Université de Bretagne Occidentale

Institut Universitaire Européen de la Mer

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Spécialité Océanographie Biologique

Les communautés benthiques de substrats meubles de la Manche et de la baie sud de la mer du Nord : description, fonctionnement et état écologique

Présenté par

Nicolas Desroy

Rapporteurs

Pr Jacques CLAVIER	Université de Bretagne Occidentale
Pr Jean-Claude DAUVIN	Université de Caen – Basse Normandie
Pr Hervé LE BRIS	Agrocampus ouest

Examinateurs

Dr Guy BACHELET	Centre National de la Recherche scientifique
Dr Christian HILY	Centre National de la Recherche Scientifique

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

DOSSIER ADMINISTRATIF

1. Curriculum vitae 9
1.1. Etat civil 9
1.2. Situation actuelle 9
1.3. Cursus universitaire et diplômes 9
1.4. Parcours professionnel 9
2. Activités d'enseignement et de diffusion des connaissances 10
2.1. Enseignements dispensés 10
2.1.1. Avant la mise en place de l'organisation LMD 10
2.1.2. Après la mise en place de l'organisation LMD 10
2.2. Responsabilités pédagogiques 10
2.3. Encadrement d'étudiants 10
3. Encadrement de personnels en contrat à durée déterminée 12
4. Expertise scientifique et évaluation de la recherche 12
4.1. Participation à l'évaluation des demandes de campagnes océanographiques 12
4.2. Participation à des jurys de recrutement 13
4.3. Participation à des jurys de thèse 13
4.4. Expertise pour des instances de financement de la recherche 13
4.5. Représentation au sein d'instances régionales, nationales et internationales 13
4.5.1. Conseils rattachés à des structures nationales ou internationales 13
4.5.2. Conseils rattachés à des structures régionales 13
4.6. Arbitres pour des revues scientifiques 13
4.6.1. Rang A 13
4.6.2. Rang B 14
5. Liste des publications 14
5.1. Publications dans des revues internationales de rang A 14
5.2. Autres revues 16
5.3. Contribution à des ouvrages 17
6. Liste des communications 18
6.1. Colloques / Séminaires internationaux 18
6.2. Colloques / Séminaires nationaux 20
7. Liste des posters 21
7.1. Colloques internationaux 21
7.2. Colloques nationaux 22
8. Avis scientifiques 23

DOSSIER SCIENTIFIQUE

Chapitre I - Description et fonctionnement des communautés benthiques

1. Les communautés macrobenthiques de la Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord 27
1.1. Présentation succincte de la zone d'étude 27
1.1.1. Caractéristiques hydrodynamiques et sédimentaires 27
1.1.2. Pressions anthropiques 29
1.1.3. Historique des études benthiques 29
1.2. Les communautés des « petits fonds littoraux » 31
1.2.1. Caractéristiques générales de la faune et distribution des communautés benthiques 33
1.2.2. Effets d'un dysfonctionnement de l'écosystème côtier : la prolifération printanière de *Phaeocystis* spp. 37
1.2.2.α. Communautés intertidales 37
1.2.2.β. Communautés subtidales 40
1.3. Les communautés du plateau épicontinental 43
1.3.1 Evolution de la couverture sédimentaire 44
1.3.2. Etat des lieux au début du XXI^{ème} siècle (2004-2007) 46
1.3.3. Comparaison avec les données antérieures (1971-1976) 48
1.3.4. Variation de la diversité spécifique le long d'un gradient théorique sud-ouest/nord-est 51
1.3.5. Modèles d'habitats potentiels des espèces benthiques 53
1.4. Les espèces introduites : un facteur d'évolution de la diversité 55

2. Les communautés macrobenthiques de la mer du Nord : comparaison des états observés en 1986 et 2000 59
2.1. Changements de la distribution des espèces 60
2.2. Changements de la distribution des communautés 61

3. Cas de deux grands aménagements 62
3.1. Le bassin maritime de la Rance 62
3.1.1. Dynamique de la communauté des sables fins à *Melinna palmata* 63
3.1.2. Distribution des communautés de substrats meubles et évolution entre 1976 et 1995 65
3.2. L'embouchure de la Seine 67
3.2.1. Patrons de distribution de la faune à différentes échelles spatio-temporelles 68
3.2.1.α. Echelle pluri-annuelle 68
3.2.1.β. Echelle annuelle 69
3.2.1.χ. Echelle semi-hebdomadaire à trimestrielle 72
3.2.2. Effet de l'instabilité sédimentaire 75
3.2.3. Contribution de la macrofaune aux processus biogéochimiques 76

Chapitre II - La macrofaune benthique : un élément structurant du réseau trophique

1. Contribution de la macrofaune benthique à l'écologie trophique des juvéniles de poissons plats au sein des nourriceries estuariennes : cas de la baie du Mont Saint-Michel 81
1.1. Invertébrés benthiques consommés par la sole et la plie 81
1.2. Relations spatiales entre invertébrés benthiques et juvéniles de poissons plats 82
1.3. Effet de la prolifération de *C. fornicata* 83
1.4. Rôle des apports terrigènes et de la production microphytobenthique dans le réseau trophique 86
1.5. Deux réseaux trophiques pour une seule baie 88
1.6. Modélisation du fonctionnement trophique de la baie du Mont Saint-Michel 90

2. Rôle des espèces ingénieures : cas de l'annélide polychète *Lanice conchilega* 93
2.1. Stabilité des banquettes à *L. conchilega* 94
2.2. Les banquettes à *L. conchilega* : simple oasis temporaire ou véritable récif ? 96
2.3. Les banquettes à *L. conchilega* : zones de refuge et/ou d'alimentation pour les juvéniles de poissons plats ? 98
2.4. Intérêt trophique pour l'avifaune 99

Chapitre III - Surveiller pour mieux gérer

1. Cadre institutionnel de la Directive Cadre sur l'Eau et objectifs 101

2. Indices biotiques benthiques 102
2.1. Définitions 102
2.2. Etat de l'art succinct 103
2.2.1. Méthodes univariées 103
2.2.2. Méthodes multivariées 103
2.2.3. Méthodes multimétriques 104
2.2.4. Méthodes fonctionnelles 104

3. Surveillance des masses d'eau côtières des façades Manche-mer du Nord et Atlantique 105
3.1. Choix et validation d'une méthodologie 105
3.1.1. Sélection d'une métrique 105
3.1.2. Définition des conditions de références 109
3.1.3. Intervalle de confiance 110
3.1.4. Intercalibration et définition des EQR (Ecological Quality Ratio) 111
3.2. Stratégies d'échantillonnages spatiale et temporelle : de l'idéal au confus 112
3.3. Mise en œuvre de la DCE sur les communautés de substrats meubles des eaux côtières de la frontière belge à la baie du Mont Saint-Michel 113
3.4. Etat des masses d'eau côtières des façades Manche – mer du Nord et Atlantique selon le paramètre « invertébrés benthiques » 114

