductions are ballast waters and/or ballast sediments, ship hull fouling and accidental releases linked to shellfish activities (Carlton, 1992 ; Gollasch, 2002 ; Leppäkoski *et al.*, 2002 ; Gollasch, 2006). For instance, among the documented NIS introductions into the Marennes-Oléron Bay and adjacent areas, 14 species have been introduced via ballast waters and/or ship hull fouling and 16 as accidental releases linked to mariculture (Gouletquer *et al.*, 2002). Ballast waters discharged from ships are recognized as a primary vector for global transport of non-indigenous aquatic species (Smith *et al.*, 1999 ; Gollasch, 2002). Among transported invertebrate taxa in ballast waters, foraminiferal species are not rare (Gollasch *et al.*, 2002) and have been recorded on numerous occasions all over the world (McGann *et al.*, 2000; see the review of Drake *et al.*, 2001). Similarly, Gollasch (2002) reported at least nine examples, including five NIS, of benthic foraminifera transported in ballast tank sediments of ships visiting German ports. Because *Quinqueloculina carinatastriata* is reported from tropical and subtropical areas, it could not be definitively excluded that living specimens of *Q. carinatastriata* might have been transported by transoceanic ships. Shellfish industries have

also led to numerous human-mediated dispersal of NIS (Carlton, 1992; Gouletquer *et al.*, 2002). Easy transportation of sediments and associated living organisms along with molluscs for aquaculture has been reviewed by Wolff & Reise (2002). Transfers of commercial molluscs, such as the European flat oyster *Ostrea edulis* Linné, the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve), have been plentiful between the Mediterranean and Atlantic shellfish areas (Sauriau, 1991 ; Gouletquer & Héral, 1997). Particular attention should be drawn to the development of the Manila clam industry in Adriatic lagoons since the mid 1980's because Italy has become the leading European producer of clams in the last decade (Flassch & Leborgne, 1992 ; Breber, 2002). As a number of accompanying NIS have been attributed to the Manila clam trade (Gofas & Zenetos, 2003), a convincing argument has been recently given by Simon-Bouhet *et al.* (2006) using mitochondrial gene sequences from the gastropod *Cyclope neritea* Linné, one of the NIS already reported from the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré by Gouletquer *et al.* (2002). This species has extended its range northward along the French Atlantic coast since the 1980's (Sauriau, 1991), and mitochondrial analyses have revealed that it was the result of multiple introductions from its Mediterranean native range, particularly from the Eastern Adriatic Sea. All sampled populations of *C. neritea* from Marennes-Oléron, Ile de Ré and Brittany appeared to have been mixed with haplotypes recorded from Eastern Adriatic lagoon populations (Simon-Bouhet *et al.*, 2006), as the result of Manila clams exchanges. Since *Q. carinatastriata* populations of this study have been sampled from intertidal areas where *C. neritea* has been previously recorded (see details in Sauriau, 1991; Bouchet & Sauriau, unpublished data), it is likely to have been introduced in sediments associated with shellfish imported from the Adriatic Sea.

Our specimens have been found in mud facies, as reported by Wiesner (1923) and Haig (1988) in their studies in the Istrian Peninsula and in the Papuan Lagoon, respectively. The

large population of *Quinqueloculina carinatastriata* (2500 living individuals in 50 cm³ of sediment) shows that this species has found favorable conditions for its growth and reproduction along the French Atlantic coast. Maximum abundance of living individuals in September suggests a massive reproduction during summer, when water and superficial sediments at low tide are the warmest, reflecting the origin of the species from warmer climates, which seems to corroborate Mediterranean and/or tropical-subtropical origin. The same timing of reproduction has been reported for other macrofaunal NIS originating from warmer regions and introduced into the Marennes-Oléron Bay and Ile de Ré in similar intertidal habitats, such as the Mediterranean gastropod *Cyclope neritea* (Sauriau, 1991; Simon-Bouhet *et al.*, 2006). Newly introduced populations of *C. neritea* have also benefited from the warming of coastal waters within the Marennes-Oléron Bay during the last two decades (Sauriau, 1991 ; Soletchnik *et al.*, 1998). Finally, the process of acclimatization and naturalization of NIS from warmer regions into temperate recipient regions with active shellfish activities and shipping ports is likely to continue in the present era of climate warming.

2.9. Acknowledgements

The authors thank D. W. Haig and an anonymous reviewer for constructive discussions about the taxonomic position of our specimens. The paper also benefited from the helpful comments of the JFR's editor C. A. Brunner and the associate-editor K. Finger. The authors are particularly grateful to M. McGann for firsthand information about non-indigenous foraminiferal species at sites worldwide, and to M. Langer for helpful information about the Mediterranean distribution of *Q. carinatastriata* and about the foraminiferal assemblages in the Western Mediterranean Sea. The authors also thank P. Gouletquer and S. Gollasch for helpful information about the EU-funded DAISIE database (Delivering Alien Invasive

Species Inventories for Europe: <http://www.europe-aliens.org/>). We are also grateful to L. Joassard, F. Mornet, D. Leguay and P. Pineau for their assistance during fieldwork, M. Bordes from the Centre Commun d'Analyses for the SEM microphotographs, M. Lebourdec from the Port of La Rochelle–Pallice Authority (Direction Départementale de l'Équipement) for information on commercial ship traffic and Y. Descatoire for graphics work. This study was funded by “Angers Agglomération” by a Ph.D. studentship given to V.M.P.B.

Synthèse générale

Afin d'établir des similitudes entre la réponse des espèces de la macrofaune et des espèces de foraminifères aux facteurs environnementaux mesurés dans les sites ostréicoles des pertuis charentais, l'analyse canonique des correspondances a été utilisée. Une première analyse canonique des correspondances a été réalisée sur les abondances moyennes de la faune vivante dans les 5 stations suivies à Rivedoux pendant 21 mois tous les 15 jours en relation avec les paramètres environnementaux et une seconde analyse canonique des correspondances a été réalisée pour l'ensemble des stations suivies dans les pertuis charentais.

Selon la première analyse canonique des correspondances (Fig. 1), les espèces sont séparées principalement selon l'axe 1 qui extrait 65 % de la variance. Les paramètres environnementaux caractérisant un milieu enrichi en matière organique et dégradé sont corrélés positivement avec l'axe 1 (teneurs en matière organique du sédiment, en carbone organique particulaire et en azote organique particulaire, teneur en phéopigments, ratio carbone:azote et carbone organique particulaire:chlorophylle *a*) alors que des valeurs positives de potentiel d'oxydo-réduction, synonymes d'une meilleure oxygénation du milieu sédimentaire, sont corrélées négativement selon l'axe 1. Les stations des parcs ostréicoles de Rivedoux (R2, R3 et R4) et hors parc ostréicole (R5) sont plus fortement corrélées avec les paramètres indiquant la perturbation de ces milieux au contraire de la station 1. Les paramètres environnementaux marquent bien l'opposition entre la station témoin de Rivedoux (R1) et les autres stations soumises aux rejets de l'ostréiculture.

Les groupes d'espèces se répartissent dans l'analyse canonique des correspondances selon ce gradient de dégradation et peuvent se scinder en 7 groupes (Fig. 1).

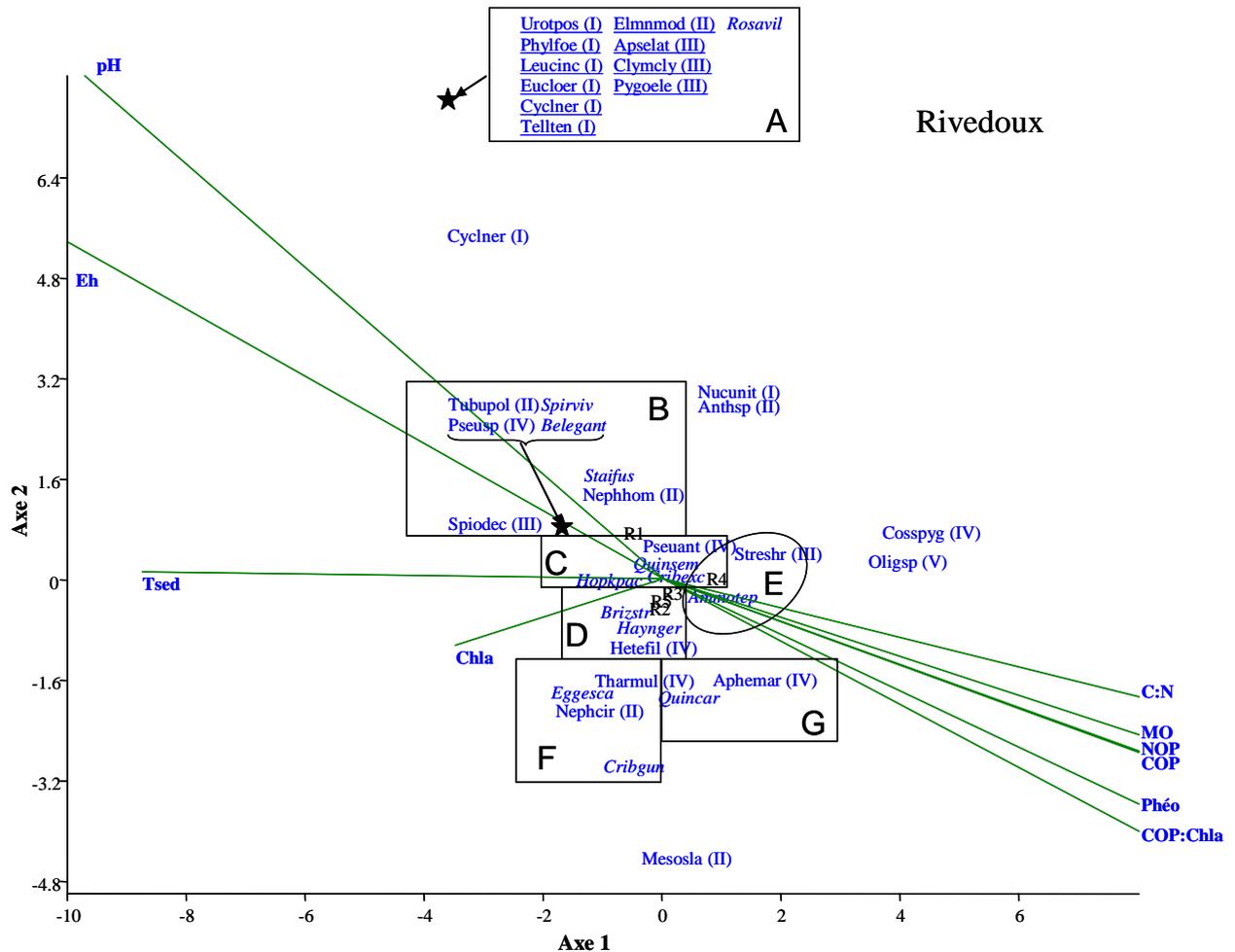


Figure 1 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur les espèces dominantes de la macrofaune et de foraminifères (abondance spécifique > 1 % abondance totale) des stations R1, R2, R3, R4 et R5 de Rivedoux en relation avec les paramètres environnementaux moyens du 6 février 2004 au 3 novembre 2005 (les espèces de la macrofaune sont suivies du numéro du groupe écologique auquel elles appartiennent et les espèces de foraminifères sont en italiques).

Le groupe A (Fig. 1) est composé de 6 espèces de la macrofaune du groupe écologique I, de 1 espèce du groupe écologique II, de 3 espèces du groupe écologique III et d'1 espèce de foraminifère *Rosalina cf. vilardeboana*. Les espèces de la macrofaune du groupe écologique I sont des espèces sensibles caractéristiques d'un milieu de bonne qualité alors que les espèces du groupe III sont des espèces tolérantes (Borja, 2006). Les espèces *Apseudes latreilli* et *Pygospio elegans* sont toutefois des espèces du groupe écologique III qui caractérisent des milieux peu perturbés (Nugues *et al.*, 1996 ; Sanz-Lazaro & Marin, sous presse). L'espèce *R. cf. vilardeboana*, typique de la station témoin R1, est ici associée à des espèces de la

macrofaune caractérisant un milieu peu perturbé. Dans la définition initiale de l'indice de confinement (Ic) (Debenay, 1990) et dans les adaptations régionales suivantes au Brésil (Debenay *et al.*, 1998), au Vietnam (Debenay & Luan, 2006) et en Méditerranée (Debenay *et al.*, 2005), le genre *Rosalina* appartient toujours à l'assemblage A (ou I), le moins affecté par le confinement ou les perturbations de l'environnement.

Le groupe B (Fig. 1) regroupe 2 espèces de la macrofaune du groupe écologique II, 1 espèce du groupe III, 1 espèce du groupe écologique IV et 3 espèces de foraminifères. Les espèces de la macrofaune des groupes écologiques III et IV sont respectivement des espèces tolérantes et opportunistes caractérisant un milieu perturbé. Les abondances de ce groupe d'espèces sont en effet moins corrélées avec des valeurs positives de Eh. Les espèces de foraminifères associées, *Sprillina vivipara*, *Buliminella elegantissima* et *Stainforthia fusiformis* semblent donc caractériser un milieu peu perturbé ou en voie de perturbation. *Stainforthia fusiformis* est par ailleurs connue pour être une espèce opportuniste (Alve, 2003). Aucune de ces espèces n'a été retenue pour les calculs précédents de l'indice de confinement (Ic).

Les groupes C, D et E (Fig. 1) sont composés d'espèces de la macrofaune des groupes écologiques III et IV. Les espèces de foraminifères *Quinqueloculina seminula*, *Hopkinsina pacifica* et *Criboelphidium excavatum* sont associées au polychète *Pseudopolydora antennata* (IV), *Brizalina striatula* et *Haynesina germanica* au polychète *Heteromastus filiformis* (IV) et *Ammonia tepida* au polychète *Streblospio shrubsolii* (III). Ces espèces de la macrofaune et ces espèces de foraminifères sont connues pour être des espèces tolérantes, indicatrices d'un milieu perturbé. Dans la baie de Kalloni, la plus proche par ses caractéristiques de la zone étudiée, *Brizalina striatula* appartient au groupe B défini pour le calcul de Ic. Dans les autres sites où Ic a été calculé, elle appartient au groupe A (I) ; *Haynesina germanica*, en Afrique, et *Haynesina* sp., en Méditerranée appartiennent au groupe

B (II) ; *Quinqueloculina seminula* et *Ammonia tepida* appartiennent au groupe B (II) au Brésil, en Afrique et au Vietnam ; *Ammonia tepida* appartient au groupe C (III) en Méditerranée. Les autres espèces n'ont pas été utilisées pour les précédents calculs de Ic. Parmi les principales espèces de foraminifères des sites étudiés, *A. tepida* semble avoir la tolérance la plus élevée à l'enrichissement en matière organique du milieu, *H. germanica* étant corrélée à la teneur en chlorophylle *a* qui constitue une source de nourriture pour cette espèce.

Les abondances des groupes d'espèces F et G sont celles qui sont le plus corrélées positivement avec les paramètres indiquant une plus nette dégradation du milieu sédimentaire (Fig. 1). Les espèces du groupe G semblent dépendantes de la teneur en chlorophylle *a* dans le sédiment. Le foraminifère *Quinqueloculina carinatastriata* est ici associé au polychète *Aphelochaeta marioni* (IV). Ce foraminifère introduit est observé principalement dans des milieux vaseux, et semble donc être une espèce robuste adaptée à l'envasement. La corrélation de ses abondances avec la teneur en chlorophylle *a* des sédiments n'est pas facilement interprétable. Les annélides *Thayx multibranchiis* (IV) et *Nephtys cirrosa* (II) sont associées aux foraminifères *Eggereloides scabrus* et *Criboelphidium gunteri*. Ces espèces de foraminifères sont opportunistes et caractérisent généralement des milieux riches en matière organique. Elles appartiennent au groupe B (II) de l'indice Ic en Afrique. *Eggereloides scabrus* appartient également au groupe B (II) en Méditerranée alors que *Criboelphidium gunteri* appartient au groupe A (I) au Brésil. La teneur en chlorophylle *a* de sédiments semble être un paramètre important pour leur développement.

Les codes utilisés pour nommer les 7 groupes d'espèces de la macrofaune et de foraminifères du site de Rivedoux ont été utilisés pour les groupes spécifiques de l'analyse canonique des correspondances réalisée sur l'ensemble des stations des pertuis charentais (Fig. 2) dans laquelle l'axe 1 extrait 41 % de la variance et l'axe 2 33 %.

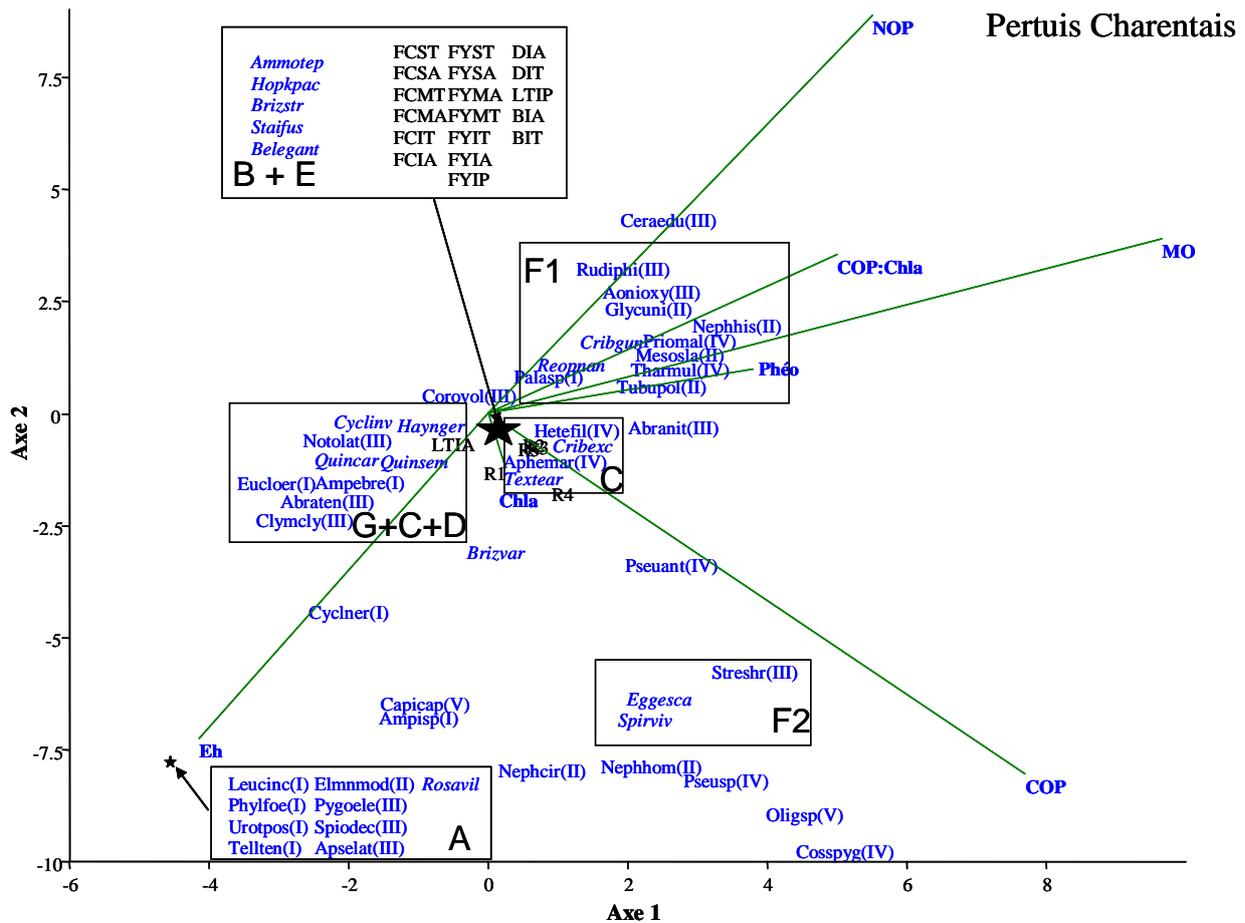


Figure 2 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse canonique des correspondances réalisées sur les espèces dominantes de la macrofaune et de foraminifères (abondance spécifique > 1 % abondance totale) des stations des pertuis charentais en relation avec les paramètres environnementaux moyens durant l'année 2004 (les espèces de la macrofaune sont suivies du numéro du groupe écologique auquel elles appartiennent et les espèces de foraminifères sont en italiques et les lettres de A à G correspondent aux groupes d'espèces établis dans la Figure 1).

Dans le groupe A, l'espèce *Rosalina cf. vilardeboana* est associée avec de nombreuses espèces des groupes écologiques I, II et III. Les abondances de ces espèces sont corrélées avec le potentiel d'oxydoréduction. Ces espèces sont donc sensibles à l'oxygénation du milieu et caractérisent ainsi un milieu avec un bon état écologique.

Les espèces des groupes B, E et F sont ici regroupées proche du centre de l'analyse canonique des correspondances. Elles sont associées à des espèces des groupes écologiques III et IV confirmant ainsi leur statut d'espèces tolérantes. La teneur en oxygène semble peu limitante pour ces espèces et la teneur en chlorophylle *a* importante pour les espèces *Criboelphidium excavatum* et *Textularia earlandi*.

Le groupe d'espèces F regroupe des espèces caractéristiques d'un milieu perturbé dans les deux analyses canoniques des correspondances. Les abondances de ces espèces sont corrélées positivement avec la teneur en azote organique particulaire, en matière organique, en phéopigments et le ratio carbone organique particulaire:chlorophylle *a* indicateur de la dégradation du milieu pour le groupe F1 (Fig. 2) et la teneur en carbone organique particulaire pour le groupe F2. L'espèce *Criboelphidium gunteri* semble ainsi plus proche de l'écologie des espèces du groupe écologique IV et l'espèce *Eggereloides scabrus* de l'espèce *Streblospio shrubsolii* appartenant au groupe écologique III.

Les espèces des groupes G, C et D sont regroupées dans un même ensemble dans l'ACC (Fig. 2). Les foraminifères *Quinqueloculina seminula*, *Q. carinatastriata*, *Cyclogyra involvens* et *Haynesina germanica* sont associés à des espèces de la macrofaune des groupes écologiques I et III. Les abondances de ces espèces sont corrélées positivement avec des valeurs de potentiel d'oxydoréduction positives, *H. germanica* étant celle qui est la moins corrélée avec le Eh confirmant son statut d'espèce plus tolérante.

A la vue des ces résultats et selon l'état des connaissances sur les espèces sensibles, tolérantes et opportunistes de la macrofaune et des foraminifères, il est possible d'envisager le classement suivant des espèces de foraminifères au sein des groupes écologiques de polluosensibilité établis pour la macrofaune :

- groupe écologique I : *Rosalina* cf. *vilardeboana*
- groupe écologique II ou III : *Quinqueloculina seminula*, *Q. carinatastriata*
- groupe écologique III : *Criboelphidium excavatum*, *Haynesina germanica*, *Brizalina striatula*, *Eggereloides Scabrus*, *Spirulina vivipara*, *Buliminella elegantissima*, *Stainforthia fusiformis*, *Hopkinsina pacifica*, *Textularia earlandi*, *Cyclogyra involvens*
- groupe écologique III ou IV : *Ammonia tepida*
- groupe écologique IV : *Criboelphidium gunteri*.

Ce classement des espèces de foraminifères pourra être utilisé pour une adaptation de Ic aux côtes atlantiques françaises. De plus, ce classement ne concerne que les espèces dominantes dans les assemblages vivants observés. Il serait intéressant de mieux connaître l'écologie de ces espèces afin de les classer dans ces groupes écologiques.

En utilisant les propriétés des foraminifères vivants et de la macrofaune benthique, il est donc possible de classer les différentes stations suivant leur statut écologique. Ainsi, suivant le traitement imposé par l'homme à une zone intertidale (de témoin à culture sur table), le milieu est de plus en plus perturbé (Fig. 3). Le statut écologique n'atteint toutefois qu'un statut « moyen » en cas de présence de cultures sur table, caractérisant un effet modéré des cultures ostréicoles sur le milieu benthique. La position du site au sein des pertuis charentais exacerbe ou limite les effets de l'ostréiculture. Ainsi, le traitement « allée » appliqué à un site confiné à l'hydrodynamisme limité a un effet plus perturbant sur le milieu que dans un site plus ouvert où l'hydrodynamisme favorise une dispersion des biodépôts.

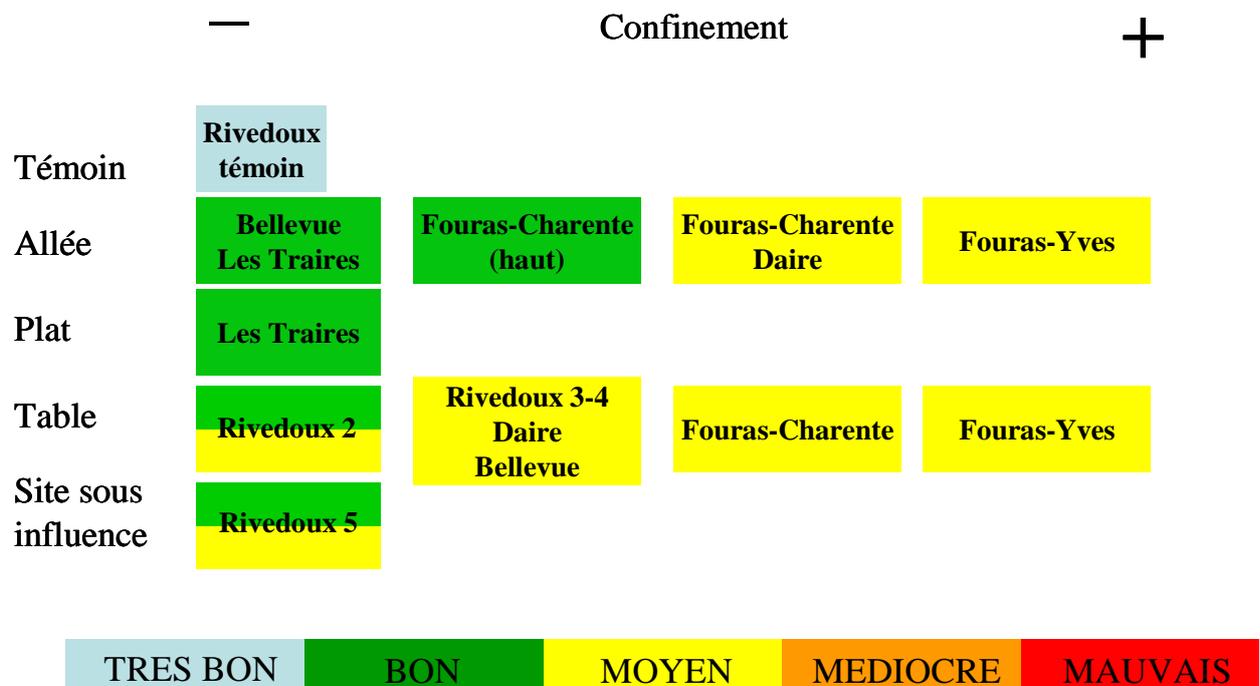


Figure 3 : Statut écologique des stations suivies dans les pertuis charentais

Conclusions générales et perspectives

L'objectif principal de cette étude était de déterminer à travers plusieurs indicateurs les effets de l'ostréiculture sur le compartiment benthique d'un écosystème littoral comme les pertuis charentais. Pour cela, des approches complémentaires ont été utilisées allant de la caractérisation des paramètres du sédiment à la dynamique et la composition des assemblages de la macrofaune et des foraminifères. Les effets des deux méthodes de cultures utilisées dans les pertuis charentais, à savoir la culture sur table et à plat, ont été évalués.

Les sédiments des zones ostréicoles des pertuis sont enrichis en particules fines (< 63 μm) par les fécès et les pseudofécès rejetés par l'huître *Crassostrea gigas*. Ces biodépôts enrichissent significativement le sédiment en matière organique avec des taux allant jusqu'à 12 % et en carbone organique particulaire jusqu'à 15-20 $\mu\text{g mg}^{-1}$. Les rapports isotopiques mesurés pour le carbone et l'azote dans ces sédiments confirment l'origine, en partie ostréicole, de la matière organique sédimentée. L'accumulation de matière organique dans les sédiments favorise des hypoxies temporaires. En effet, la matière organique en se dégradant consomme de grandes quantités d'oxygène. Ainsi, dans le site de Ronce-Perquis, la reminéralisation de la matière organique pendant la période printemps-été associée à une hypoxie du milieu a favorisé la production de sulfures et d'ammonium, substances potentiellement toxiques pour la faune vivante. Les biodépôts favorisent aussi la production microalgale. Les teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments sont ainsi supérieures dans les sédiments des zones ostréicoles des pertuis charentais comparées aux valeurs mesurées lors des travaux antérieurs dans des sites intertidaux de la même zone non soumis à l'ostréiculture.

Les assemblages de la faune vivante sont profondément affectés par la présence de l'ostréiculture (Fig. 1). Les modifications physico-chimiques des sédiments perturbent l'équilibre des assemblages de la macrofaune et des foraminifères vivants benthiques. La diversité des assemblages diminue dans les stations soumises à l'ostréiculture. Des augmentations rapides des abondances, suivies d'épisodes intenses de mortalité, caractérisent

la dynamique des espèces. Une telle irrégularité est caractéristique d'un milieu perturbé. Dans les sédiments des zones ostréicoles, les espèces tolérantes de la macrofaune (*Cirratulidae*, *Spionidae*, *Capitellidae*) et des foraminifères (*Ammonia tepida* et *Criboelphidium gunteri*) sont favorisées (Fig. 1). Ces espèces sont particulièrement bien adaptées à l'enrichissement en matière organique et sont capables de supporter les hypoxies temporaires du milieu observées. La réaction des assemblages de la macrofaune et des foraminifères à la dégradation du milieu sédimentaire est similaire dans tous les sites prospectés dans les pertuis charentais. Il est ainsi possible d'établir un parallèle entre la typologie en groupes écologiques de polluo-sensibilité permettant de classer les espèces de la macrofaune benthique et les espèces de foraminifères. Une tentative de classement au sein de ces groupes écologiques des espèces de foraminifères dominant les assemblages a été tentée.

Dans le site témoin, les assemblages de la faune benthique sont dominés par des espèces sensibles (*Amphipodes*, *Rosalina cf. vilardeboana*), marquant ainsi l'antagonisme entre les zones cultivées et non-cultivées. A contrario, lorsque les cultures d'huîtres sont retirées, les assemblages passent relativement rapidement d'un état perturbé à un état normal, caractérisant l'effet modéré et réversible de la présence de l'ostréiculture sur la faune. La qualité écologique du milieu, déterminée à l'aide de l'indice AMBI est moyenne, mais correspond plutôt à un état de perturbation légère de l'environnement.

La comparaison des deux méthodes de culture (à plat et sur table) a montré que la culture à plat est moins perturbante pour le milieu que la culture sur table (Fig. 1). La présence des tables à huîtres modifie l'hydrodynamisme des sites ostréicoles et favorise l'envasement et l'enrichissement en matière organique de ces zones. Les espèces tolérantes et opportunistes sont plutôt communes dans les sédiments sous-jacents aux tables à huîtres au contraire des sédiments des parcs de cultures à plat avec une prédominance d'espèces des groupes écologiques I, II et III.