4. Surveillance des masses d'eau de transition des façades Manche-mer du Nord et Atlantique 117
4.1. Variabilité des statuts écologiques 117

4.2. Essai de définition d'une métrique : le MISS-TW (Macrobenthic Index for Sheltered Systems – Transitional Waters) 120
4.1.1. Indice et définition des conditions de référence 120
4.1.2. Définition des EQR 124
4.1.3. Comparaison entre le MISS-TW et le M-AMBI 125
4.1.4. Relation pression/état 125
4.1.5. Réseau de surveillance de la baie du Mont Saint-Michel à la frontière belge 125
4.1.6. Vers une meilleure prise en compte du fonctionnement écologique des estuaires 126

5. Vers une méthode alternative de l'évaluation de la qualité des habitats 127

6. Gestion et valorisation des données 128

7. De la DCE à la DCSMM (Directive Cadre Stratégie sur le Milieu Marin) 129

Chapitre IV - Perspectives de recherche

1. Développement d'une approche écosystémique en Manche occidentale 130
1.1. Contexte programmatique 131
1.2. Evolution de la biodiversité benthique en réponse au changement global en Manche occidentale 132
1.1.1. Etat de l'art succinct 132
1.1.2. Les modèles de niches écologiques 133
1.1.3. La Manche occidentale : un contexte climatique original 133
1.1.4. Objectifs du projet 134
1.2. Identification des communautés benthiques à l'échelle de la Manche occidentale 136
1.3. Contribution du benthos et structure du réseau trophique en Manche occidentale 137
1.4. Origine, nature et fonctions des thanatocénoses actuelles en Manche occidentale 138

2. Améliorations méthodologiques pour une meilleure connaissance du compartiment benthique 138
2.1. Le benthos chaluté 138
2.2. Les techniques d'imagerie sous-marine 139

3. Acquisition de connaissances pour une meilleure gestion 140
3.1. Les petits fonds subtidaux de l'archipel de Chausey 140
3.2. Fonctionnement des herbiers à *Zostera marina* 141
3.3. Présence du mollusque *Crepidula fornicata* et diversité benthique 141
3.4. Dynamique et conservation des récifs d'hermelles 142

4. Approche anthropocentrée : les services écosystémiques 143

5. Transfert des connaissances vers le grand public 144
5.1. Atlas de distribution des invertébrés benthiques du golfe Normano-Breton 144
5.2. Des récifs et des hommes : les hermelles 144
5.3. L'archipel de Chausey : un écosystème unique 145

Références bibliographiques

REMERCIEMENTS

Je tiens en tout premier lieu à remercier vivement les membres du jury, qui ont accepté, malgré des charges déjà lourdes, de juger ce travail. Merci à Jacques Clavier, Jean-Claude Dauvin et Hervé Le Bris d'avoir accepté de rapporter ce travail et à Guy Bachelet et Christian Hily de participer à ce jury.

Dresser le bilan de son parcours scientifique est un exercice qui retrace autant son propre cheminement intellectuel que les rencontres qui y ont contribué. Ainsi, ce mémoire n'est pas le reflet d'une simple contribution individuelle mais bien de travaux et réflexions conduits souvent collectivement. Il se veut défenseur des bénéfices de la coopération et s'oppose à la compétition et à la sélection du « tous contre tous ». La lecture de cette synthèse scientifique ne peut donc être entamée sans que ne soient remerciés tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à l'acquisition des résultats. La liste étant longue, que les absents me pardonnent.

Mes plus chaleureux remerciements vont tout d'abord au Professeur Christian Retière, ancien Directeur de la station marine de Dinard, qui m'a ouvert les portes de son laboratoire en m'accueillant en DEA, puis en thèse. Merci pour les discussions toujours passionnantes que nous avons pu avoir, pour ton soutien sans faille lors des périodes de doute et pour toutes les valeurs et connaissances que tu as su me transmettre.

D'une station marine à l'autre, mes premiers pas dans le métier d'enseignant-chercheur ont été effectués à Wimereux, aux côtés de Jean-Claude Dauvin, à qui j'adresse toute ma reconnaissance pour la confiance qu'il a su m'accorder. Travailler à tes côtés fut une excellente école de rigueur, d'organisation et d'efficacité et un formidable tremplin pour l'avenir. Merci de m'avoir permis de disposer de toute la liberté nécessaire pour conduire mes activités de recherche. J'associe à ces remerciements l'ensemble des personnels (administratifs, techniques et scientifiques) de la station marine de Wimereux et plus particulièrement Lionel Denis et Jean-Marie Dewarumez, avec qui j'ai toujours eu beaucoup de plaisir à travailler.

C'est suite à une collaboration nouée lors de ces années avec André Carpentier (centre Ifremer de Boulogne-sur-mer) dans le cadre du programme CHARM, que ma carrière a pris un nouveau visage. Les relations qui se sont progressivement tissées ne sont certainement pas innocentes à mon choix d'intégrer l'Ifremer. Merci pour les échanges toujours enrichissants que nous avons pu avoir et qui ont progressivement abouti à développer une approche écosystémique en Manche. Merci également à l'équipe en place au sein du département Halieutique Manche – mer du Nord et particulièrement à Bruno Ernande, Eric Foucher, Morgane travers-Trolet et Sandrine Vaz.

Tel un retour aux sources, les années dinardaises ont succédé aux années wimereusiennes. Mon recrutement au laboratoire environnement et ressources de Saint-Malo d'abord, puis de Dinard, catalysé par le projet de rapprochement avec la station marine de Dinard, m'a permis d'aborder la recherche en océanographie sous un nouvel angle et de reprendre nombre de projets laissés en suspens à la suite de ma thèse. Les discussions scientifiques avec Patrick Le Mao, toujours très fructueuses et conviviales, ont progressivement permis à certaines de ces idées de prendre corps. Merci à l'honnête benthologue (au sens noble du terme) que tu es pour ta sollicitude. J'en profite également pour remercier l'ensemble des membres du laboratoire (Aurélie Legendre, Aurore Lejolivet, Daniel Gerla, Françoise Dagault, Gilbert Mouillard, Julia Penot, Julien Chevé et Renée Taraud) pour tout l'intérêt qu'ils manifestent pour le benthos ainsi que pour leur bonne

humeur. Merci également à Claude Le Bec, Claire Rollet et Luc Drévès pour d'ardeur avec laquelle ils défendent cette thématique au sein du laboratoire. Je souhaite également avoir une pensée toute particulière pour Michel Rougerie, qui nous a quittés bien trop tôt.