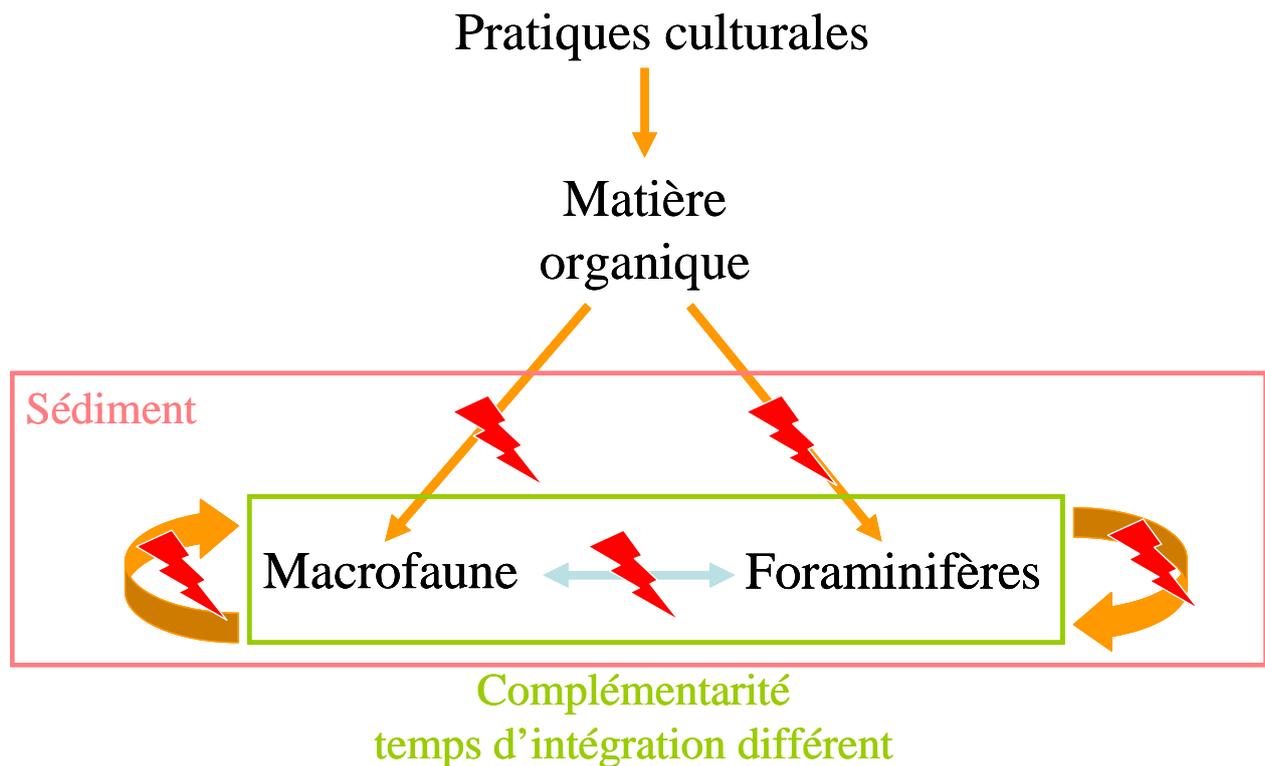


Figure 1 : Schéma conceptuel de l'influence de l'activité ostréicole (éclair rouge) sur les flux de matière organique. La présence de cultures ostréicoles modifie les flux de matière organique vers le sédiment, favorisant les espèces tolérantes de la faune benthique. La modification de la diversité spécifique modifie aussi la diversité fonctionnelle au sein des assemblages de la faune benthique. Le fonctionnement de la colonne sédimentaire est perturbé et l'interaction entre la macrofaune et les foraminifères s'en trouve altérée. La macrofaune et les foraminifères vivants benthiques s'avèrent des bio-indicateurs complémentaires vis à vis de l'enrichissement en matière organique.

L'étude de la bioturbation a montré le lien qui existe entre le mode de bioturbation de la macrofaune et la répartition verticale des foraminifères. En milieu non-ostréicole, les foraminifères benthiques vivants profitent des micro-habitats créés par l'activité bioturbatrice de la macrofaune. La modification de la diversité spécifique dans les zones ostréicoles a un effet direct sur la diversité fonctionnelle des assemblages de la macrofaune. En plus de la sélection directe des espèces par les conditions du milieu, les effets indirects dus à la réduction des structures biogènes tridimensionnelles limitent les niches colonisables par les foraminifères vivants. Dans ces zones, la bioturbation par les annélides polychètes est faible, limitant ainsi la répartition des foraminifères aux couches très superficielles du sédiment.

Toutefois, l'étude de l'interaction entre la répartition verticale des foraminifères et l'activité bioturbatrice de la macrofaune n'a pas permis d'établir la nature de la migration des foraminifères dans le sédiment (passive ou active). Même si la capacité des foraminifères à se déplacer et à migrer dans le sédiment est connue, la locomotion et les mouvements verticaux sont des phénomènes qui restent peu étudiés chez les foraminifères. Ainsi, il est possible que la modification des propriétés rhéologiques des sédiments sous-jacents aux tables ostréicoles puisse être un frein dans la recherche de nourriture et l'accès à la ressource de ces espèces. Au cours de cette étude, il n'a pas été possible d'étudier la géochimie de la colonne sédimentaire (profil d'oxygène, pH, sulfures, ammonium). Il serait intéressant de compléter cette étude sur l'interaction entre la macrofaune et les foraminifères en y associant des mesures des paramètres sédimentaires.

Les résultats obtenus ici montrent bien l'intérêt d'une étude pluridisciplinaire pour évaluer l'état écologique d'un milieu. Le classement des foraminifères dans les groupes écologiques de la macrofaune nécessite toutefois d'être poursuivi et affiné pour envisager la publication d'un indice basé sur le même principe que l'indice AMBI ou IE2C. Des études dans d'autres types d'habitats pourront valider ce classement. Dans cette étude, seul l'indice AMBI a été utilisé. Il serait intéressant d'appliquer d'autres indices dans ces zones ostréicoles pour valider les conclusions issues de l'indice AMBI et pour valider leurs utilisations dans les vasières intertidales des pertuis charentais. La combinaison de la macrofaune et des foraminifères s'avère intéressante dans des études d'impacts, et leur application en ingénierie écologique pertinente. Un autre site ostréicole va faire l'objet du même type de suivi sur le sédiment, la macrofaune et les foraminifères avec pour objectif de valider les conclusions issues de l'étude dans les pertuis charentais. Il s'agit de la Baie de Veys en Normandie. Des prélèvements de sédiments permettront d'établir les caractéristiques des paramètres environnementaux des sédiments et la composition des assemblages de la macrofaune et des

foraminifères. Il sera ainsi intéressant de pouvoir comparer la réponse de deux écosystèmes soumis à la même pression anthropique. De plus, une nouvelle technique de culture est en cours d'installation dans les pertuis charentais. Les huîtres vont être cultivées en eaux profondes sur des filières dans les pertuis Breton et d'Antioche. Les effets de ce nouveau type de culture seront-ils les mêmes que les deux types de cultures traditionnellement utilisées ? *A priori*, l'hydrodynamisme plus important en immersion continue en eaux profondes dans les pertuis devrait limiter d'autant plus les effets sur le milieu sédimentaire comparé aux techniques de culture sur tables et à plat.

Références bibliographiques

A

- Albani, A., Serandrei Barbero, R. & Donnici, S., sous presse. Foraminifera as ecological indicators in the Lagoon of Venice, Italy. *Ecol. Ind.*
- Albani, A.D., 1978. Recent foraminifera of an estuarine environment in Broken Bay, New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 29: 355-398.
- Albani, A.D., Favero, V.M. & Serandrei Barbero, R., 1998. Distribution of sediment and benthic foraminifera in the Gulf of Venice, Italy. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 46: 251-265.
- Albayrak, S., Balkis, H., Zenetos, A., Kurun, A. & Kubanç, C., 2006. Ecological quality status of coastal benthic ecosystems in the Sea of Marmara. *Mar. Pollut. Bull.*, 52: 790-799.
- Aldredge, A.L., Gotschalk, C.C. & MacIntyre, S., 1987. Evidence for sustained residence of macrocrustacean fecal pellets in surface waters off Southern California. *Deep-Sea Res. Pt. II*, 34: 1641-1652.
- Alve, E., 1990. Variations in estuarine foraminiferal biofacies with diminishing oxygen conditions in Drammensfjord, SE Norway. In: Hemleben, C.E.A. (Editeur), *Paleoecology, biostratigraphy, paleoceanography and taxonomy of agglutinated foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 661-694.
- Alve, E., 1991. Benthic foraminifera in sediment cores reflecting heavy metal pollution in Sorfjord, Western Norway. *J. Foramin. Res.*, 21: 1-19.
- Alve, E. & Murray, J.W., 1994. Ecology and taphonomy of benthic foraminifera in a temperate mesotidal inlet. *J. Foramin. Res.*, 24: 18-27.
- Alve, E., 1995a. Benthic foraminiferal distribution and recolonization of formerly anoxic environments in Drammensfjord, southern Norway. *Mar. Micropaleontol.*, 25: 169-186.
- Alve, E., 1995b. Benthic foraminiferal responses to estuarine pollution: a review. *J. Foramin. Res.*, 25: 190-203.

- Alve, E., 1999. Colonization of new habitats by benthic foraminifera: a review. *Earth Sci. Rev.*, 46: 167-185.
- Alve, E. & Murray, J.W., 1999. Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 146: 171-193.
- Alve, E. & Murray, J.W., 2001. Temporal variability in vertical distributions of live (stained) intertidal foraminifera, southern England. *J. Foramin. Res.*, 31: 12-24.
- Alve, E., 2003. A common opportunistic foraminiferal species as an indicator of rapidly changing conditions in a range of environments. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 57: 501-514.
- Angel, D.L., Verghese, S., Lee, J.J., Saleh, A.M., Zuber, D., Lindell, D. & Symons, A., 2000. Impact of a net cage fish farm on the distribution of benthic foraminifera in the northern Gulf of Eilat (Aqaba, Red Sea). *J. Foramin. Res.*, 30: 54-65.
- Annin, V.K., 2001. Benthic foraminifera assemblages as bottom environmental indicators, Posiet Bay, Sea of Japan. *J. Asian. Earth Sci.*, 20: 9-29.
- Armynot du Chatelet, E., 2003. Evaluation des possibilités d'utilisation des foraminifères comme bio-indicateurs de pollution dans les environnements paraliques. Thèse de doctorat, Université d'Angers, 336 p.
- Armynot du Chatelet, E., Debenay, J.-P., Degré, D. & Sauriau, P.-G., 2005. Utilisation des foraminifères benthiques comme indicateurs de paléo-niveaux marins ? Etude du cas de l'anse de l'Aiguillon. *CR. Palevol.*, 4: 209-223.
- Armynot du Châtelet, E., Debenay, J.-P. & Soulard, R., 2004. Foraminiferal proxies for pollution monitoring in moderately polluted harbors. *Environ. Pollut.*, 127: 27-40.
- Avşar, N., Meriç, E. & Ergin, M., 2001. Foraminiferal content of the benthogenic sediments in the Iskenderun Bay. *Yerbilimleri, Ankara*, 24: 97-112.

B

- Baccaert, J., 1987. Distribution patterns and taxonomy of benthic foraminifera in the Lizard Island reef complex, Northern Great Barrier Reef, Australia. University of Liège, 800 p.
- Bachelet, G., 1979. Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde. Thèse de 3^{ème} cycle, Université Paris VI, 163 p.
- Balesdent, J. & Mariotti, A., 1987. Natural ¹³C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics. *Soil Biology Biochemistry*, 19: 25-30.
- Barmawidjaja, D.M., Jorissen, F.J., Puskaric, S. & Van der Zwaan, B., 1992. Microhabitat selection by benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea. *J. Foramin. Res.*, 22: 297-317.
- Bergin, F., Kucuksezgin, F., Uluturhan, E., Barut, I.F., Meric, E., Avşar, N. & Nazik, A., 2006. The response of benthic foraminifera and ostracoda to heavy metal pollution in Gulf of Izmir (Eastern Aegean Sea). *Est. Coast. Shelf Sci.*, 66: 368-386.
- Bernasconi, M.P., Melis, R. & Stanley, J.-D., 2006. Benthic biofacies to interpret Holocene environmental changes and human impact in Alexandria's Eastern Harbour, Egypt. *The Holocene*, 16: 1163-1176.
- Bernhard, J.M., 1988. Postmortem vital staining in benthic foraminifera: duration and importance in population and distributional studies. *J. Foramin. Res.*, 18: 143-146.
- Bernhard, J.M., 1989. The distribution of benthic foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 34: 1131-1141.
- Bernhard, J.M. & Bowser, S.S., 1992. Bacterial biofilms as a trophic resource for certain benthic foraminifera. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 83: 263-272.
- Bernhard, J.M., 1993. Experimental and field evidence of Antarctic foraminiferal tolerance to anoxia and hydrogen sulfide. *Mar. Micropaleontol.*, 20: 203-214.

- Bernhard, J.M. & Bowser, S.S., 1999. Benthic foraminifera of dysoxic sediments: chloroplast sequestration and functional morphology. *Earth Sci. Rev.*, 46: 149-165.
- Bernhard, J.M., Ostermann, D.R., Williams, D.S. & Blanks, J.K., 2006. Comparison of two methods to identify live benthic foraminifera: a test between Rose Bengal and CellTracker green with implications for stable isotope paleoreconstructions. *Palaeoceanography*, 21: PA4210, doi: 10.1029/2006PA001290.
- Blais-Stevens, A. & Patterson, T.R., 1998. Environmental indicator potential of foraminifera from Saanich Inlet, Vancouver Island, British Columbia, Canada. *J. Foramin. Res.*, 28: 201-219.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.-M., Orvain, F. & Sauriau, P.-G., 2001. Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 264: 85-100.
- Blondel, J., 1979. *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 p.
- Blott, S.J. & Pye, K., 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Proc. Land.*, 26: 1237-1248.
- Boespflug, X., Ross, N., Long, B. & Dumais, J.F., 1994. Tomodensitométrie axiale : relation entre l'intensité tomographique et la densité de la matière. *Can. J. Earth. Sci.*, 31: 426-434.
- Boltovskoy, E. & Lena, H., 1969a. Seasonal occurrences of some living foraminifera in Puerto Deseado (Patagonia, Argentina). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 39: 87-95.
- Boltovskoy, E. & Lena, H., 1969b. Microdistribution des foraminifères benthoniques vivants. *Revue de micropaléontologie*, 12: 177-185.
- Borja, A., Franco, J. & Perez, V., 2000. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within european estuarine and coastal environments. *Mar. Pollut. Bull.*, 40: 1100-1114.
- Borja, A., Franco, J. & Muxika, I., 2003a. Classification tools for marine ecological quality assessment: the usefulness of macrobenthic communities in an area affected by submarine outfall, ICES CM 2003/ Session J-02, Tallinn, Estonia.

- Borja, A., Muxika, I. & Franco, J., 2003b. The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, 46: 835-845.
- Borja, A., Franco, J. & Muxika, I., 2004a. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools. *Mar. Pollut. Bull.*, 48: 405-408.
- Borja, A., Franco, J., Valencia, V., Bald, J., Muxika, I., Belzunce, M.J. & Solaun, O., 2004b. Implementation of the European water framework directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Mar. Pollut. Bull.*, 48: 209-218.
- Borja, A. & Muxika, I., 2005a. Do benthic indicator tool respond to all impact sources?, the case of AMBI (Azti Marine Biotic Index). In: Magni, P., Hyland, J., Manzella, G., Rumohr, H., Viaroli, P. & Zenetos, A. (Editeurs), workshop "Indicators of stress in the marine benthos". UNESCO-IOC, Paris, Torregrande-Oristano, Italy, pp. 46.
- Borja, A. & Muxika, I., 2005b. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Mar. Pollut. Bull.*, 50: 787-789.
- Borja, A., 2006. AMBI Software. Species list. AZTI-Tecnalia Marine Research Division, July 2006.
- Borja, A., Muxika, I. & Franco, J., 2006. Long-term recovery of soft-bottom benthos following urban and industrial sewage treatment in the Nervion estuary (southern Bay of Biscay). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 313: 43-55.
- Borja, A., Josefson, A.B., Miles, A., Muxika, I., Olsgard, F., Phillips, G., Rodriguez, J.G. & Rygg, B., sous presse. An approach to the intercalibration of benthic ecological status assessment in the North Atlantic ecoregion, according to the European Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.*
- Bouchet, V.M.P., Debenay, J.-P. & Sauriau, P.-G., 2007. First report of *Quinqueloculina carinatastriata* (Wiesner, 1923) (Foraminifera) along the French Atlantic coast (Marennes Oléron Bay and Ile de Ré). *J. Foramin. Res.*, 37 : 204-212.

- Bouchet, V.M.P., Debenay, J.-P., Sauriau, P.-G., Radford-Knoery, J. & Soletchnik, P., sous presse. Effects of short-term environmental disturbances on living benthic foraminifera during the Pacific oyster summer mortality in the Marennes-Oléron Bay (France). *Mar. Environ. Res.*
- Boudreau, R.E.A., Patterson, T.R., Dalby, A.P. & McKillop, W.B., 2001. Non-marine occurrence of the foraminifer *Cibroelphidium gunteri* in northern Lake Winnipegosis, Manitoba, Canada. *J. Foramin. Res.*, 31: 108-119.
- Bradshaw, J.S., 1961. Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Contr. Cushman Found. Foramin. Res.*, 12: 87-106.
- Breber, P., 2002. Introduction and acclimatisation of the Pacific carpet clam, *Tapes philippinarum*, to Italian waters. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S. & Olenin, S. (Editeurs), *Invasive aquatic species of Europe: distributions, impacts and management*. Kluwer Scientific, Dordrecht, pp. 120-126.
- Brotas, V., Cabrita, T., Portugal, A., Serôdio, J. & Catarino, F., 1995. Spatio-temporal distribution of microphytobenthic biomass in intertidal flats of Tagus estuary. *Hydrobiologia*, 300/301: 93-104.
- Burone, L., Venturini, N., Sprechmann, P., Valente, P. & Muniz, P., 2006. Foraminiferal responses to polluted sediments in the Montevideo coastal zone, Uruguay. *Mar. Pollut. Bull.*, 52: 61-73.
- Buzas-Stephens, P., Pessagno, E.A. & Bowen, C.J., 2003. Foraminiferal response to habitat disruption: Arroyo Colorado, Texas. *J. Foramin. Res.*, 33: 294-308.
- Buzas, M.A. & Severin, K.P., 1982. Distribution and systematics of Foraminifera in the Indian River, Florida. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 16: 1-73.
- Buzas, M.A., Hayek, L.C., Reed, S.A. & Jett, J.A., 2002. Foraminiferal densities over five years in the Indian River Lagoon, Florida: a model of pulsating patches. *J. Foramin. Res.*, 32.

C

- Cariou-Le Gall, V., 1995. Répartition spatio-temporelle du microphytobenthos dans un sédiment vaseux intertidal du bassin de Marennes-Oléron et étude expérimentale de sa remise en suspension. Thèse de doctorat, Université de Paris 6, 204 p.
- Carlton, J.T., 1992. Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective. *J. Shellfish Res.*, 11: 489-505.
- Carvalho, S., Barata, M., Pereira, F., Gaspar, M.B., da Fonseca, L.C. & Pousao-Ferreira, P., 2006. Distribution patterns of macrobenthic species in relation to organic enrichment within aquaculture earthen ponds. *Mar. Pollut. Bull.*, 52: 1573-1584.
- Carvalho, S., Gaspar, M.B., Moura, A., Vale, C., Antunes, P., Gil, O., da Fonseca, L.C. & Falcao, M., sous presse. The use of the marine biotic index AMBI in the assessment of the ecological status of the Obidos lagoon (Portugal). *Mar. Pollut. Bull.*
- Castel, J., Labourg, P.-J., Escaravage, V., Auby, I. & Garcia, M.E., 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 28: 71-85.
- Cearreta, A., 1988. Population dynamics of benthic foraminifera in the Santoña Estuary, Spain. *Revue de Paléobiologie, Genève, spéc. n°2 Benthos'86*: 721-724.
- Cearreta, A., Irabien, M.J., Leorri, E., Yusta, I., Croudace, I.W. & Cundy, A.B., 2000. Recent anthropogenic impacts on the Bilbao Estuary, northern Spain: geochemical and microfaunal evidence. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 50: 571-592.
- Cearreta, A., Alday, M., Freitas, M.C., Andrade, C. & Cruces, A., 2002a. Modern foraminiferal record of alternating open and restricted environmental conditions in the Santo André lagoon, SW Portugal. *Hydrobiologia*, 475/476: 21-27.

- Cearreta, A., Irabien, M.J., Ulibarri, I., Yusta, I., Croudace, I.W. & Cundy, A.B., 2002b. Recent salt marsh development and natural regeneration of reclaimed areas in the Plentzia Estuary, N. Spain. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 54: 863-886.
- Chamberlain, J., Fernandes, T.F., Read, P., Nickell, T.D. & Davies, I.M., 2001. Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding surficial sediments. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 411-416.
- Cheney, D.P., MacDonald, B.F. & Elston, R.A., 2000. Summer mortality of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg): initial findings on multiple environmental stressors in Puget Sound, Washington. *J. Shellfish Res.*, 19: 353-359.
- Christensen, P.B., Glud, R.N., Dalsgaard, T. & Gillespie, P., 2003. Impacts of longline mussel farming on oxygen and nitrogen dynamics and biological communities of coastal sediments. *Aquaculture*, 218: 567-588.
- Cifuentes, L.A., Sharp, J.H. & Fogel, M.L., 1988. Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 1102-1115.
- Cimerman, F. & Langer, M.R., 1991. Mediterranean Foraminifera. Slovenian Academy of Natural Sciences, and the Scientific Research Center of the Slovenian Academy of Sciences and Arts, Ljubljana, 118 p.
- Clavier, J., 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non exondable. *Cah. Biol. Mar.*, 25: 141-152.
- Cline, J.D., 1969. Determination of hydrogen sulfide in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 454-458.
- Coccioni, R., 2000. Benthic foraminifera as bioindicators of heavy metal pollution. A case study from the Goro Lagoon (Italy). In: Martin, R.E. (Editeur), *Environmental Micropaleontology*, Volume 15 of *Topics in Geobiology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 71-103.

- Cognié, B. & Barillé, L., 1999. Does bivalve mucus favour the growth of their main food source, microalgae ? *Oceanol. Acta*, 22: 441-450.
- Colijn, F. & de Jonge, V.N., 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14: 185-196.
- Collins, E.S., Scott, D.B., Gayes, P.T. & Medioli, F.S., 1995. Foraminifera in Winyah Bay and North Inlet marshes, South Carolina: relationship to local pollution sources. *J. Foramin. Res.*, 25: 212-223.
- Collison, P., 1980. Vertical distribution of foraminifera off the coast of Northumberland. *J. Foramin. Res.*, 10: 75-78.
- Corbera, J. & Cardell, M.J., 1995. Cumaceans as indicators of eutrophication on soft bottoms. *Sci. Mar.*, 50: 63-69.
- Costil, K., Royer, J., Ropert, M., Soletchnik, P. & Mathieu, M., 2005. Spatio-temporal variations in biological performances and summer mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Normandy. *Helgol. Mar. Res.*, 59: 286-300.
- Crémer, J.-F., Long, B., Locat, J. & Desrosiers, G., 2000. Application de la tomodesitométrie à l'étude de la densité des sédiments et à la caractérisation des structures sédimentaires : exemple des sédiments déposés dans le Saguenay après la crue de 1996, 53ème conférence canadienne de géotechnique, pp. 153-160.
- Culver, S.J. & Buzas, M.A., 1995. The effects of anthropogenic habitat disturbance, habitat destruction, and global warming on shallow marine benthic foraminifera. *J. Foramin. Res.*, 25: 204-211.
- Culver, S.J. & Horton, B.P., 2005. Infaunal marsh foraminifera from the Outer Banks, North Carolina, U.S.A. *J. Foramin. Res.*, 35: 148-170.
- Cushman, J.A., 1944. Foraminifera from the shallow water of New England coast. Cushman Laboratory for Foraminiferal Research, spec. publ. 12: 1-37.

D

- d'Orbigny, A., 1839. Foraminifères. In: Sagra, R., de la (Editeur), Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba. A. Bertrand, Paris, pp. 224.
- da Costa, K.G. & Nalesso, R.C., 2006. Effects of mussel farming on macrobenthic community structure in Southeastern Brazil. *Aquaculture*, 258: 655-663.
- Daget, T.J., 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- Daniels, C.H.v., 1970. Quantitative ökologische Analyse der zeitlichen und räumlichen Verteilung rezenter Foraminiferen im Limski kanal bei Rovinj (nördliche Adria). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, Göttingen, 8: 1-109.
- Dauer, D.M., 1993. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Mar. Pollut. Bull.*, 26: 249-257.
- Dauer, D.M., Luckenbach, M.W. & Rodi, A.J.J., 1993. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Mar. Biol.*, 116: 507-518.
- Dauvin, J.-C. & Ruellet, T., 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Mar. Pollut. Bull.*, 55: 215-224.
- Dauvin, J.-C. & Ruellet, T., sous presse. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Mar. Pollut. Bull.*
- Dauvin, J.-C., Ruellet, T., Desroy, N. & Janson, A.-L., sous presse. The ecological quality status of the Bay of Seine and the Seine estuary: use of biotic indices. *Mar. Pollut. Bull.*
- Davoult, D., Dewarumez, J.-M. & Migné, A., 1998. Long-term changes (1979-1994) in two coastal benthic communities (English Channel): analysis of structural developments. *Oceanol. Acta*, 21: 609-617.
- De Grave, S., Moore, S.J. & Burnell, G., 1998. Changes in benthic macrofauna associated with intertidal oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) culture. *J. Shellfish Res.*, 17: 1137-1142.

- de Jonge, V.N. & Colijn, F., 1994. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 9-21.
- de Montety, L., Long, B., Desrosiers, G., Crémer, J.-F., Locat, J. & Stora, G., 2003. Utilisation de la scanographie pour l'étude des sédiments : influence des paramètres physiques, chimiques et biologiques sur la mesure des intensités tomographiques. *Can. J. Earth. Sci.*, 40: 937-948.
- de Rijk, S., 1995. Salinity control on the distribution of salt marsh foraminifera (Great Marshes, Massachusetts). *J. Foramin. Res.*, 25: 156-166.
- De Rijk, S., Jorissen, F.J., Rohling, E.J. & Troelstra, S.R., 2000. Organic flux control on bathymetric zonation of Mediterranean benthic foraminifera. *Mar. Micropaleontol.*, 40: 151-166.
- Debenay, J.-P., 1983. Distribution des foraminifères vivants et des tests vides en baie de Bourgneuf. Doctorat de 3^{ème} cycle, Université Pierre et Marie Curie, 196 p.
- Debenay, J.-P., Arfi, R. & Konate, S., 1987. Foraminifères récents des milieux paraliques des côtes d'Afrique de l'Ouest. *Géologie méditerranéenne, Marseille*, 14: 5-13.
- Debenay, J.-P., 1990. Recent foraminiferal assemblages and their distribution related to environmental stress in the paralic environments of West Africa (Cape Timiris to Ebrie Lagoon). *J. Foramin. Res.*, 20: 267-282.
- Debenay, J.-P., Pawlowski, J. & Decrouez, D., 1996. Les foraminifères actuels. Masson, Paris, 329 p.
- Debenay, J.-P., Eichler, B.B., Duleba, W., Bonetti, C. & Eichler-Coelho, P., 1998. Water stratification in coastal lagoons: its influence on foraminiferal assemblages in two Brazilian lagoons. *Mar. Micropaleontol.*, 35: 65-89.
- Debenay, J.-P., Guillou, J.-J., Redois, F. & Geslin, E., 2000. Distribution trends of foraminiferal assemblages in paralic environments. A base for using foraminifera as bioindicators. In: Martin, R.E. (Editeur), *Environmental Micropaleontology. The application of microfossils to environmental geology, Volume 15 of Topics in Geobiology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 39-67.

- Debenay, J.-P., Tsakiridis, E., Soulard, R. & Grosseil, H., 2001. Factors determining the distribution of foraminiferal assemblages in Port Joinville Harbor (Ile d'Yeu, France): the influence of pollution. *Mar. Micropaleontol.*, 43: 75-118.
- Debenay, J.-P., Millet, B. & Angelidis, M.O., 2005. Relationships between foraminiferal assemblages and hydrodynamics in the Gulf of Kalloni, Greece. *J. Foramin. Res.*, 35: 327-343.
- Debenay, J.-P., Bicchi, E., Goubert, E. & Armynot du Châtelet, E., 2006. Spatio-temporal distribution of benthic foraminifera in relation to estuarine dynamics (Vie estuary, Vendée, W France). *Est. Coast. Shelf Sci.*, 67: 181-197.
- Debenay, J.-P. & Luan, B.T., 2006. Foraminiferal assemblages and the confinement index as tools for assessment of saline intrusion and human impact in the Mekong Delta and neighboring areas (Vietnam). *Revue de Micropaléontologie*, 49: 74-85.
- Debenay, J.-P. & Luan, B.T., sous presse. Foraminiferal assemblages and the confinement index as tools for assessment of saline intrusion and human impact in the Mekong Delta and neighboring areas (Vietnam). *Revue de micropaléontologie*.
- Dégremont, L., Bedier, E., Soletchnik, P., Ropert, M., Huvet, A., Moal, J., Samain, J.-F. & Boudry, P., 2005. Relative importance of family, site, and field placement timing on survival, growth, and yield of hatchery-produced Pacific oyster spat (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture*, 249: 213-229.
- den Dulk, M., Reichart, G.J., van Heyst, S., Zachariasse, W.J. & van der Zwaan, G.J., 2000. Benthic foraminifera as proxies of organic matter flux and bottom water oxygenation? A case history from the northern Arabian Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 161: 337-359.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 45: 341-351.

- Deslous-Paoli, J.-M., Souchu, P., Mazouni, N., Juge, C. & Dagault, F., 1998. Relations milieu-ressources : impact de la conchyliculture sur un environnement lagunaire méditerranéen (Thau). *Oceanol. Acta*, 21: 831-843.
- Dinet, A., Sornin, J.-M., Sablière, A., Delmas, D. & Feuillet-Girard, M., 1990. Influence de la biodéposition de bivalves filtreurs sur les peuplements méiobenthiques d'un marais maritime. *Cah. Biol. Mar.*, 31: 307-322.
- Diz, P., Francés, G. & Rosón, G., 2006. Effects of contrasting upwelling-downwelling on benthic foraminiferal distribution in the Ria de Vigo (NW Spain). *Journal of Marine Systems*, 60: 1-18.
- Drake, L.A., Choi, K.-H., Ruiz, G.M. & Dobbs, F.C., 2001. Global redistribution of bacterioplankton and virioplankton communities. *Biological Invasions*, 3: 193-199.
- Drake, P. & Arias, A.M., 1997. The effects of aquaculture practices on the benthic macroinvertebrate community of a lagoon system in the Bay of Cadiz (Southwestern Spain). *Estuaries*, 20: 677-688.
- Duchemin, G., Jorissen, F.J., Redois, F. & Debenay, J.-P., 2005. Foraminiferal microhabitats in a high marsh: Consequences for reconstructing past sea levels. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 226: 167-185.
- Dufour, S.C., Desrosiers, G., Long, B., Lajeunesse, P., Gagnoud, M., Labrie, J., Archambault, P. & Stora, G., 2005. A new method for three-dimensional visualization and quantification of biogenic structures in aquatic sediments using axial tomodesitometry. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 3: 372-380.
- Duliu, O., 1999. Computer axial tomography in geosciences: an overview. *Earth Sci. Rev.*, 48: 265-281.

Duport, E., Gilbert, F., Poggiale, J.-C., Dedieu, K., Rabouille, C. & Stora, G., sous presse. Benthic macrofauna and sediment reworking quantification in contrasted environments in the Thau Lagoon. *Est. Coast. Shelf Sci.*

E

Eden, N., Katz, T. & Angel, D.L., 2003. Dynamic response of a mud snail *Nassarius sinuigerus* to changes in sediment biogeochemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 263: 139-147.

Ernst, S., Duijnste, I. & van der Zwaan, B., 2002. The dynamics of the benthic foraminiferal microhabitat: recovery after experimental disturbance. *Mar. Micropaleontol.*, 46: 343-361.

Ernst, S. & van der Zwaan, B., 2004. Effects of experimentally induced raised levels of organic flux and oxygen depletion on a continental slope benthic foraminiferal community. *Deep-Sea Res. Oceanogr.*, A, 51: 1709-1739.

Ernst, S., Bours, R., Duijnste, I. & van der Zwaan, B., 2005. Experimental effects of an organic matter pulse and oxygen depletion on a benthic foraminiferal shelf community. *J. Foramin. Res.*, 35: 177-197.

Ernst, S., Morvan, J., Geslin, E., Le Bihan, A. & Jorissen, F.J., sous presse. Benthic foraminiferal response to experimentally induced *Erika* oil pollution. *Mar. Micropaleontol.*

Escofier, B. & Pagès, J., 1990. *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation.* Bordas, Paris, France, p.

F

Fatela, F. & Taborda, R., 2002. Confidence limits of species proportions in microfossils assemblages. *Mar. Micropaleontol.*, 45: 169-174.

Faure, G., 1969. Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. *Tethys*, 1: 751-778.

- Fauvel, P., 1923. Polychètes errantes. Faune de France, 5: 1-488.
- Fauvel, P., 1927. Polychètes sédentaires. Faune de France, 16: 1-494.
- Favry, A., Guelorget, O., Debenay, J.-P. & Perthuisot, J.P., 1998. Distribution des peuplements de foraminifères actuels dans une lagune méditerranéenne : l'étang du Prévost. Vie et Milieu, 48: 41-53.
- Ferraro, L., Sprovieri, M., Alberico, I., Lirer, F., Prevedello, L. & Marsella, E., 2006. Benthic foraminifera and heavy metals distribution: A case study from the Naples Harbour (Tyrrhenian Sea, Southern Italy). Environ. Pollut., 142: 274-287.
- Feuillet-Girard, M., Héral, M., Sornin, J.-M., Deslous-Paoli, J.-M., Robert, J.-M., Mornet, F. & Razet, D., 1988. Eléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des cultures d'huîtres. Aquat. Living Resour., 1: 251-265.
- Feuillet-Girard, M., Héral, M., Abrioux, M.-F. & Fontugne, M., 1994. Carbone organique dissous et particulaire de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des huîtres. Oceanol. Acta, 17: 271-284.
- Filipsson, H.L. & Nordberg, K., 2004. A 200-year environmental record of a low-oxygen fjord, Sweden, elucidated by benthic foraminifera, sediment characteristics and hydrographic data. J. Foramin. Res., 34: 277-293.
- Flassch, J.P. & Leborgne, Y., 1992. Introduction in Europe, from 1972 to 1980, of the Japanese Manila Clam (*Tapes philippinarum*) and the effects on aquaculture production and natural settlement. ICES Marine Science Symposia, 194: 92-96.
- Flaten, G.R., Botnen, H., Grung, B. & Kvalheim, O., sous presse. Quantifying disturbances in benthic communities - comparison of the community disturbance index (CDI) to other multivariate methods. Ecol. Ind.
- Folk, R.L., 1954. The distinction between grain size and mineral composition in sedimentary-rock nomenclature. J. Geol., 62: 344-359.