Ces dernières années consacrées à l'étude du benthos en Manche occidentale, furent riches en collaborations. Cette synthèse ne serait pas ce qu'elle est sans les nombreux échanges que j'ai pu avoir avec Eric Thiébaut et Franck Gentil de la station biologique de Roscoff, avec qui les discussions que nous avons depuis plus de 15 ans, ont toujours été très stimulantes, constructives et amicales. La nouvelle exploration des fonds de la Manche occidentale, si elle aboutit, sera une formidable concrétisation de cette coopération. J'associe bien entendu à ces remerciements Louis Cabioch pour son soutien et sa participation à la « redécouverte » des fonds de la Manche (orientale d'abord lors de la thèse d'Aurélie Foveau, puis occidentale).

Agrocampus ouest fut également, au travers de la collaboration avec Olivier Le Pape, un partenaire privilégié au cours de ces dernières années. Construite sur les acquis du chantier PNEC (Programme National d'Environnement Côtier) mené en baie du Mont Saint-Michel, elle aura permis de mieux connaître la fonction de nourricerie de ce secteur. A nous désormais d'imaginer une suite.

Un partenaire majeur au cours de ces années fut enfin Marijn Rabaut, post-doctorant de l'Université de Gent, avec qui j'ai pu explorer certains aspects des fonctionnalités des banquettes à *Lanice conchilega*. J'associe à cette reconnaissance Laurent Godet, dont ce fut l'un des volets du projet de recherche post-doctoral. Ton contact fut toujours convivial et stimulant et ton enthousiasme, contagieux.

Ces dernières années ont également été marquées par une collaboration grandissante avec le CNRS, en la personne de Jérôme Fournier. Du plaisir que nous avons à travailler ensemble ainsi que de nos diverses mais toujours riches discussions sont nées des approches communes en matière d'écologie benthique et le top départ pour la rédaction de nos HDR respectives. Nul doute que l'approche paléo-océanographique sera un axe fort des travaux conduits en Manche ouest.

Le rapprochement entre le laboratoire environnement et ressources et la station marine du MNHN au sein du CRESCO (Centre de Recherches et d'Enseignement sur les Systèmes COtiers) en 2008 fut un évènement important. Il a permis une mutualisation des moyens ainsi que la genèse de nouvelles perspectives de recherche. Merci à l'ensemble de ces nouveaux collègues, et plus particulièrement à Christophe Boinet, Julien Guillaudeau, Jézabel Lamoureux et Frédéric Olivier sans qui certaines activités de recherche ou de surveillance n'auraient été possibles. Ma reconnaissance va également à Aurélie Garcia, ingénieur d'études, Anne-Laure Janson, ingénieure de recherches et Thibaut Nebout, ingénieur d'études actuellement à la station Dumont d'Urville de l'IPEV, pour leur aide précieuse dans la mise en œuvre de la surveillance benthique en Manche orientale.

Ma gratitude va également à l'ensemble des étudiants avec qui j'ai collaboré lors de ces dernières années, et plus particulièrement Anne-Laure Janson, Aurélie Foveau, Caroline Kostecki et Rima Jihanne Trigui à qui j'espère ne pas avoir laissé de trop mauvais souvenirs lors de leur doctorat ou post-doctorat.

Je tiens enfin à associer à ces remerciements, l'ensemble des personnes de l'Ifremer qui ont permis à certains des travaux présentés dans ce mémoire ou leur valorisation d'aboutir, dont les « frères de la côte » pour leur engagement et aide dans la mise en œuvre de la surveillance, la cellule DCE du centre de Nantes (Remi Buchet, Laurence Miossec et Dominique Soudan) ou encore le laboratoire Dyneco du centre de Brest (Amelia Curd, Stanislas Dubois et Philippe Cugier).

Enfin, merci à ma famille et notamment mes parents et grands-parents pour m'avoir toujours soutenu dans la voie que je m'étais fixée et avoir mis en œuvre les conditions de sa

réussite. Merci également à Muriel pour ton soutien indéfectible, ainsi qu'à Elouan et Léna pour votre dynamisme. Vous voir grandir est certainement le plus beau des spectacles.

DOSSIER ADMINISTRATIF

1. Curriculum vitae

1.1. Etat civil

Nicolas DESROY
Né le 22 juillet 1971 à Evreux (Eure)
Nationalité française
Marié, deux enfants

1.2. Situation actuelle

Cadre d'études et de recherche à l'Ifremer (Laboratoire environnement et ressources Bretagne nord)
Adresse électronique : nicolas.desroy@ifremer.fr
Tél. : 02 23 18 58 62
Fax : 02 23 18 58 50

1.3. Cursus universitaire et diplômes

1994-1998 : Thèse d'université - spécialité **Océanographie biologique**, Université de Rennes I, (Mention Très honorable avec Félicitations du Jury)
Soutenu le 11 mai 1998 devant le jury composé de :

Pr Jean-Claude Lefeuvre (Professeur au Muséum national d'histoire naturelle)	Président
Dr John. A. Commito (Professeur à l'Université d'état de Louisiane)	Rapporteur
Dr Gaston Desrosiers (Professeur à l'Université du Québec)	Rapporteur
Pr Jean-Yves Gautier (Professeur à l'Université de Rennes)	Examinateur
Pr Christian Retière (Professeur au Muséum national d'histoire naturelle)	Dr de thèse
Pr Paul Trehen (Professeur à l'Université de Rennes)	Examinateur

1994 : Diplôme d'Etudes Approfondies de **Biologie des Populations** et d'**Eco-éthologie,** Université de Rennes I (Mention Bien)

1993 : Maîtrise de **Sciences Naturelles**, Université de Rouen (Mention Bien)

1992 : Licence de **Sciences Naturelles**, Université de Rouen (Mention Bien)

1991 : DEUG **B**, Université de Rouen (Mention Très Bien avec Félicitations du Jury)

1989 : Baccalauréat série **D** (mention Bien)

1.4. Parcours professionnel

Depuis 2006 : Cadre d'études et de recherche, Laboratoire Ifremer environnement et ressources de Saint-Malo (2006), puis Finistère-Bretagne nord (2006) et Bretagne-nord (2013).

1999-2006 : Maître de Conférences, Université des sciences et technologies de Lille (tation marine de Wimereux) - UMR 8013 « Ecosystèmes LIttoraux et COtiers » (ELICO).

1999 : Agent de développement des nouvelles techniques d'information et de communication à l'IUFM de Bretagne (Rennes, Service informatique pédagogique).

1998 : Chercheur vacataire à la station marine du Muséum national d'histoire naturelle de Dinard.

1994-1998 : Doctorat, station marine du Muséum national d'histoire naturelle de Dinard (Directeur : Pr Christian Retière).

2. Activités d'enseignement et de diffusion des connaissances

2.1. Enseignements dispensés

Lors de mes fonctions de Maître de Conférences à l'Université des sciences et technologies de Lille, j'ai assuré un service d'environ **200 à 210 heures** par an pendant **6 ans**. Les enseignements dispensés étaient :

2.1.1. Avant la mise en place de l'organisation Licence-Master-Doctorat (LMD)

1. Océanologie biologique

DEA BEFA « Biodiversité des Ecosystèmes Fossiles et Actuels», Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes, Maîtrise de sciences et techniques « Environnement et aménagement régional ».

2. Océanologie biologique - Stages de terrain

Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes (écologie des estrans sableux : de l'échantillonnage à l'analyse des données), Maîtrise de sciences et techniques « Environnement et aménagement régional » (écologie, surveillance et aménagement des milieux littoraux), Licence de biologie des organismes (écologie des estrans rocheux, systématique des invertébrés).

3. Biostatistiques

Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes, Licence de biologie des organismes.

2.1.2. Après la mise en place de l'organisation LMD

1. Océanologie biologique

Master « Environnement » 2ème année recherche, Master « Environnement » 2ème année professionnel, Master « Environnement » 1ère année, Maîtrise de sciences et techniques « Environnement et aménagement régional » 2ème année

2. Océanologie biologique - Stages de terrain

Master « Environnement » 1ère année (écologie des estrans sableux : de l'échantillonnage à l'analyse des données), Maîtrise de sciences et techniques « Environnement et aménagement régional » (écologie, surveillance et aménagement des milieux littoraux), Licence 3ème année (faune et flore marines – 2 modules)

3. Biostatistiques

Master « Environnement » 1ère année

2.2. Responsabilités pédagogiques

J'ai été en 2004 et 2005 co-responsable de la filière Master professionnel «Gestion de la biodiversité des écosystèmes continentaux et côtiers » et responsable de 1999 à 2005 de la coordination des stages de terrain de Licence 3ème année (Biologie des organismes) et de la Maîtrise de sciences et techniques « Environnement et aménagement régional » se déroulant à la station marine de Wimereux.

2.3. Encadrement d'étudiants

J'ai assuré le co-encadrement de trois thèses, deux post-doctorats, neuf étudiants de DEA/Master 2 Recherche, deux étudiants de DSR (Diplôme Supérieur de Recherche) et plusieurs étudiants de Maîtrise/Master 1.

Licence 3

Erwan Guillon (université de Poitiers : avril 2010)

Impact de la palourde japonaise sur le compartiment benthique.

Master 1

Christophe Six (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juin 1999)
Etude des communautés annélidiennes du nord de la côte d'Opale.

Samuel Degezelle (Université du littoral – côte d'Opale : avril – juin 2001)
Distribution des Annélides Polychètes dans la partie orientale de la baie de Seine.

Yvan Jacquemin (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juin 2001)
Impact en milieu intertidal des dépôts de l'algue prymnésiophycée *Phaeocystis* sur la dynamique et le recrutement des populations d'invertébrés benthiques.

Nathalie Fera (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juin 2002)
Réponse des habitats et communautés benthiques de baie de Seine orientale aux transferts sédimentaires : approche expérimentale.

Amandine Jacquard (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juin 2005)
Effet de l'extension du port du Havre sur les peuplements benthiques des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine.

Laurent Ricquiers (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juin 2007)
Etat de conservation des formations récifales à *Sabellaria alveolata* (L.) de la baie du Mont-Saint-Michel.

Damien Le Guillou (Université de Perpignan : avril–juillet 2010)
Impact de la prolifération de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* sur les peuplements benthiques du bassin maritime de la Rance.

Laura Coquereau (Université Pierre et Marie Curie : avril–juin 2011)
Etat de conservation des formations récifales à *Sabellaria alveolata* (L.) de la baie du Mont-Saint-Michel.

Lisa Wauters (Université des sciences et technologies de Lille : avril–juillet 2011)
Comparaison de la mégafaune benthique récoltée par chalut de fond et observée par vidéo sous-marine.

Master 2

Gregory Charrier (Université des sciences et technologies de Lille : janvier–juillet 2001)
Etude des peuplements mésozooplanctoniques et macrobenthiques de la fosse nord de l'estuaire de la Seine en conditions hivernales et printanière.

Karine Randriambao (Université des sciences et technologies de Lille: janvier–juillet 2002)
Effets des dépôts de l'algue prymnesiophycée *Phaeocyctis sp*. sur les communautés benthiques et suprabenthiques subtidales de la Manche orientale.

Kelig Mahé (Université des sciences et technologies de Lille : janvier–juillet 2003)
Biologie et écologie de la petite sole jaune (*Buglossidium luteum*).

Gilles Vodouhé (Université des sciences et technologies de Lille : janvier–juillet 2005)
Impact des rejets de dragages sur les peuplements benthiques.

Mickaël Jaffré (Université de Bretagne occidentale : janvier–juillet 2008)
Valeur fonctionnelle des banquettes à *Lanice conchilega* pour les prédateurs supérieurs (oiseaux et poissons plats).

Julien Lanshere [Université des sciences et technologies de Lille : janvier–juillet 2008 / co-encadrement O. Le Pape (Agrocampus Ouest)]
Les nourriceries côtières de poissons plats : de la description à l'analyse des relations trophiques.

Marianna Audfroid Calderon [université de Gent (Belgique) : janvier–juin 2010 / co-encadrement M. Rabaut (Université de Gent)]
Biogenic structures as refuge for common sole (*Solea solea*) and brown shrimp (*Crangon crangon*): Experiments in artificial *Lanice conchilega* reefs.

Antoine Tancré [Université de Caen-basse Normandie : janvier–juillet 2011 / co-encadrement M. Blanchard (Ifremer)]
Influence du mollusque *Crepidula fornicata* sur l'érodabilité du sédiment sous-jacent : mesures en canal hydrodynamique.

Marine Reynaud (Université de Bretagne occidentale : janvier–juin 2013)

Influence de la prolifération du mollusque *Crepidula fornicata* sur la diversité biologique et la structuration des peuplements benthiques.

Diplôme Supérieur de Recherche

Pascal Hacquebart (Université des sciences et technologies de Lille : septembre 2004-juin 2005)

Effets sur le compartiment benthique intertidal des dépôts consécutifs au bloom de l'algue prymnésiophycée *Phaeocystis spp*.

Sandrine Alizier (Université des sciences et technologies de Lille : septembre 2005–juin 2006)

Variabilité spatio-temporelle du peuplement des cailloutis dans détroit du Pas-de-Calais.

Thèse d'université

Anne-Laure Janson [université des Sciences et Techniques de Rouen : septembre 2003 juillet 2007 / co-encadrement J.P. Dupont (université de Rouen)]

Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine en réponse à la dynamique sédimentaire : de l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle.

Situation actuelle : Ingénieur de recherche (CDD) au CNRS – UMR BOREA.

Aurélie Foveau [Université des sciences et technologies de Lille : septembre 2006–décembre 2009 / co-encadrement J.C. Dauvin (Université des sciences et technologies de Lille) et J.M. Dewarumez (CNRS-UMR ELICO)]

Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche : état des lieux au début du XXI^{ème} siècle.

Situation actuelle : Ingénieur (CDD) au GEMEL Picardie.