- Folk, R.L. & Ward, W.C., 1957. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *J. Sediment. Petrol.*, 27: 3-26.
- Fontanier, C., Jorissen, F.J., Licari, L., Alexandre, A., Anschutz, P. & Carbonel, P., 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep-Sea Res. Oceanogr., A*, 49: 751-785.
- François, F., Poggiale, J.-C., Durbec, J.-P. & Stora, G., 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheor.*, 45: 295-319.
- François, F., 1999. Mise au point d'un nouveau modèle de bioturbation pour une approche fonctionnelle du remaniement sédimentaire lié à l'activité des communautés macrobenthiques. Thèse de doctorat, Université de Méditerranée-Marseille, 110 p.
- François, F., Gérino, M., Stora, G., Durbec, J.-P. & Poggiale, J.-C., 2002. Functional approach to sediment reworking by gallery-foraming macrobenthic organisms: modelling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 229: 127-136.
- Frontier, S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Res. Oceanogr.*, 1: 35-48.
- Frontier, S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8: 445-464.
- Frontier, S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.*, 23: 253-312.
- Frontier, S. & Pichot-Viale, D., 1991. *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Collection d'Ecologie 21. Masson, Paris, 392 p.

G

- Gagnaire, B., Soletchnik, P., Madec, P., Geairon, P., Le Moine, O. & Renault, T., 2006. Diploid and triploid Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg), reared at two heights above sediment

- in Marennes-Oleron Basin, France: difference in mortality, sexual maturation and hemocyte parameters. *Aquaculture*, 254: 606-616.
- Gehrels, W.R. & Newman, S.W.G., 2004. Salt-marsh foraminifera in Ho Nugt, western Denmark, and their use as sea-level indicators. *Danish Journal of Geography*, 104: 97-106.
- Geslin, E., Debenay, J.-P. & Lesourd, M., 1998. Abnormal wall textures and test deformation in *Ammonia* (hyaline foraminifer). *J. Foramin. Res.*, 28: 148-156.
- Geslin, E., Heinz, P., Jorissen, F. & Hemleben, C., 2004. Migratory responses of deep-sea benthic foraminifera to variable oxygen conditions: laboratory investigations. *Mar. Micropaleontol.*, 53: 227-243.
- Gesteira, J.L.G. & Dauvin, J.-C., 2000. Amphipods are good bioindicators of the impact of oil spills on soft-bottom macrobenthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 40: 1017-1027.
- Glémarec, M. & Hily, C., 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, 2: 139-150.
- Glude, J.B., 1974. A summary report of Pacific Coast oyster mortality investigations 1965-1972, October 15-16th 1974, Proceedings of the Third U.S.-Japan meeting on Aquaculture, Tokyo, pp. 28.
- Gofas, S. & Zenetos, A., 2003. Exotic molluscs in the Mediterranean basin: current status and perspectives. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.*, 41: 237-277.
- Goldstein, S.T. & Corliss, B.H., 1994. Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep-Sea Res. Pt. II*, 41: 229-241.
- Goldstein, S.T., Watkins, G.T. & Kuhn, R.M., 1995. Microhabitats of salt marsh foraminifera: St. Catherines Island, Georgia, USA. *Mar. Micropaleontol.*, 26: 17-29.
- Gollasch, S., 2002. The importance of ship hull fouling as a vector of species introductions into the North Sea. *Biofouling*, 18: 105-121.

- Gollasch, S., 2006. Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters. *Helgol. Mar. Res.*, 60: 84-89.
- Gooday, A.J., Bowser, S.S. & Bernhard, J.M., 1996. Benthic foraminiferal assemblages in Explorers Cove, Antarctica: a shallow-water site with deep-sea characteristics. *Prog. Oceanogr.*, 37: 117-166.
- Gorostiaga, J.M., Borja, A., Diez, I., Frances, G., Pagola-Cardé, S. & Saiz-Salinas, J.I., 2004. Recovery of benthic communities in polluted systems. In: Borja, A. & Collins, M. (Editeurs), *Oceanography and marine environment of the Basque country*. Elsevier oceanography series. Elsevier, Amsterdam, pp. 549-578.
- Gouletquer, P. & Héral, M., 1997. Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. In: MacKenzie, C.L., Burrell, V.G., Rosenfield, A. & W., H. (Editeurs), *The history, present condition, and future of the Molluscan fisheries of North America and Europe*. NOAA Technical Report NMFS 129, Department of Commerce, Seattle, Washington, pp. 137-164.
- Gouletquer, P., Bachelet, G., Sauriau, P.-G. & Noël, P., 2002. Open Atlantic coast of Europe - a century of introduced species into French waters. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S. & Olenin, S. (Editeurs), *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London, pp. 276-290.
- Gouletquer, P. & Le Moine, O., 2002. Shellfish farming and coastal zone management (CZM) development in the Marennes-Oleron Bay and Charentais Sounds (Charente-Maritime, France): a review of recent development. *Aquacult. Int.*, 10: 507-525.
- Grall, J. & Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 44: 43-53.

- Grall, J. & Glémarec, M., 2003. Chapitre III. L'indice d'évaluation de l'endofaune côtière. In: Alzieu, C. (Editeur), Bioévaluation de la qualité environnementale des sédiments portuaires et des zones d'immersion. Ed. Ifremer, pp. 51-84.
- Grall, J., Quiniou, F. & Glémarec, M., 2003. Chapitre IV. Bioévaluation de la qualité environnementale des milieux portuaires. In: Alzieu, C. (Editeur), Bioévaluation de la qualité environnementale des sédiments portuaires et des zones d'immersion. Ed. Ifremer, pp. 87-117.
- Grant, J., Hatcher, A., Scott, D.B., Pocklington, P., Schafer, C.T. & Winters, G.V., 1995. A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. *Estuaries*, 18: 124-144.
- Gray, J.S., Clarke, K.R., Warwick, R.M. & Hobbs, G., 1990. Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldkisk oilfields, North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66: 285-299.
- Gray, J.S., Wu, R.S.S. & Or, Y.Y., 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 238: 249-279.
- Grizel, H., 1989. Pathologie des mollusques bivalves et protection des cheptels coquilliers. In: Troadec, J.-P. (Editeur), L'Homme et les ressources halieutiques. Ifremer - Centre de Brest, Plouzané, pp. 389-418.
- Gross, O., 2000. Influence of temperature, oxygen and food availability on the migrational activity of bathyal benthic foraminifera: evidence by microcosm experiments. *Hydrobiologia*, 426: 123-137.
- Guarini, J.M., 1998. Modélisation de la dynamique du microphytobenthos des vasières intertidales du bassin de Marennes-Oléron. Effets des synchroniseurs physiques sur la régulation de la production. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), 177 p.

- Guelorget, O., Favry, A., Debenay, J.-P. & Perthuisot, J.P., 1999. Les écosystèmes paraliques : distribution des peuplements de foraminifères actuels dans les étangs de Diana et d'Urbino (Corse). *Vie et Milieu*, 49: 51-68.
- Guelorget, O., Favry, A., Moreno, F., Reynaud Louali, L. & Perthuisot, J.P., 2000a. Etude des peuplements de foraminifères de trois systèmes paraliques albanais. *Vie et Milieu*, 50: 177-189.
- Guelorget, O., Favry, A., Reynaud Louali, L. & Perthuisot, J.P., 2000b. Les peuplements de foraminifères benthiques actuels dans l'organisation biogéologique de la lagune de Nador (Maroc). *Vie et Milieu*, 50: 45-58.
- Gustafsson, M. & Nordberg, K., 2000. Living (stained) benthic foraminifera and their response to the seasonal hydrographic cycle, periodic hypoxia and to primary production in Havstens Fjord on the Swedish west coast. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 51: 743-761.
- Gustafsson, M. & Nordberg, K., 2001. Living (stained) benthic foraminiferal response to primary production and hydrography in the deepest part of the Gullmar Fjord, Swedish west coast, with comparisons to Höglund's 1927 material. *J. Foramin. Res.*, 31: 2-11.

H

- Haig, D.W., 1988. Distribution of Miliolid foraminifera in marine sediment around Motupore island, Papua New Guinea. *Science in New Guinea*, 14: 54-94.
- Hallock, P., Lidz, B.H., Cockey-Burkhard, E.M. & Donnelly, K.B., 2003. Foraminifera as bioindicators in coral reef assessment and monitoring: the foram index. *Environ. Monit. Assess.*, 81: 221-238.
- Hamels, I., Muylaert, K., Casteleyn, G. & Vyverman, W., 2001. Uncoupling of bacterial production and flagellate grazing in aquatic sediment: a case study from an intertidal flat. *Aquat. Microb. Ecol.*, 25: 31-42.

- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica*, 4.
- Hartstein, N.D. & Rowden, A.A., 2004. Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Mar. Environ. Res.*, 57: 339-357.
- Hartstein, N.D. & Stevens, C.L., 2005. Deposition beneath long-line mussel farms. *Aquacult. Eng.*, 33: 192-213.
- Hayakawa, Y., Kobayashi, M. & Izawa, M., 2001. Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 435-444.
- Hayward, B.W. & Hollis, C.J., 1994. Brackish foraminifera in New-Zealand: a taxonomic and ecologic review. *Micropalaeontology*, 40: 185-222.
- Hayward, B.W., Grenfell, H., Cairns, G. & Smith, A., 1996. Environmental controls on benthic foraminiferal and thecamoebian associations in a New Zealand tidal inlet. *J. Foramin. Res.*, 26: 150-171.
- Hayward, B.W., Holzmann, M., Grenfell, H.R., Pawlowski, J. & Triggs, C.M., 2004. Morphological distinction of molecular types in *Ammonia* - towards a taxonomic revision of the world's most commonly misidentified foraminifera. *Mar. Micropaleontol.*, 50: 237-271.
- Hedges, J.I. & Stern, J.H., 1984. Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 657-663.
- Héral, M., Bacher, C. & Deslous-Paoli, J.M., 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. In: Troadec, J.-P. (Editeur), *L'homme et les ressources halieutiques : essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Ifremer, Plouzané, pp. 225-259.
- Hily, C., 1976. *Ecologie benthique des pertuis charentais*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, 236 p.

- Hily, C., 1983. Dynamique de la recolonisation par la macrofaune d'un substrat dragué à proximité du port de Brest. *Oceanol. Acta*, 15: 113-120.
- Hily, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, volume 1 p.359, volume 2 p.337 p.
- Hily, C., Le Bris, H. & Glémarec, M., 1986. Impacts biologiques des émissaires urbains sur les écosystèmes benthiques. *Oceanis*, 12: 419-426.
- Hofker, J., 1977. The foraminifera of Dutch tidal flats and salt marshes. *Netherlands Journal of Sea Research*, 11: 223-296.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. & Strickland, J.D.H., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 30: 3-15.
- Horton, B.P., 1999. The distribution of contemporary intertidal foraminifera at Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK: implications for studies of holocene sea-level changes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 149: 127-149.
- Horton, B.P. & Edwards, R.J., 2006. Quantifying Holocene sea-level change using intertidal foraminifera: lessons from the British Isles. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication*, 40.
- Horton, B.P. & Murray, J.W., sous presse. The roles of elevation and salinity as primary controls on living foraminiferal distributions: Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK. *Mar. Micropaleontol.*
- Hottinger, L., Halicz, E. & Reiss, Z., 1993. Recent foraminifera from the Gulf of Aqaba, Red Sea. *„ 33. Razred za naravoslovne vede, classis IV: Historia Naturalis, Slovenska akademija, Ljubljana*, 179 p.
- Hounsfield, G.N., 1973. Computerized transverse axial scanning (tomography). Part 1. Description of system. *Brit. J. Radiol.*, 46: 1016-1022.

Hughes, R.N., 1970. Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) on an intertidal mud-flat in North Wales. *J. Anim. Ecol.*, 39: 333-356.

Hurlbert, S.J., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological experiments. *Ecol. Monogr.*, 54: 187-211.

Hyland, J., Balthis, L., Karakassis, I., Magni, P., Petrov, A., Shine, J., Vestergaard, O. & Warwick, R.M., 2005. Organic carbon content of sediments as an indicator of stress in the marine benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 295: 91-103.

I

Imai, T., Numachi, J., Oizumi, J. & Sato, S., 1965. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay. II. Search for the cause of mass mortality and possibility to prevent it by transplantation experiment. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 25: 27-38.

J

Janas, U., Wocial, J. & Szaniawska, A., 2004. Seasonal and annual changes in the macrozoobenthic populations of the Gulf of Gdansk with respect to hypoxia and hydrogen sulphide. *Oceanologia*, 46: 85-102.

Jorissen, F.J., de Stigter, H.C. & Widmark, J.G.V., 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.*, 26: 3-15.

K

Kaiser, M.J., 2001. Ecological effects of shellfish cultivation. In: Black, K.D. (Editeur), *Environmental impacts of aquaculture*. Sheffield Academic Press, Sheffield, pp. 51-75.

Kang, C.K., Sauriau, P.G., Richard, P. & Blanchard, G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron

- Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 147-158.
- Keulder, P.C., 1982. Particle size distribution and chemical parameters of the sediment of a shallow turbid impoundment. *Hydrobiologia*, 91: 341-353.
- Kir, M., Kumlu, M. & Erolodogan, O.T., 2004. Effects of temperature on acute toxicity of ammonia to *Penaeus semisulcatus* juveniles. *Aquaculture*, 241: 479-489.
- Kitazato, H., 1988. Locomotion of some benthic foraminifera in and on sediments. *J. Foramin. Res.*, 18: 344-349.
- Knight, R. & Mantoura, R.F.C., 1985. Chlorophyll and carotenoid pigments in foraminifera and their symbiotic algae: analysis by high performance liquid chromatography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23: 241-249.
- Kristensen, E., Bodenbender, J., Jensen, M.H., Rennenberg, H. & Jensen, K.M., 2000. Sulfur cycling of intertidal Wadden Sea sediments (Konigshafen, Island of Sylt, Germany): sulfate reduction and sulfur gas emission. *J. Sea Res.*, 43: 93-104.
- Krumbein, W.C. & Pettijohn, F.J., 1938. *Manual of Sedimentary Petrography*. Appleton-Century-Crofts, New York, p.

L

- La Rosa, T., Mirto, S., Mazzola, A. & Maugeri, T.L., 2004. Benthic microbial indicators of fish farm impact in a coastal area of the Tyrrhenian Sea. *Aquaculture*, 230: 153-167.
- Labrune, C., Amouroux, J.-M., Sarda, R., Dutrieux, E., Thorin, S., Rosenberg, R. & Grémare, A., 2006. Characterization of the ecological quality of the coastal Gulf of Lions (NW Mediterranean). A comparative approach based on three biotic indices. *Mar. Pollut. Bull.*, 52: 34-47.

- Lajtha, K. & Michener, R.H., 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: Lajtha, K. & Michener, R.H. (Editeurs), *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 1-21.
- Langer, M.R., 1988. Recent epiphytic foraminifera from Vulcano (Mediterranean Sea). *Revue de Paléobiologie, spéc. n°2 Benthos'86*: 827-832.
- Langer, M.R., Frick, H. & Silk, M.T., 1998. Photophile and sciaphile foraminiferal assemblages from marine plant communities of Lavezzi Islands (Corsica, Mediterranean Sea). *Revue de Paléobiologie*, 17: 525-530.
- Langer, M.R. & Schmidt-Sinns, J., 2006. The 100 most common foraminifera from the Bay of Fetovaia, Elba Island (Mediterranean Sea). *Institut für Paläontologie, Universität Bonn, Bonn*, 37 p.
- Langezaal, A.M., Jannink, N.T., Pierson, E.S. & van der Zwaan, B., 2005. Foraminiferal selectivity towards bacteria: an experimental approach using cell-permeant stain. *J. Sea Res.*, 54: 256-275.
- Lardicci, C., Como, S., Corti, S. & Rossi, F., 2001. Recovery of the macrozoobenthic community after severe dystrophic crises in a mediterranean coastal lagoon (Orbetello, Italy). *Mar. Pollut. Bull.*, 42: 202-214.
- Laudien, J., Schiedek, D., Brey, T., Pörtner, H.-O. & Arntz, W.E., 2002. Survivorship of juvenile surf clams *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) exposed to severe hypoxia and hydrogen sulphide. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 271: 9-23.
- Le Bris, H., 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 315 p.
- Le Cadre, V., Debenay, J.-P. & Lesourd, M., 2003. Low pH effects on *Ammonia beccarii* test deformation: implication for using test deformation as a pollution indicator. *J. Foramin. Res.*, 33: 1-9.