Caroline Kostecki [Agrocampus Ouest : septembre 2007-décembre 2010/ co-encadrement O. Le Pape (Agrocampus Ouest)]

Dynamique trophique, habitat benthique et fonction de nourricerie des milieux côtiers et estuariens.

Situation actuelle : Stage post-doctoral à l'Université de San Francisco.

Post-doctorat

Rima Jihanne Trigui (Ifremer, Laboratoire environnement et ressources Finistère-Bretagne-nord : février 2009-juillet 2010)

Impact de la prolifération de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* sur le fonctionnement et l'évolution du compartiment benthique en Rance maritime.

Aurélie Foveau (Ifremer, Laboratoire environnement et ressources Finistère-Bretagne-nord : avril 2010-septembre 2011)

Habitats mégabenthiques et halieutiques : variabilités structurelle et fonctionnelle, relation à l'environnement et impacts des arts traînants.

3. Encadrement de personnels en contrat à durée déterminée

Anne-Laure Janson (avril–septembre 2011, contrat Ifremer)

Contrôle de surveillance 2011 des paramètres benthiques, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau.

Céline Rolet (février 2011-juillet 2011, contrat Ifremer)

Les biocénoses benthiques circalittorales de la Manche, du sud de la mer du nord et de la mer d'Iroise : synthèse des connaissances.

4. Expertise scientifique et évaluation de la recherche

4.1. Participation à l'évaluation des demandes de campagnes océanographiques

Participation à l'évaluation de plusieurs demandes de campagnes à la mer en zone côtière auprès du CIRMAT (Comité Inter-Régional Manche ATlantique), puis de la CNFC (Commission Nationale de la Flotte Côtière).

4.2. Participation à des jurys de recrutement

Membre de la commission de recrutement Ifremer d'un cadre en écologie benthique au département DYNECO, centre Ifremer de Brest, juin 2010.

Membre de la commission de recrutement Ifremer d'un technicien spécialisé en réseau trophique au département Halieutique, Manche-mer du Nord, centre Ifremer de Boulogne-sur-mer, Juillet 2012.

Membre de la commission de recrutement Ifremer d'un cadre en écologie benthique au département DYNECO, centre Ifremer de Brest, Novembre 2012.

4.3. Participation à des jurys de thèse

J'ai participé à un jury de thèse en tant qu'examinateur

Armonie Tous-Rius (Directeur de thèse : Pr Lionel Denis, Université des sciences et technologies de Lille, Octobre 2012).

Approche fonctionnelle des communautés benthiques à *Abra alba* et *Ophiothrix fragilis* du bassin oriental de la Manche : approche expérimentale.

4.4. Expertise pour des instances de financement de la recherche

Membre, nommé en 2007 et reconduit en 2011, du Conseil scientifique du **PNEC** (Programme National d'Environnement Côtier), devenu **DRIL** (Dynamique et Réactivité des Interfaces Littorales).

4.5. Représentation au sein d'instances régionales, nationales et internationales

4.5.1. Conseils rattachés à des structures nationales ou internationales

1. Représentant français du « **Benthos Ecology Working Group** » du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) depuis 2012. Ce groupe s'attache à étudier l'état et la dynamique des communautés benthiques au sein d'écosystèmes soumis aux activités anthropiques et plus particulièrement les activités de pêche. La mer du nord est ainsi un site d'étude central pour ce groupe, dont l'essentiel des adhérents appartiennent aux pays limitrophes de cette mer.

2. Représentant français au sein du **Groupe d'Intercalibration Géographique Nord Est Atlantique** (GIG NEA). Cette tâche consiste à assurer l'intercalibration des métriques françaises relatives au paramètre « invertébrés benthiques » des eaux côtières et de transition avec les autres pays de cette zone géographique.

4.5.2. Conseils rattachés à des structures régionales

Membre du Conseil scientifique de la **réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc** depuis 2011. Mon rôle au sein de ce conseil consiste, de façon collégiale avec les autres membres, à orienter le plan de gestion et les actions scientifiques (études et suivis) menées au sein de cette réserve, dont la particularité est d'être la seule réserve à avoir une emprise située en domaine marin.

4.6. Arbitres pour des revues scientifiques

4.6.1. Rang A

Ecological indicators
Estuarine coastal and shelf science
Estuaries and coasts
Marine biology
Marine biology research
Marine ecology progress series
Journal of natural history

4.6.2. Rang B

Cahiers de biologie marine.

5. Liste des publications

5.1. Publications dans des revues internationales de rang A (les étudiants sont identifiés en bleu)

1. Rabaut M., Audfroid Calderon M., Van de Moortel J., van Dalfsen J., Vincx M., Degraer, S. & **Desroy N.**, *sous presse*

The role of structuring benthos for juvenile flatfish. *Journal of Sea Research*.

2. De Smet B., Godet L., Fournier J., **Desroy N.**, Jaffré M., Vincx M. & Rabaut M., 2013

Feeding grounds for waders in the bay of the Mont Saint-Michel (France): the *Lanice conchilega* reef serves as an oasis in the tidal flats. *Marine Biology* 160: 751-761.

3. Foveau A., **Desroy N.**, Dauvin J.C. & Dewarumez J.M., 2013

Distribution pattern of benthic diversity in the eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 479: 115-126.

4. Janson A.L., Denis L., Rauch M. & **Desroy N.**, 2012

Macrobenthic biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: example of the Seine estuary. *Journal of Soils and Sediments* 12: 1568-1580.

5. Kostecki C., Roussel J.M., **Desroy N.**, Roussel G., Lanshere J., Le Bris H., Le Pape O., 2012

Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: disentangling the influence of primary production and freshwater organic matter subsidies. *Marine Ecology Progress Series* 449: 221-232.

6. Godet L., Fournier J., Jaffré M. & **Desroy N.**, 2011

Influence of spatio-temporal dynamic and fragmentation of worm-reefs on benthic macrofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92(3): 472-479.

7. Kostecki C., Rochette S., Girardin R., Blanchard M., **Desroy N**. & Le Pape O., 2011

Reduction of flatfish habitats as the consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 154-160.

8. **Desroy N.**, Dubois S.F., Fournier J., Ricquiers L., Le Mao P., Gerla D., Rougerie M. & Legendre A., 2011

The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta : Sabellaridae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic conservation: Marine and freshwater ecosystems* 21: 462-471.

9. Kröncke I., Reiss H, Eggleton J.D., Aldridge J., Bergman M.J.N., Cochrane S., Craeymeersch J.A., Degraer S., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Duineveld G.C.A., Essink K., Hillewaert H., Lavaleye M.S.S., Moll A., Nehring S., Newell R., Oug E., Pohlmann T., Rachor E., Robertson M., Rumohr H., Schratzberger M., Smith R., Vanden Berghe E., van Dalfsen J., van Hoey G., Vincx M., Willems W. & Rees H.L., 2011.

Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94: 1-15.