- Le Calvez, J. & Le Calvez, Y., 1958. Répartition des foraminifères dans la baie de Villefranche. 1-Miliolidae. *Annales de l'Institut Océanographique Monaco*, 35: 159-234.
- Le Calvez, J., 1977. Révision des foraminifères de la collection d'Orbigny, II: Les foraminifères de l'île de Cuba. *Cahiers de Micropaléontologie*, 2.
- Le Campion, J., 1968. Foraminifères des principaux biotopes du Bassin d'Arcachon et du proche océan (inventaire faunistique). *Bulletin du centre d'études et de recherche scientifique, Biarritz*, 7: 207-391.
- Le Campion, J., 1970. Contribution à l'étude des foraminifères du Bassin d'Arcachon et du proche océan. *Bulletin de l'institut géologique du Bassin d'Aquitaine*, 8: 3-98.
- Lebart, L., Morineau, A. & Fénelon, J.-P., 1979. *Traitement des données statistiques. Méthodes et programme*. Bordas, Paris, France, p.
- Lee, J.J. & Müller, W.A., 1974. Trophic dynamics and niches of salt marsh foraminifera. *Ann. Zool.*, 13: 215-223.
- Legendre, L. & Legendre, P., 1984. *Ecologie numérique. 2nd édition 1. Le traitement multiple des données écologiques*. Masson & les Presses de l'Université du Québec, Paris & Québec, viii + 335 p.
- Legendre, P. & Legendre, L., 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Sciences BV, Amsterdam, xv + 853 p.
- Leppäkoski, E., Gollasch, S. & Olenin, S., 2002. *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London, 583 p.
- Lerat, Y., Boucher, G. & Le Corre, P., 1985. Echanges à l'interface eau-sédiment dans un secteur côtier à forte biodéposition (parc ostréicole), cas de l'ammonium et des nitrates. *Cah. Biol. Mar.*, 26: 393-408.
- Lesen, A.E., 2005. Relationship between benthic foraminifera and food resources in South San Francisco Bay, California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 297: 131-145.

- Licari, L.N., Schumacher, S., Wenzhöfer, F., Zabel, M. & Mackensen, A., 2003. Communities and microhabitats of living benthic foraminifera from the tropical East Atlantic: impact of different productivity regimes. *J. Foramin. Res.*, 33: 10-31.
- Ligier, Y., Ratib, O., Logean, M. & Girard, C., 1994. Osiris: a medical image manipulation system. *MD Comput.*, 11: 212-218.
- Linke, P. & Lutze, G.F., 1993. Microhabitat preferences of benthic foraminifera a static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition ? *Mar. Micropaleontol.*, 20: 215-234.
- Lipps, J.H., 1983. Biotic interactions in benthic foraminifera. In: Tevesz, M.J.S. & McCall, P.L. (Editeurs), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Publishing Co., New-York, USA, pp. 331-376.
- Loeblich Jr., A.R. & Tappan, H., 1988. *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1: 970 p. 2: 847 p.
- Lopez, E., 1979. Algal chloroplasts in the protoplasm of three species of benthic foraminifera: taxonomy affinity, variability and persistence. *Mar. Biol.*, 53: 201-211.
- Lucas, F.S., Bertru, G. & Höfle, M.G., 2003. Characterization of free-living and attached bacteria in sediments colonized by *Hediste diversicolor*. *Aquat. Microb. Ecol.*, 32: 165-174.

M

- Macko, S.A., Lee, W.Y. & Parker, P.L., 1982. Nitrogen and carbon isotope fractionation by two species of marine amphipods: laboratory and field studies. *Mar Biol Ecol*, 63: 145-149.
- Majeed, S.A., 1987. Organic matter and biotic indices on the beaches of north Brittany. *Mar. Pollut. Bull.*, 18: 490-495.
- Malet, N., 2005. *Ecologie alimentaire de l'huître creuse *Crassostrea gigas* : dynamique des compositions isotopiques naturelles*. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle, 245 p.

- Mallet, A.L., Carver, C.E. & Landry, T., 2006. Impact of suspended and off-bottom Eastern oyster culture on the benthic environment in eastern Canada. *Aquaculture*, 255: 362-373.
- Mann, K.H., 1982. Ecology of coastal waters. A system approach. *Studies in Ecology*, 8. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 322 p.
- Marinelli, R.L., Lovell, C.R., Wakeham, S.G., Ringelberg, D.B. & White, D.C., 2002. Experimental investigation of the control of bacterial community composition in macrofaunal burrows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 235: 1-13.
- Mariotti, A., 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*, 303: 685-687.
- Martin, J.-L., Sornin, J.M., Delmas, D., El Sayed, M. & Berthet, B., 1989. La biodéposition dans les aires ostrécicoles. Son rôle dans la concentration de la matière organique et de contaminants potentiels. Son impact sur le sédiment, Rapport Ifremer DRV-89.013-RA/CREMA-L'HOUMEAU : 60 pages.
- Masson, D., 2003. Les eaux de ballast des navires, sources d'introduction d'organismes nuisibles. *La Revue Maritime*, 464: 224-229.
- Mateu, G.M., 1970. Contribucion al conocimiento de los foraminiferos actuales: estudio sistematico y bioecologico de los foraminiferos vivientes de los littorales de Cataluna y Baleares. *Trabajos del Instituto Espanol de Oceanografia*, 38: 1-84.
- Maurer, D., Comps, M. & His, E., 1986. Caractéristiques des mortalités printanières de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. *Haliotis*, 15: 309-317.
- Mazouni, N., Gaertner, J.-C., Deslous-Paoli, J.-M., Landrein, S. & Geringer d'Oedenberg, M., 1996. Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 205: 91-113.

- Mazzola, A., Mirto, S., La Rosa, T., Fabiano, M. & Danovaro, R., 2000. Fish-farming effects on benthic community structure in coastal sediments: analysis of meiofaunal recovery. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 1454-1461.
- McGann, M., Sloan, D. & Cohen, A.N., 2000. Invasion by a Japanese marine microorganism in western North America. *Hydrobiologia*, 421: 25-30.
- Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L. & Rincé, Y., 2003. Cartographie des peuplements du microphytobenthos par télédétection spatiale visible-infrarouge dans un écosystème conchylicole. *Comptes Rendus Biologies*, 326: 377-389.
- Méléder, V., Barillé, L., Rincé, Y., Morançais, M., Rosa, P. & Gaudin, P., 2005. Spatio-temporal changes in microphytobenthos structure analysed by pigment composition in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 297: 83-99.
- Mendes, I., Gonzalez, R., Dias, J.M.A., Lobo, F. & Martins, V., 2004. Factors influencing recent benthic foraminifera distribution on the Guadiana shelf (Southwestern Iberia). *Mar. Micropaleontol.*, 51: 171-192.
- Mermillod-Blondin, F., Marie, S., Desrosiers, G., Long, B., de Montety, L., Michaud, E. & Stora, G., 2003. Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodesitometry: importance of fine-scale heterogeneity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 287: 193-208.
- Mermillod-Blondin, F., Rosenberg, R., François-Carcaillet, F., Norling, K. & Mauclair, L., 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquat. Microb. Ecol.*, 36: 271-284.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Long, B., de Montety, L., Crémer, J.-F., Pelletier, E., Locat, J., Gilbert, F. & Stora, G., 2003. Use of axial tomography to follow temporal changes of benthic community in an unstable sedimentary environment (Baie des Ha! Ha!, Saguenay Fjord). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 285-286: 265-282.

- Mignon, S., Weber, O., Faugeres, J.-C. & Saint-Paul, J., 1999. SCOPIX: a new X-ray imaging system for core analysis. *Geo-Mar. Lett.*, 18: 251-255.
- Miron, G., Landry, T., Archambault, P. & Frenette, B., 2005. Effects of mussel culture husbandry practices on various benthic characteristics. *Aquaculture*, 250: 138-154.
- Mirto, S., La Rosa, T., Danovaro, R. & Mazzola, A., 2000. Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the Western Mediterranean. *Mar. Pollut. Bull.*, 40: 244-252.
- Mojtahid, M., Jorissen, F., Durrieu, J., Galgani, F., Howa, H., Redois, F. & Camps, R., sous presse. Benthic foraminifera as bio-indicators of drill cutting disposal in tropical east Atlantic outer shelf environments. *Mar. Micropaleontol.*
- Moodley, L., 1990. Southern North Sea seafloor and subsurface distribution of living benthic foraminifera. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27: 57-71.
- Moodley, L. & Hess, C., 1992. Tolerance of infaunal benthic foraminifera for low and high oxygen concentrations. *Bio. Bull-US*, 183: 94-98.
- Moodley, L., van der Zwaan, B., Herman, P.M.J., Kempers, A.J. & van Breugel, P., 1997. Differential response of benthic meiofauna to anoxia with special reference to Foraminifera (Protista: Sarcodina). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 158: 151-163.
- Moodley, L., van der Zwaan, G.J., Rutten, G.M.W., Boom, R.C.E. & Kempers, A.J., 1998. Subsurface activity of benthic foraminifera in relation to porewater oxygen content: laboratory experiments. *Mar. Micropaleontol.*, 34: 91-106.
- Morvan, J., Le Cadre, V., Jorissen, F. & Debenay, J.-P., 2004. Foraminifera as potential bio-indicators of the "Erika" oil spill in the Bay of Bourgneuf: field and experimental studies. *Aquat. Living Resour.*, 17: 317-322.

- Morvan, J., Debenay, J.-P., Jorissen, F., Redois, F., Bénéteau, E., Delplancke, M. & Amato, A.-S., 2006. Patchiness and life cycle of intertidal foraminifera: implication for environmental and paleoenvironmental interpretation. *Mar. Micropaleontol.*, 61: 131-154.
- Moufli-El-Houari, L., Ambroise, D. & Mathieu, M., 1999. Distribution des foraminifères benthiques actuels sur la marge continentale algéroise (baie de Bou-Ismaïl). *Revue de micropaléontologie*, 42: 315-327.
- Mouillot, D. & Lepretre, A., 2000. Introduction of relative abundance distribution (RAD) indices, estimated from the rank-frequency diagrams (RFD), to access changes in community diversity. *Environ. Monit. Assess.*, 63: 279-295.
- Moulinier, M., 1967. Répartition des foraminifères benthiques dans les sédiments de la baie de Seine entre le Cotentin et le méridien de Ouistreham. *Cahiers Océanographiques*, 19: 477-494.
- Muniz, P., Venturini, N., Pires-Vanin, A.M.S., Tommasi, L.R. & Borja, A., 2005. Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Mar. Pollut. Bull.*, 50: 624-637.
- Murray, J.W., 1973. *Distribution and ecology of living benthic foraminiferids*. Heinemann Educationnal Books Limited, London, 273 p.
- Murray, J.W., 1983. Population dynamics of benthic foraminifera: results from the Exe Estuary, England. *J. Foramin. Res.*, 13: 1-12.
- Murray, J.W., 1986. Living and dead Holocene foraminifera of Lyme Bay, southern England. *J. Foramin. Res.*, 16: 347-352.
- Murray, J.W., 2000a. When does environmental variability become environmental change ? The proxy record of benthic foraminifera. In: Martin, R.E. (Editeur), *Environmental Micropaleontology. The application of microfossils to environmental geology*, Volume 15 of *Topics in Geobiology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 7-37.

- Murray, J.W., 2000b. The enigma of the continued use of total assemblages in ecological studies of benthic foraminifera. *J. Foramin. Res.*, 30: 244-245.
- Murray, J.W. & Alve, E., 2000. Major aspects of foraminiferal variability (standing crop and biomass) on a monthly scale in an intertidal zone. *J. Foramin. Res.*, 30: 177-191.
- Murray, J.W. & Bowser, S.S., 2000. Mortality, protoplasm decay rate, and reliability of staining techniques to recognize 'living' foraminifera: a review. *J. Foramin. Res.*, 30: 66-70.
- Muxika, I., Borja, A. & Bonne, W., 2005. The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecol. Ind.*, 5: 19-31.
- Muxika, I., Borja, A. & Bald, J., 2007. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.*, 55: 16-29.

N

- Nagy, J. & Alve, E., 1987. Temporal changes in foraminiferal faunas and impact of pollution in Sandebukta, Oslo Fjord. *Mar. Micropaleontol.*, 12: 109-128.
- Nieuwenhuize, J., Maas, Y.E.M. & Middelburg, J.J., 1994. Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Mar. Chem.*, 45: 217-224.
- Nizzoli, D., Welsh, D.T., Fano, E.A. & Viaroli, P., 2006. Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 315: 151-165.
- Nomaki, H., Heinz, P., Nakatsuka, T., Shimanaga, M., Ohkoushi, N., Ogawa, N.O., Kogure, K., Ikemoto, E. & Kitazato, H., 2006. Different ingestion patterns of ¹³C-labeled bacteria and algae by deep-sea benthic foraminifera. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 310: 95-108.
- Nugues, M.M., Kaiser, M.J., Spencer, B.E. & Edwards, D.B., 1996. Benthic community changes associated with intertidal oyster cultivation. *Aquac. Res.*, 27: 913-924.

O

Ottman, F. & Sornin, J.M., 1985. Observations on sediment accumulation as a result of mollusk culture systems in France. In: Labish Chao, N. & Kirby-Smith, W. (Editeurs), Proceedings of the international symposium on utilization of coastal ecosystem: planning, pollution and productivity, Rio Grande, Brasil, pp. 329-337.

P

Papaspyrou, S., Gregersen, T., Kristensen, E., Christensen, B. & Cox, R.P., 2006. Microbial reaction rates and bacterial communities in sediment surrounding burrows of two nereid polychaetes (*Nereis diversicolor* and *N. virens*). *Mar. Biol.*, 148: 541-550.

Parker, F.L., 1962. *Quinqueloculina tenagos*, new name for *Quinqueloculina rhodiensis* Parker, preoccupied. *Contr. Cushman Found. Foram. Res.*, 13: 110.

Patterson, T., Guilbault, J.-P. & Thomson, R.E., 2000. Oxygen level control on foraminiferal distribution in Effingham Inlet, Vancouver Island, British Columbia, Canada. *J. Foramin. Res.*, 30: 321-335.

Pearson, T. & Rosenberg, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.*, 16: 229-311.

Pereira, P.M.F., Black, K.D., McLusky, D.S. & Nickell, T.D., 2004. Recovery of sediments after cessation of marine fish farm production. *Aquaculture*, 235: 315-330.

Pielou, E.C., 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and measure. *Amer. Natur.*, 100: 463-465.

Pohle, G., Frost, B. & Findlay, R., 2001. Assessment of regional benthic impact of salmon mariculture within the Letang Inlet, Bay of Fundy. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 417-426.

Pomeroy, L.R., Darley, W.M., Dunn, E.L., Gallagher, J.L., Haines, E.B. & Withney, D.M., 1981. Primary production. In: Pomeroy, L.R. & Wiegert, R.G. (Editeurs), The ecology of salt marsh. Springer-Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin, pp. 39-67.

Porello, S., Tomassetti, P., Manzuetto, L., Finioia, M.G., Persia, E., Mercatali, I. & Stipa, P., 2005. The influence of marine cages on the sediment chemistry in the Western Mediterranean Sea. *Aquaculture*, 249: 145-158.

R

Ragnarsson, S.A. & Raffaelli, D., 1999. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 241: 31-43.

Ravail-Legrand, B., 1993. Incidences du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Thèse de doctorat, Université de Nantes, 171 p.

Redois, F. & Debenay, J.-P., 1996. Influence du confinement sur la répartition des foraminifères benthiques. Exemple de l'estran d'une ria mésotidale de Bretagne méridionale. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 15: 243-260.

Reise, K., 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interaction. Springer-Verlag, Berlin, 191 p.

Reiss, H. & Kröncke, I., 2005. Seasonal variability of benthic indices: an approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Mar. Pollut. Bull.*, 50: 1490-1499.

Richard, P., Blanchard, G.F. & Gouletquer, P., 2001. Mise en évidence par traçage isotopique naturel des ressources trophiques des moules dans la baie de l'Aiguillon (France). *J. Rech. Oceanogr.*, 26: 125-128.