10. Callaway R., **Desroy N.**, Dubois S., Fournier J., Frost M., Godet L, V.J. Hendricks & Rabaut M., 2010

Ephemeral bio-engineers or reef building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integrative and comparative biology* 50: 237-250.

11. Kostecki C., Le Loc'h F., Roussel J.M., **Desroy N.**, Huteau D., Riera P., Le Bris H., Le Pape O., 2010

The dynamic of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable

isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64(1-2): 54-60

12. Spilmont N., Denis L. Artigas L.F., Calouin F., Courcot L., Creach A., **Desroy N.**, Gevaert F., Hacquebart P., Hubas C., Janquin M.A., Lemoine Y., Luczak C., Migné A., Rauch M. & Davoult D., 2009
Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: a synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 58: 55-63.

13. Denis L. & **Desroy N.**, 2008
Consequences of spring phytodetritus sedimentation on the benthic compartment along a depth gradient in the Eastern English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1844-1854.

14. Blanchet H., Lavesque N., Ruellet T., Dauvin J.C., Sauriau P.G., **Desroy N.**, Desclaux C., Leconte M., Bachelet G., Janson A.L., Bessineton C., Duhamel S., Jourde J., Mayot S., Simon S., De Montaudouin X., 2008
Use of Biotic Indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats - Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecological indicators* 8: 360-372.

15. Dauvin J.C., **Desroy N.**, Denis L. & Ruellet T., 2008
Does the *Phaeocystis* bloom affect the diel migration of the suprabenthos community? *Marine Pollution Bulletin* 56: 77-87.

16. Arbach Leloup F., **Desroy N.**, Le Mao P., Pauly D. & Le Pape O., 2008
Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 111-120.

17. Derous S., Austen M., Claus S., Daan N., Dauvin J.C., Deneudt K., Depestele J., **Desroy N.**, Heessen H., Hostens K., Husum Marboe A., Lescrauwaet A.K., Moreno M, Moulaert I., Paelinckx D., Rabaut M., Rees H., Ressurreição A., Roff, J., Talhadas Santos P., Speybroeck J., Willem Maria Stienen E., Tatarek A., Ter Hofstede R., Vincx M., Zarzycki T. & Degraer S., 2007
Building on the concept for marine biological valuation with respect to translating it to a practical protocol: Viewpoints derived from a joint ENCORA-MARBEF initiative. *Oceanologia* 49: 579-586.

18. Denis L., **Desroy N.** & Ropert M., 2007
Ambient flow velocity and resulting clearance rates of the terebellid polychaete *Lanice conchilega* (Pallas, 1766). *Journal of Sea Research* 58: 209-219.

19. **Desroy N.**, Janson A.L., Denis L., Charrier G., Lesourd S. & Dauvin J.C., 2007
The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 188: 173-188.

20. Dauvin J.C., Ruellet T., **Desroy N.** & Janson A.L., 2007
The ecological quality status of the bay and the estuary of Seine: use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 55: 241-257.

21. Dauvin J.C., **Desroy N.**, Janson A.L., Vallet C. & Duhamel S., 2006
Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.

22. Dauvin J.C. & **Desroy N**., 2005
The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of knowledge. *Hydrobiologia* 540 (1-3): 13-27.

23. **Desroy N**. & Denis L., 2004
Influence of spring phytodetritus sedimentation on the spatio-temporal variability of intertidal macrozoobenthos in the Eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 270: 41-53.

24. Amara R., Mahé K., Lepape O & **Desroy N**., 2004
Biology and ecology of solenette *Buglossidium luteum* (Risso, 1810) with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research* 51: 211-217.

25. **Desroy N**. & Retière C., 2004
Using benthos as a tool for coastal management. Example of the impact of the tidal power station on benthic communities of the Rance basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 7(1): 59-72.

26. **Desroy N**. & Retière C., 2003
The influence of structure and dynamics of infaunal predator populations on predatory activity: the example of *Nephtys hombergii*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 445-453.

27. Marty R.**, Desroy N**., Bureau S. & Retière C., 2003
Relationship between density and feeding frequency for reared larvae of the gastropod *Crepidula fornicata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 499-500.

28. **Desroy N**., Warembourg C., Dewarumez J.M. & Dauvin J.C., 2003
Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *ICES - Journal of Marine Science* 60: 120-131.

29. **Desroy N**. & Retière C., 2001
Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance basin: role of recruitment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 553-564.

30. **Desroy N**. & Retière C., 2000
Effet de l'hydrodynamisme sur la relation proie-prédateur. Approche expérimentale en canal hydrodynamique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 323: 565-572.

31. **Desroy N**., Retière C. & Thiébaut E., 1998
Infaunal predation regulates benthic recruitment : an experimental study of the influence of the predator *Nephtys hombergii* (Savigny) on recruits of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228: 257-272.

32. **Desroy N**., Olivier F. & Retière C., 1997
Effects of individual behaviours, inter-individual interactions of *Pectinaria koreni* and *Owenia fusiformis* (Annelida Polychaeta) and hydrodynamism on *Pectinaria koreni* recruitment. *Bulletin of Marine Science* 60(2): 547-558.

33. Olivier F., **Desroy N**. & Retière C., 1996
Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida : Polychaeta) post-larval populations : results of flume experiments. *Journal of Sea Research* 36(3/4): 217-226.

5.2. Autres revues

1. Jourde J. , Alizier S., Dancie C., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dubut S., Gentil F., Grall J., Hanin C., Lanshere J. & Thiébaut, E., 2012
First and repeated records of the tropical-temperate crab *Asthenognathus atlanticus* Monod, 1932 (Decapoda: Brachyura) in the eastern part of the Bay of Seine (eastern English Channel, France). *Cahiers de Biologie Marine* 53: 525-532.

2. Carpentier A., Warembourg C., Coppin F., Curet L., Dauvin J.C., Delpech J.P., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Dupuis L., Eastwood P.D., Ernande B., Fischer M., Foveau A., Garcia C., Just P.R., Koubbi P., Leader-Williams N., Lefebvre A., Mackinson S., Martin C.S., Meaden G.J., Morin J., Ota Y., Rogers S., Smith R.J., Spilmont N., Vaz S., Villanueva C.& Harrop S., 2007
Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM) - From a descriptive approach (phase I) to a process-oriented approach (phase II). ICES CM/R07 : 1-10.

3. Foveau A., **Desroy N**., Dewarumez J.M., Dauvin J.C. & Cabioch L., 2008

Long-term changes in the sessile epifauna of the Dover Strait pebble community. *Journal of Oceanography, Research and Data* 1: 1-11.

4. Dauvin J.C., Ruellet T., Thiebaut E., Gentil F., **Desroy N.**, Janson A.L., Duhamel S., Jourde J. & Simon S., 2007

The presence of *Melinna palmata* (Annelida: Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca: Bivalvia) related to sedimentary changes in the Bay of Seine (English Channel, France). *Cahiers de Biologie Marine* 48: 390-401.

5. Rees H., Eggleton, J.D., Vanden Berghe E., Aldridge J.N., Bergmann M.J.N., Boalm T., Cochrane S., Craeymeersch J.A., Degraer S., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Duineveld G.C.A., Essink K., Goethals P., Hillewaert H., Irion G., Kershaw P.J., Kröncke I., Lavaleye M., Mason C., Nehring S., Newell R., Oug E., Pohlman T., Reiß H., Robertson M., Rumorh, H., Schratzberger M., Smith R., Van Dalfsen J., Van Hoey G., Vincx M. & Willems W., 2007.

The ICES North Sea Benthos Project 2000: Aims, outcomes and recommendations. ICES CM/A 21.

6. **Desroy N**., Baron M., Payen C. & Dauvin J.C., 2004

L'estuaire de la Seine : zone de conflit entre développement économique et préservation de l'environnement. *Oceanis* 30 (1): 71-93.

7. Rees H., Cochrane S., Craeymeersch J., de Kluijver M., Degraer S., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Duineveld G., Essink K., Hillewaert H., Kilbride R., Kröncke I., Nehmer P., Rachor E., Reiss H., Robertson M., Rumohr H., Vanden Berghe E. & Van Hoey, G., 2002

The North Sea Benthos Project: Planning Management and Objectives. ICES CM/L 09.

8. Retière C. & **Desroy N**., 2002

Impact écologique de l'usine marémotrice de la Rance. *In* : Bonnot-Courtois C., Caline B., L'Homer A. & Le Vot M. (eds). La baie du Mont-Saint-Michel et l'estuaire de la Rance – Environnements sédimentaires, aménagement et évolution récente. *Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production*, Mémoire 23, 256 pp.

9. Retière C., Bonnot-Courtois C., Le Mao P. & **Desroy N**., 1997

Etat écologique du Bassin Maritime de la Rance au terme de 30 ans de fonctionnement de l'usine marémotrice. *La Houille Blanche* 3: 106-107.

5.3. Contribution à des ouvrages

1. Dewarumez J.M., Gevaert F., Massé C., Foveau A., **Desroy N.** & Grulois D., 2011

Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois-Picardie. UMR CNRS 8187 LOG et Agence de l'Eau Artois-Picardie. 140 p.

2. Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Dupuis L., Foveau A., Garcia C., Martin C.S., Spilmont N., Vaz S. & Warembourg C., 2009

Chapitre/Chapter 4 Partie "Invertébrés benthiques"/Section "Benthic invertebrates" in Carpentier A, Martin CS, Vaz S (Eds.), Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report (CHARM phase II). INTERREG 3a Programme, IFREMER, Boulogne-sur-mer, France. 626 p. & CD-rom.

3. Denis L., **Desroy N.**, Janson A-L, Rauch M., 2005

Coupled approach of spatio-temporal variability in macrofauna and mineralization processes near the Seine River mouth (France). Proceedings of the 10th International Symposium on "The interactions between Sediments and Water", Bled, Slovénie. RMZ Materials and Geoenvironment 52: 205.

4. **Desroy N.**, Bellan-Santini D., Deboudt P., Dewarumez J.M., Meur-Férec C. & Ruz M.H. 2002

Sensibilisation et éducation à l'environnement littoral. *In* : Dauvin J.C. (coord.). Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. Patrimoines Naturels 57: 265-271.

5. Dewarumez J.M., Deboudt P., **Desroy N.** & Meur-Férec C., 2002

Patrimoine, particularités et richesse patrimoniale de la Côte d'Opale. *In* : Dauvin J.C. (coord.). Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. Patrimoines Naturels 57: 215-226.

6. Dauvin J.C. (Coordinateur), 2002

Patrimoine biologique et chaînes alimentaires. Fascicule du Programme Scientifique Seine-Aval 7, 47 pp.

7. Arnaud D. & Vanadois P., 2002

Nature en cap et marais d'Opale. Sites, faune et flore. Punch éditions. 144 pp

6. Liste des communications

6.1. Colloques / Séminaires internationaux (le nom du conférencier est souligné et les étudiants sont identifiés en bleu)

1. **Desroy N.**, 2013

Tidal power station and marine environment. MAREN Interreg program, Galway, Irlande, avril.

2. Borjà A., Van Hoey G., Phillips G., Blomquist M., **Desroy N.**, Heyer K., Marques J.C., Muxika I., Neto J. Puente A., Rodriguez J.G., Speybroeck J., Subida M.D., Teixeira H., Van Loon W. & Witt J., 2010

Development of a new method based on benthic invertebrates for the bo-evaluation of the ecological quality status of estuarine transitional water bodies according to the European Water Framework Directive. ICES, Nantes, France, septembre.

3. Blanchet H., Gouillieux B., Amouroux J.M., Bachelet G., Barillé A.L., Dauvin J.C., De Montaudouin X., Derolez V., Grall J., Gremare A., Hacquebart P., Jourde J., Labrune C., Lavesque N., Meirland A., Nebout T., Olivier F., Pelaprat C., Ruellet T., Sauriau P.G., Thorin S. & **Desroy N**, 2010

Development of a new method based on benthic invertebrates for the bo-evaluation of the ecological quality status of estuarine transitional water bodies according to the European Water Framework Directive. ICES, Nantes, France, septembre.

4. Trigui R. J., **Desroy N.**, Davoult D., Le Guillou D., Le Mao P., Migné A., Olivier F.& Thiébaut E., 2010

Preliminary results of the impact of the invasive species Manila Clam *Ruditapes philippinarum* on the benthic compartment of the Rance estuary (Western English Channel, France). ICES, Nantes, France, septembre.

5. **Desroy N.**, 2010

Tidal power station and marine environment: example of the Rance basin. MAREN Interreg program, Llandudno, Pays de Galles, février.

6. Foveau A., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Alizier S., Garcia, C., 2008

Species distribution patterns in the Eastern English Channel and an example of comparison with historical data. World Conference on Marine Biodiversity, Valencia, Spain, 11 novembre.

7. Janson A.L., **Desroy N.**, Denis L. & Lesourd S., 2008

Sedimentation events, geochemical properties and subtidal macrofauna: complex interactions in a highly disturbed ecosystem: the Seine estuary (France). Conférence invitée, Flinders University, Adelaide, Australie, janvier.

8. Janson A.L., **Desroy N.**, Denis L. & Lesourd S., 2006

Complex interactions between sedimentary events and soft bottom macrofauna in a megatidal estuary, ECSA Venise, Italie, 16-20 octobre.

9. Blanchet H., Bachelet G., Bessineton C., Dauvin J.C., De Montaudouin X., Desclaux C., **Desroy N.**, Duhamel S., Jourde J., Mayot S., Lavesque N., Ruellet T., Sauriau P.G. & Simon S., 2006

Development of benthic indicators and indices approaches in muddy soft-bottom communities within the European Water Framwork Directive (WFD) along the French Coasts. Séminaire Seine-Aval – Indicateurs estuariens, Rouen, France, 19-20 juin.