- Riera, P., Richard, P., Grémare, A. & Blanchard, G., 1996. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142: 303-309.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G. & Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 187: 301-307.
- Ritz, D.A., Lewis, M.E. & Shen, M.A., 1989. Response to organic enrichment of infaunal macrobenthic communities under salmonid seacages. *Mar. Biol.*, 103: 211-214.
- Ros, J.D. & Cardell, M.J., 1991. Effect on benthic communities of a major input of organic matter and other pollutants (coast off Barcelona, western Mediterranean). *Toxicological and Environmental Chemistry*, 31-32: 441-450.
- Rosenberg, R., 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Sci. Mar.*, 65: 107-119.
- Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H.C., Cederwall, H. & Dimming, A., 2004. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.*, 49: 728-739.
- Rosset-Moulinier, M., 1972. Etude des foraminifères des côtes nord et ouest de Bretagne. Travaux du laboratoire de géologie, Ecole Normale Supérieure, Paris, 225 p.
- Rouse, G.W. & Fauchald, K., 1998. Recent views on the status, delineation and classification of the Annelida. *Am. Zool.*, 38: 953-964.
- Ruiz, F., Gonzalez-Regalado, M.L., Borrego, J., Abad, M. & Pendon, J.G., 2004. Ostracoda and foraminifera as short-term tracers of environmental changes in very polluted areas: the Odiel estuary (SW Spain). *Environ. Pollut.*, 129: 49-61.

Ruiz, F., Gonzalez-Regalado, M.L., Pendon, J.G., Abad, M., Olias, M. & Muñoz, J.M., 2005. Correlation between foraminifera and sedimentary environments in recent estuaries of Southwestern Spain: applications to holocene reconstructions. *Quaternary International*, 140-141: 21-36.

S

Salas, F., Neto, J.M., Borja, A. & Marques, J.C., 2004. Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecol. Ind.*, 4: 215-225.

Samir, A.M., 2000. The response of benthic foraminifera and ostracods to various pollution sources: a study from two lagoons in Egypt. *J. Foramin. Res.*, 30: 83-98.

Samuelson, G.M., 2001. Polychaetes as indicators of environmental disturbance on subarctic tidal flats, Iqaluit, Baffin Island, Nunavut territory. *Mar. Pollut. Bull.*, 42: 733-741.

Santschi, P., Höhener, P., Benoit, G. & Buchholtz-ten Brink, M., 1990. Chemical processes at the sediment-water interface. *Mar. Chem.*, 30: 269-315.

Sanz-Lazaro, C. & Marin, A., sous presse. Benthic recovery during open sea fish farming abatement in Western Mediterranean, Spain. *Mar. Environ. Res.*

Sauriau, P.-G., Mouret, M. & Rince, J.-P., 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta*, 12: 193-204.

Sauriau, P.-G., 1991. Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca: Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Mar. Biol.*, 109: 299-309.

Sauriau, P.-G., 1992. Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non-cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de

- population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 309 p.
- Schafer, C.T., Winters, G.V., Scott, D.B., Pocklington, P., Cole, F.E. & Honig, C., 1995. Survey of living foraminifera and polychaete populations at some Canadian aquaculture sites: potential for impact mapping and monitoring. *J. Foramin. Res.*, 25: 236-259.
- Schönfeld, J., 2001. Benthic foraminifera and pore-water oxygen profiles: a re-assessment of species boundary conditions at the western Iberian margin. *J. Foramin. Res.*, 31: 86-107.
- Scott, D.B., 1976. Brackish-water foraminifera from southern California and description of *Polysaccamina ipohalina* n. gen., nsp. *J. Foramin. Res.*, 6: 312-321.
- Scott, D.B. & Medioli, F.S., 1980. Quantitative studies of marsh foraminiferal distributions in Nova Scotia. Implications for sea level studies. *Contr. Cushman Found. Foramin. Res.*, special publication 17: 58.
- Scott, D.B., Schafer, C.T., Honig, C. & Younger, D.C., 1995. Temporal variations of benthic foraminiferal assemblages under or near aquaculture operations: documentation of impact history. *J. Foramin. Res.*, 25: 224-235.
- Scott, D.B., Medioli, F.S. & Schafer, C.T., 2001. Monitoring in coastal environments using Foraminifera and Thecamoebians indicators. Cambridge University Press, 177 p.
- Scott, D.B., Tobin, R., Williamson, M., Medioli, F.S., Latimer, J.S., Boothman, W.A., Asioli, A. & Haury, V., 2005. Pollution monitoring in two North American estuaries: historical reconstructions using benthic foraminifera. *J. Foramin. Res.*, 35: 65-82.
- Seeberg-Elverfeldt, J., Schlüter, M., Feseker, T. & Kölling, M., 2005. Rhizon sampling of porewaters near the sediment-water interface of aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 3: 361-371.

- Seiglie, G.A., 1968. Foraminiferal assemblages as indicators of high organic carbon content in sediments and of polluted waters. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 52: 2231-2241.
- Severin, K.P. & Erskian, M.G., 1981. Laboratory experiments on the vertical movement of *Quinqueloculina impressa* Reuss through sand. *J. Foramin. Res.*, 11: 133-136.
- Severin, K.P., Culver, S.J. & Blanpied, C., 1982. Burrows and trails produced by *Quinqueloculina impressa* Reuss, a benthic foraminifer, in fine-grained sediment. *Sedimentology*, 29: 897-901.
- Severin, K.P., 1987. Laboratory observations of the rate of subsurface movement of a small miliolid foraminifer. *J. Foramin. Res.*, 17: 110-116.
- Sgarella, F., Barra, D. & Improta, A., 1983. The benthic foraminifers of the Gulf of Policastro (southern Tyrrhenian Sea, Italy). *Bollettino della Societa dei Naturalisti in Napoli*, 92: 67-114.
- Sgarella, F. & Moncharmont Zei, M., 1993. Benthic foraminifera of the Gulf of Naples (Italy): systematics and autoecology. *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana*, 32: 145-264.
- Sharifi, A.R., Croudace, I.W. & Austin, R.L., 1991. Benthic foraminiferids as pollution indicators in Southampton water, Southern England. *J. Micropalaeontol.*, 10: 109-113.
- Simboura, N. & Zenetos, A., 1992. Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science*, 3: 77-111.
- Simboura, N., Papatthanassiou, E. & Sakellariou, D., sous presse. The use of a biotic index (Bentix) in assessing long-term effects of dumping coarse metalliferous waste on soft bottom benthic communities. *Ecol. Ind.*
- Simboura, N. & Reizopoulou, S., sous presse. A comparative approach of assessing ecological status in two coastal areas of Eastern Mediterranean. *Ecol. Ind.*

- Simon-Bouhet, B., Garcia-Meunier, P. & Viard, F., 2006. Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Mol. Ecol.*, 15: 1699-1711.
- Smith, L.D., Wonham, M.J., McCann, L.D., Ruiz, G.M., Hines, A.H. & Carlton, J.T., 1999. Invasion pressure to a ballast-flooded estuary and an assessment of inoculant survival. *Biological Invasions*, 1: 67-87.
- Soletchnik, P., Faury, N., Razet, D. & Gouletquer, P., 1998. Hydrobiology of the Marennes-Oléron bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia*, 386: 131-146.
- Soletchnik, P., Le Moine, O., Faury, N., Razet, D., Geairon, P. & Gouletquer, P., 1999. Mortalité de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron : étude de la variabilité spatiale de son environnement et de sa biologie par un système d'informations géographiques (SIG). *Aquat. Living Resour.*, 12: 131-143.
- Soletchnik, P., Lambert, C. & Costil, K., 2005. Summer mortality of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in relation to environmental rearing conditions. *J. Shellfish Res.*, 24: 197-207.
- Solorzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 799-801.
- Sornin, J.M., Feuillet, M., Héral, M. & Deslous-Paoli, J.M., 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. Molluscan Stud.*, Suppt. 12A: 185-197.
- Sornin, J.M., 1984. Rôle et conséquences de la biodéposition à l'interface eau/sédiment. *J. Rech. Oceanogr.*, 9: 38-40.
- Stenton-Dozey, J., Probyn, T. & Busby, A., 2001. Impact of mussel (*Mytilus galloprovincialis*) raft-culture on benthic macrofauna, in situ oxygen uptake, and nutrient fluxes in Saldanha Bay, South Africa. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 1021-1031.

- Stief, P. & de Beer, D., 2002. Bioturbation effects of *Chironomus riparius* on the benthic N-cycle as measured using microsensors and microbiological assays. *Aquat. Microb. Ecol.*, 27: 175-185.
- Stief, P., Altmann, D., De Beer, D., Bieg, R. & Kureck, A., 2004. Microbial activities in the burrow environment of the potamal mayfly *Ephoron virgo*. *Freshwater Biol.*, 49: 1152-1163.
- Streftaris, N., Zenetos, A. & Papatthanassiou, E., 2005. Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 43: 419-453.
- Subdivision port hydrographie et dragage, 2006. La Rochelle-Pallice port de commerce trafic 2005, Service maritime de la Direction Départementale de l'Équipement de la Charente-Maritime.
- Suhr, S., Pond, D.W., Gooday, A.J. & Smith, C.R., 2003. Selective feeding by benthic foraminifera on phytodetritus on the western Antarctic peninsula shelf: evidence from fatty acid biomarker analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 262: 153-162.

T

- Teasdale, P.R., Minett, A.I., Dixon, K., Lewis, T.W. & Batley, G.E., 1998. Practical improvements for redox potential (EH) measurements and the application of a multiple-electrode redox probe (MERP) for characterising sediment in situ. *Anal. Chim. Acta*, 367: 201-213.
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- Terquem, O., 1878. Les foraminifères et les entomostracés-ostracodes du Pliocène Supérieur de l'île de Rhodes. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 3: 1-135.
- Tita, G., Desrosiers, G., Vincx, M. & Nozais, C., 2000. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 243: 261-282.

Tobin, R., Scott, D.B., Collins, E.S. & Medioli, F.S., 2005. Infaunal benthic foraminifera in some North American marshes and their influence on fossil assemblages. *J. Foramin. Res.*, 35: 130-147.

V

van der Zwaan, G.J., Duijnste, I.A.P., den Dulk, M., Ernst, S.R., Jannink, N.T. & Kouwenhoven, T.J., 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems? a review of paleocological concepts. *Earth Sci. Rev.*, 46: 213-236.

Vanicek, V., Juracic, M., Bajraktarecic, Z. & Cosovic, V., 2000. Benthic foraminiferal assemblages in a restricted environment - an example from the Mljet Lakes (Adriatic Sea, Croatia). *Geol. Croat.*, 53: 269-279.

Vaughn, C.C. & Hakenkamp, C.C., 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biol.*, 46: 1431-1446.

Vérec-Peyré, M.-T., 1984. Ecologie des foraminifères en Méditerranée nord-occidentale: étude de la distribution des foraminifères vivant dans la baie de Banyuls-sur-Mer. In: Bizon, J.J. & Burollet, P.F. (Editeurs), *Ecologie des micro-organismes en Méditerranée occidentale 'ECOMED'*, Association française des techniciens du pétrole, Paris, pp. 60-80.

Verger, F., 2005. *Marais et estuaires du littoral français*. Belin, Paris, 335 p.

Vouvé, F., 2000. Régénération benthique dans les vasières intertidales de Marennes-Oléron : nature de la matière organique, son impact sur la production et l'incorporation de l'ammonium. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, 263 p.

Vouvé, F., Guiraud, G., Marol, C., Girard, M., Richard, P. & Laima, M.J.C., 2000. NH_4^+ turnover in intertidal sediments of Marennes-Oléron Bay (France): effect of sediment temperature. *Oceanol. Acta*, 23: 575-584.

W

- Walton, W.R., 1952. Techniques for recognition of living foraminifera. Contr. Cushman Found. Foram. Res., 3: 56-60.
- Wang, F., Tessier, A. & Hare, L., 2001. Oxygen measurements in the burrows of freshwater insects. Freshwater Biol., 46: 317-327.
- Ward, J.N., Pond, D.W. & Murray, J.W., 2003. Feeding of benthic foraminifera on diatoms and sewage-derived organic matter: an experimental application of lipid biomarker techniques. Mar. Environ. Res., 56: 515-530.
- Warwick, R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Mar. Biol., 92: 557-562.
- Warwick, R.M. & Clarke, K.R., 1994. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities. Mar. Biol., 118: 739-744.
- Weinberg, J.R., 1991. Rates of movement and sedimentary traces of deep-sea foraminifera and mollusca in the laboratory. J. Foramin. Res., 21: 213-217.
- Weston, D.P., 1990. Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient. Mar. Ecol. Prog. Ser., 61: 233-244.
- Wetmore, K.L., 1988. Burrowing and sediment movement by benthic foraminifera, as shown by time-lapse cinematography. Revue de Paléobiologie, Genève, Vol. Spéc. n°2, Benthos'86: 921-927.
- Wiens, J.A., Crist, T.O., Day, R.H., Murphy, S.M. & Hayward, G.D., 2001. A canonical correspondence analysis of the effects of the *Exxon Valdez* oil spill on marine birds. Ecol. Appl., 11: 828-839.
- Wiesner, H., 1923. Die miliolideen der österlichen Adria. Prag-Bubenec. Privately printed: 1-113.

- Wolff, W.J. & Reise, K., 2002. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S. & Olenin, S. (Editeurs), Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London, pp. 193-205.
- Woodroffe, S.A., Horton, B.P., Larcombe, P. & Whittaker, J.E., 2005. Intertidal mangrove foraminifera from the central Great Barrier Reef shelf, Australia: implications for sea-levels reconstruction. *J. Foramin. Res.*, 35: 259-270.

Y

- Yanko, V., Kronfeld, J. & Flexer, A., 1994. Response of benthic foraminifera to various pollution sources: implications for pollution monitoring. *J. Foramin. Res.*, 24: 1-17.
- Yassini, I. & Jones, B.G., 1995. Foraminiferida and ostracoda from estuarine and shelf environments on the Southeastern coast of Australia. University of Wollongong press, Wollongong, 484 p.
- Ye, L.X., Ritz, D.A., Fenton, G.E. & Lewis, M.E., 1991. Tracing the influence on sediments of organic waste from a salmonid farm using stable isotope analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 145: 161-174.
- Yentsch, C.S. & Menzel, D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.
- Yoza, B.A., Harada, R.M., Nihous, G.C., Li, Q.X. & Masutani, S.M., sous presse. Impact of mariculture on microbial diversity in sediments near open ocean farming of *Polydactylus sexfilis*. *Ecol. Ind.*

Z

- Zar, J.H., 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall International Editions, Englewood Cliffs, 718 p.

Zettler, M.L., Schiedek, D. & Bobertz, B., sous presse. Benthic biodiversity indices versus salinity gradient in the southern Baltic Sea. *Mar. Pollut. Bull.*

Zheng, S., 1979. The Recent foraminifera of the Xisha Islands, GuangDong Province, China. *Studia Marina Sinica*, 15: 101-232.

Annexes

Annexe 1 : Formules utilisées par le logiciel GRADISTAT pour calculer les différents paramètres granulométriques (Blott & Pye, 2001)

(a) Arithmetic Method of Moments

Mean	Standard Deviation	Skewness	Kurtosis
$\bar{x}_a = \frac{\sum f m_m}{100}$	$\sigma_a = \sqrt{\frac{\sum f (m_m - \bar{x}_a)^2}{100}}$	$Sk_a = \frac{\sum f (m_m - \bar{x}_a)^3}{100 \sigma_a^3}$	$K_a = \frac{\sum f (m_m - \bar{x}_a)^4}{100 \sigma_a^4}$

(b) Geometric Method of Moments

Mean	Standard Deviation	Skewness	Kurtosis
$\bar{x}_g = \exp \frac{\sum f \ln m_m}{100}$	$\sigma_g = \exp \sqrt{\frac{\sum f (\ln m_m - \ln \bar{x}_g)^2}{100}}$	$Sk_g = \frac{\sum f (\ln m_m - \ln \bar{x}_g)^3}{100 \ln \sigma_g^3}$	$K_g = \frac{\sum f (\ln m_m - \ln \bar{x}_g)^4}{100 \ln \sigma_g^4}$

Sorting (σ_g)	Skewness (Sk_g)	Kurtosis (K_g)
Very well sorted	< 1.27	Very fine skewed < -1.30
Well sorted	1.27 - 1.41	Fine skewed -1.30 - -0.43
Moderately well sorted	1.41 - 1.62	Symmetrical -0.43 - +0.43
Moderately sorted	1.62 - 2.00	Coarse skewed +0.43 - +1.30
Poorly sorted	2.00 - 4.00	Very coarse skewed > +1.30
Very poorly sorted	4.00 - 16.00	
Extremely poorly sorted	> 16.00	

(c) Logarithmic Method of Moments

Mean	Standard Deviation	Skewness	Kurtosis
$\bar{x}_\phi = \frac{\sum f m_\phi}{100}$	$\sigma_\phi = \sqrt{\frac{\sum f (m_\phi - \bar{x}_\phi)^2}{100}}$	$Sk_\phi = \frac{\sum f (m_\phi - \bar{x}_\phi)^3}{100 \sigma_\phi^3}$	$K_\phi = \frac{\sum f (m_\phi - \bar{x}_\phi)^4}{100 \sigma_\phi^4}$

Sorting (σ_ϕ)	Skewness (Sk_ϕ)	Kurtosis (K_ϕ)
Very well sorted	< 0.35	Very fine skewed > +1.30
Well sorted	0.35 - 0.50	Fine skewed +0.43 - +1.30
Moderately well sorted	0.50 - 0.70	Symmetrical -0.43 - +0.43
Moderately sorted	0.70 - 1.00	Coarse skewed -0.43 - -1.30
Poorly sorted	1.00 - 2.00	Very coarse skewed < -1.30
Very poorly sorted	2.00 - 4.00	
Extremely poorly sorted	> 4.00	

(d) Logarithmic (Original) Folk and Ward (1957) Graphical Measures

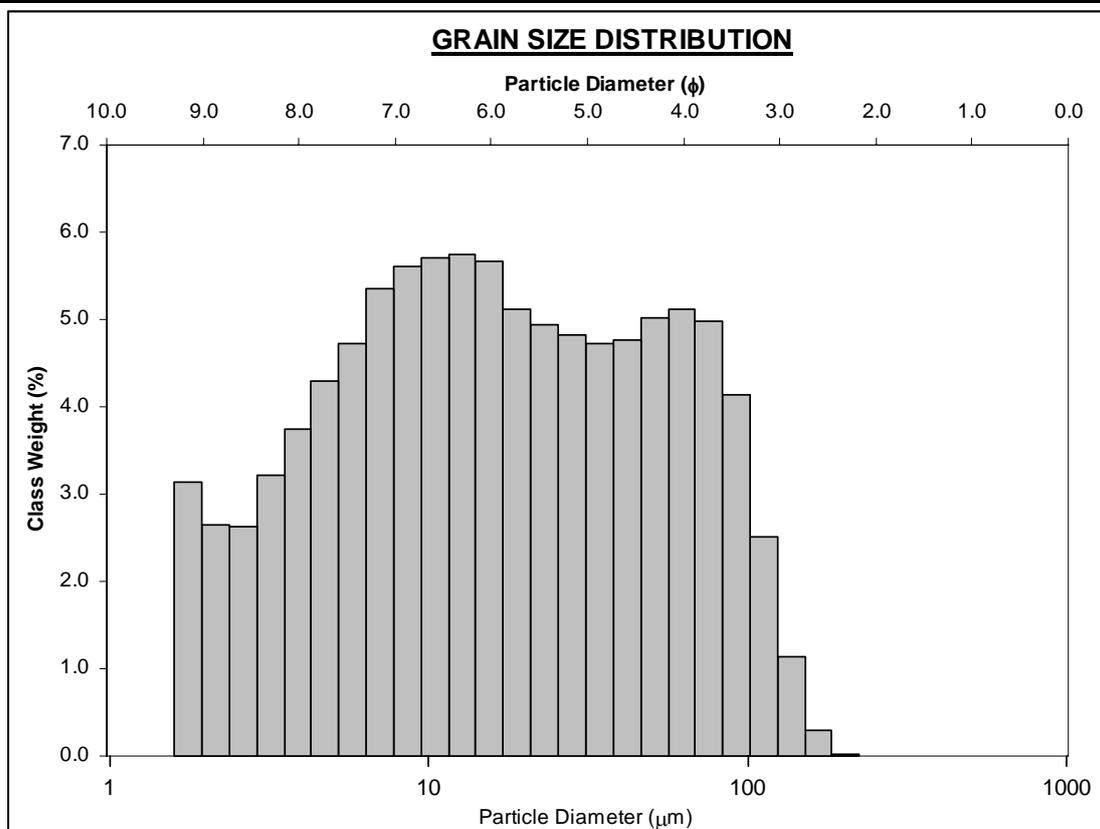
Mean	Standard Deviation	Skewness	Kurtosis		
$M_Z = \frac{\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}}{3}$	$\sigma_I = \frac{\phi_{84} - \phi_{16}}{4} + \frac{\phi_{95} - \phi_5}{6.6}$	$Sk_I = \frac{\phi_{16} + \phi_{84} - 2\phi_{50}}{2(\phi_{84} - \phi_{16})} + \frac{\phi_5 + \phi_{95} - 2\phi_{50}}{2(\phi_{95} - \phi_5)}$	$K_G = \frac{\phi_{95} - \phi_5}{2.44(\phi_{75} - \phi_{25})}$		
Sorting (σ_I)	Skewness (Sk_I)		Kurtosis (K_G)		
Very well sorted	< 0.35	Very fine skewed	+0.3 to +1.0	Very platykurtic	< 0.67
Well sorted	0.35 – 0.50	Fine skewed	+0.1 to +0.3	Platykurtic	0.67 – 0.90
Moderately well sorted	0.50 – 0.70	Symmetrical	+0.1 to -0.1	Mesokurtic	0.90 – 1.11
Moderately sorted	0.70 – 1.00	Coarse skewed	-0.1 to -0.3	Leptokurtic	1.11 – 1.50
Poorly sorted	1.00 – 2.00	Very coarse skewed	-0.3 to -1.0	Very leptokurtic	1.50 – 3.00
Very poorly sorted	2.00 – 4.00			Extremely	> 3.00
Extremely poorly sorted	> 4.00			leptokurtic	

(e) Geometric Folk and Ward (1957) Graphical Measures

Mean	Standard Deviation				
$M_G = \exp \frac{\ln P_{16} + \ln P_{50} + \ln P_{84}}{3}$	$\sigma_G = \exp \left(\frac{\ln P_{16} - \ln P_{84}}{4} + \frac{\ln P_5 - \ln P_{95}}{6.6} \right)$				
Skewness	Kurtosis				
$Sk_G = \frac{\ln P_{16} + \ln P_{84} - 2(\ln P_{50})}{2(\ln P_{84} - \ln P_{16})} + \frac{\ln P_5 + \ln P_{95} - 2(\ln P_{50})}{2(\ln P_{25} - \ln P_5)}$	$K_G = \frac{\ln P_5 - \ln P_{95}}{2.44(\ln P_{25} - \ln P_{75})}$				
Sorting (σ_G)	Skewness (Sk_G)	Kurtosis (K_G)			
Very well sorted	< 1.27	Very fine skewed	-0.3 to -1.0	Very platykurtic	< 0.67
Well sorted	1.27 – 1.41	Fine skewed	-0.1 to -0.3	Platykurtic	0.67 – 0.90
Moderately well sorted	1.41 – 1.62	Symmetrical	-0.1 to +0.1	Mesokurtic	0.90 – 1.11
Moderately sorted	1.62 – 2.00	Coarse skewed	+0.1 to +0.3	Leptokurtic	1.11 – 1.50
Poorly sorted	2.00 – 4.00	Very coarse skewed	+0.3 to +1.0	Very leptokurtic	1.50 – 3.00
Very poorly sorted	4.00 – 16.00			Extremely	> 3.00
Extremely poorly sorted	> 16.00			leptokurtic	

Annexe 2 : Exemple de feuille de résultats du logiciel GRADISAT pour la station Bellevue Allée (BIA)

SAMPLE STATISTICS						
SAMPLE IDENTITY: Bellevue Allée			ANALYST & DATE: ,			
SAMPLE TYPE: Trimodal, Poorly Sorted			TEXTURAL GROUP: Sandy Mud			
SEDIMENT NAME: Very Fine Sandy Medium Silt						
	μm	ϕ	GRAIN SIZE DISTRIBUTION			
MODE 1:	12.85	6.289	GRAVEL: 0.0%	COARSE SAND: 0.0%		
MODE 2:	62.20	4.014	SAND: 15.4%	MEDIUM SAND: 0.0%		
MODE 3:	1.775	9.145	MUD: 84.6%	FINE SAND: 1.4%		
D ₁₀ :	3.193	3.694		V FINE SAND: 14.0%		
MEDIAN or D ₅₀ :	15.75	5.989	V COARSE GRAVEL: 0.0%	V COARSE SILT: 17.1%		
D ₉₀ :	77.25	8.291	COARSE GRAVEL: 0.0%	COARSE SILT: 17.7%		
(D ₉₀ / D ₁₀):	24.19	2.244	MEDIUM GRAVEL: 0.0%	MEDIUM SILT: 19.9%		
(D ₉₀ - D ₁₀):	74.05	4.596	FINE GRAVEL: 0.0%	FINE SILT: 16.3%		
(D ₇₅ / D ₂₅):	6.544	1.596	V FINE GRAVEL: 0.0%	V FINE SILT: 10.4%		
(D ₇₅ - D ₂₅):	36.22	2.710	V COARSE SAND: 0.0%	CLAY: 3.2%		
	METHOD OF MOMENTS			FOLK & WARD METHOD		
	Arithmetic	Geometric	Logarithmic	Geometric	Logarithmic	Description
	μm	μm	ϕ	μm	ϕ	
MEAN (\bar{x}):	29.38	16.01	5.965	16.21	5.947	Coarse Silt
SORTING (σ):	31.60	3.200	1.678	3.408	1.769	Poorly Sorted
SKEWNESS (Sk):	1.588	-0.061	0.061	-0.001	0.001	Symmetrical
KURTOSIS (K):	5.262	2.019	2.019	0.821	0.821	Platykurtic



Annexe 3 : L'ensemble des données concernant les assemblages de la macrofaune et des foraminifères a été regroupé sous la forme d'un CD-ROM. Le dossier « Annexes_thèse » comporte un dossier par site (Rivedoux, Bellevue, Daire, Fouras-Charente, Fouras-Yves et Les Traires). A l'intérieur du dossier de chaque site sont regroupés deux fichiers excel, l'un pour la macrofaune et l'autre pour les foraminifères. Ce CD-ROM n'étant pas joint avec toutes les versions de la thèse, il est disponible sur simple demande par e-mail : vincent_bouchet@hotmail.com.

Abstract

In oyster farming areas, organic matter fluxes toward sediment is increased. Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) reject organic-rich faeces and pseudofaeces as a result of filtration process. Organic matter can be consumed by benthic fauna, but in excess it can entails the reduction of benthic faunal species richness, abundance and biomass. Organic matter degradation also induces hypoxic (or anoxic) conditions in the sediment, and production of ammonia and sulfides in toxic concentrations. The main objective of this study is to assess the effects of oyster farming on benthic intertidal ecosystems in the Pertuis Charentais. Benthic macrofauna, living (stained) foraminifera, and physicochemical characteristics of the water column and sediment were used as indicators to evaluate these effects. A multidisciplinary approach was conducted across the Pertuis Charentais at 3 different spatial scales: an oyster trestle (micro-scale), an oyster culture area (meso-scale) and various sites across the Pertuis Charentais (macro-scale). The study was also realised at 4 different temporal scales: some months for the spatial micro-scale, every two weeks for 2 years at meso-scale and once per season during one year at macro-scale. In this study, I found that oyster farming enriches sediment in fine particles, organic matter (up to 12 %), particulate organic carbon (15-20 $\mu\text{g mg}^{-1}$) and leads to high microphytobenthic biomass. Moreover, the association of seasonal warming (during spring and summer), remineralisation of accumulated organic matter and short-term hypoxic conditions leads to sulfides and ammonium production. Consequently, the benthic biodiversity decreases and the population dynamic is disturbed. The population dynamic disturbance is characterised by fast abundance rises followed by high mortality rates. In these conditions, tolerant benthic macrofaunal (*Cirratulidae*, *Spionidae* and *Capitellidae*) and foraminiferal (*Ammonia tepida* and *Criboelphidium gunteri*) species are promoted. AMBI index confirms “medium” ecological quality of oyster farming areas. On the contrary, across the control sites, sensible species are maintained (*Amphipods*, *Rosalina* cf. *vilardeboana*). Comparison of oyster farming techniques shows that on-bottom culture is less disturbing for benthic ecosystem than off-bottom culture. Axial tomodesitometry, an innovative method, was used to describe in 3D the sedimentary column organisation. I show that oyster farming modifies the sedimentary column functioning. Indeed, the macrofaunal diversity decrease leads to the modification of the functional diversity of assemblages. Thus, the vertical distribution of living foraminifera is limited in oyster farming areas, because their distribution is tightly related to macrofaunal bioturbating modes.

Keywords

Oyster farming – Pertuis Charentais – intertidal areas – granulometry- organic matter – chlorophyll *a* – benthic macrofauna – benthic foraminifera – tolerant species – sensible species – macrofauna/foraminifera interactions – bioturbation – CAT-scan

Résumé

Dans les zones ostréicoles, les flux de matière organique vers les sédiments sont accrus, l'huître *Crassostrea gigas* rejetant sous forme de pseudo-feces et de feces de grandes quantités de matière organique. De ce fait, bien que cette matière organique puisse être consommée par la faune benthique, sa surabondance peut provoquer une réduction de leur richesse spécifique, abondance et biomasse et provoquer sur le plan des processus biogéochimiques une réduction de la couche benthique oxygénée et l'apparition de substances comme l'ammonium et les sulfures dont les concentrations peuvent devenir toxiques. L'objectif principal de cette étude est donc de déterminer l'effet de l'ostréiculture, grâce à plusieurs indicateurs, sur le compartiment benthique d'un écosystème littoral comme les pertuis charentais. Pour évaluer ces effets, la macrofaune benthique et les foraminifères vivants benthiques ont été utilisés en association avec des mesures des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau et du sédiment. Une approche pluridisciplinaire a été menée dans les pertuis charentais à trois échelles spatiales différentes : à l'échelle d'une table ostréicole (micro-échelle), à l'échelle d'un site ostréicole (mésos-échelle) et à l'échelle des pertuis charentais (macro-échelle). Dans les trois cas, un suivi dans le temps a été associé à une étude de distribution spatiale, quelques mois à micro-échelle, tous les quinze jours pendant deux années à méso-échelle et une fois par saison pendant une année à macro-échelle. Ces différentes approches ont permis d'avoir une vision hiérarchisée de la dynamique et de la réponse fonctionnelle de la faune benthique aux changements induits par la présence de l'ostréiculture. La présence des cultures ostréicoles dans les pertuis charentais enrichit les sédiments en particules fines, en matière organique (12 %), en carbone organique particulaire (15-20 $\mu\text{g mg}^{-1}$) et favorise une production microphytobenthique élevée. Pendant la période chaude de l'année printemps-été, la reminéralisation de la matière organique accumulée associée à des hypoxies temporaires peut favoriser la production de sulfures et d'ammonium. En réponse, la diversité des assemblages benthiques diminue et la dynamique de populations des espèces est perturbée. Elle se caractérise par des augmentations rapides des abondances suivies d'épisodes de mortalité. Les espèces tolérantes de la macrofaune benthique (*Cirratulidae*, *Spionidae* et *Capitellidae*) et des foraminifères vivants benthiques (*Ammonia tepida* et *Cribrorhynchus gunteri*) sont favorisées. L'indice AMBI confirme la qualité écologique moyenne des sites ostréicoles. Au contraire, dans les stations témoins, les espèces sensibles persistent (*Amphipodes*, *Rosalina* cf. *vilardeboana*). La comparaison entre pratiques de culture sur table et à plat montre que la culture des huîtres à plat est moins perturbante pour le milieu benthique. L'utilisation innovante de la tomographie axiale par scanner médical pour la description tridimensionnelle de la colonne sédimentaire suggère une relation étroite entre le mode de bioturbation des différents groupes de la macrofaune et la réponse des foraminifères vivants dans la colonne sédimentaire en terme de distribution verticale. La diminution de la diversité des assemblages de la macrofaune dans les zones soumises à l'ostréiculture modifie la diversité fonctionnelle de ces assemblages et affectent le fonctionnement de la colonne sédimentaire, limitant la répartition verticale des foraminifères dans ces zones.

Mots clés

Ostréiculture – pertuis charentais – zone intertidale – granulométrie- matière organique – chlorophylle a – macrofaune benthique – foraminifères benthiques – espèces tolérantes – espèces sensibles – interaction macrofaune/foraminifères – bioturbation – CAT-scan