10. Blanchet H., Bachelet G., Bessineton C., Dauvin J.C., De Montaudouin X., Desclaux C., **Desroy N.**, Duhamel S., Jourde J., Mayot S., Lavesque N., Ruellet T., Sauriau P.G. & Simon S., 2006

Development of benthic indicators and indices approaches in muddy soft-bottom communities within the European Water Framwork Directive (WFD) along the French Coasts. ASLO Summer Meeting, Victoria, Canada, 4-9 juin.

11. Lavesque N., Desclaux C., Blanchet H., Sauriau P.G., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Bachelet G. & De Montaudouin X, 2006

Testing the adequacy of currently available Biotic Indices for ecological quality assessment in muddy ecosystems X International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay, Vigo, Galice. Espagne, 19-21 avril

12. Denis L., **Desroy N.**, Janson A.L., Rauch M., Grenz C., Lansard B. & Rabouille C., 2004

Determination of benthic mineralization processes and consequences for the Bay of Seine system. ECSA 38th symposium. Rouen, 13-17 septembre.

13. Janson A.L., **Desroy N.**, Denis L., Lesourd S. & Dauvin J.C., 2004

Variability of macrobenthic assemblages in a highly disturbed ecosystem: the Seine estuary (France). ECSA 38th symposium. Rouen, 13-17 septembre.

14. Dauvin J.C., Bellan-Santini D., Bellan G., **Desroy N.** & Deboudt P., 2004

Intérêt patrimonial des espaces et des espèces du littoral dans le processus de gestion intégrée des zones côtières. Colloque « Gestion intégrée du littoral et des écosystèmes associés pour le développement durable » Oujda (Maroc), 27-29 mai.

15. Retière C. & **Desroy N.**, 2003

Energie marémotrice et environnement aquatique. Séminaire Franco-Coréen sur l'exploitation de l'énergie des marées. Dinard (France), 1-2 septembre.

16. Dauvin J.C., **Desroy N.**, Janson A.L., Vallet C. & Duhamel S., 2003

Effects of the extension of Le Havre harbour on recent benthos and suprabenthos changes from the lower part of the seine estuary. Recent developments in estuarine ecology. Scarborough (UK), 27-28 août.

17. **Desroy N.** & Denis L., 2003

Spatio-temporal variability of intertidal macrozoobenthos in response to spring phytodetritus sedimentation in the Eastern English Channel. Annual meeting of the « Benthos Ecology Working Group » - ICES. Fort Pierce (USA), 28 avril - 1 mai.

18. Barnay A.S., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Gentil F., Lesourd S, Lesueur P. & Thiébaut E., 2002

Evolution à long terme du peuplement à *Abra alba – Pectinaria koreni* de la baie de Seine orientale : effet de l'envasement. 5th International Congress of Limnology and Oceanography. Paris (France), 9-12 septembre.

19. **Desroy N**. & Retière C., 1996

Infaunal predation in marine soft-bottom communities: the *Nephtys hombergii* / *Nereis diversicolor* example. 31th European Symposium of Marine Biology, St Petersburg (Russie), 9-13 septembre.

20. **Desroy N.**, Olivier F. & Retière C., 1995

Régulation of *Pectinaria koreni* recruit populations (benthoplanctonic species) : influence of hydrodynamism and inter-individual interactions. 5th International Polychaetes Conférence, Quindao (Chine), 2-7 juillet.

6.2. Colloques / Séminaires nationaux (le nom du conférencier est souligné et les étudiants sont identifiés en bleu)

1. Dubois S. & **Desroy N.**, 2011

Sabellaria alveolata (L.) (*Polychaeta: Sabellariidae*) reefs in the bay of Mont-Saint-Michel: a unique inheritance. Colloque sur le golfe normano-breton, Saint-Malo, 2-3 novembre.

2. Foveau A., Garcia C., Dauvin J.C., **Desroy N.** & Dewarumez, J.M., 2010

Les peuplements macrobenthiques de la Manche orientale au début du 21ème siècle, description et cartes prédictives des habitats potentiels. Colloque sur la Flotte Océanographique Française, Marseille, 3-4 mars.

3. Garcia C., Foveau A., Dewarumez J.M., Dauvin J.C. & **Desroy N.**, 2010

Variation à long terme du peuplement benthique du haut-fond des Ridens. Colloque sur la Flotte Océanographique Française, Marseille, 3-4 mars.

4. Ruellet T., Alizier S., Dancie C., Dauvin J.C., Desroy N., Jourde J., Lesourd S., Lozach S., 2009

Le suivi du macrobenthos à long-terme dans l'estuaire de Seine : un besoin de normalisation. Séminaire « Stratégie d'observation à long terme », Rouen, 21 et 22 octobre.

5. Retière C., Le Mao P., **Desroy N.** & Nebout T., 2009.

La Station Marine du MNHN à Dinard - 127 ans de recherche et d'acquisition de données sur le milieu marin. Séminaire "Biodiversité et environnement marin : connaissance, gestion et protection". Concarneau, 31 août-1er septembre.

6. **Desroy N.**, Ricquiers L., Dubois S., Fournier J., Guérin L., Gerla D., Legendre A., Rougerie M. & Le Mao P., 2009.

Etat de conservation des formations récifales à *Sabellaria alveolata* de la baie du Mont Saint-Michel. Séminaire "Biodiversité et environnement marin : connaissance, gestion et protection". Concarneau, 31 août-1er septembre.

7. Foveau A., Garcia C., Alizier S., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Spilmont N., Cabioch L. & Glacon R., 2009.

Les communautés macrobenthiques de la Manche Orientale. Nouvel état des lieux, comparaison avec les données historiques et cartographie d'habitats potentiels. Colloque CARHAMB'AR (CARtographie des Habitats Marins Benthiques : de l'Acquisition à la Restitution). Brest, 3-5 février.

8. **Desroy N.**, Ricquiers L., Dubois S., Guérin L., Gerla D., Legendre A., Rougerie M. & Le Mao P., 2008.

Etat de conservation des formations récifales à *Sabellaria alveolata* de la baie du Mont Saint-Michel. Journées Valor-IG. Nantes, 26 et 27 mars.

9. Arbach Leloup F., **Desroy N.**, Le Mao P., Pauly D. & Le Pape O., 2007

Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the Bay of Mont Saint Michel (France). Séminaire de restitution du chantier PNEC Baie du Mt St Michel (Rennes) : 23 et 24 mai.

10. Foveau A., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Dauvin J.C. & Cabioch L., 2006.

L'épifaune sessile, témoin de l'évolution à long-terme du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais ». 22ème forum des jeunes océanographes. Caen, mai 2006.

11. **Desroy N.**, Payen C., Baron M. & Dauvin J.C., 2003

L'estuaire de la Seine : une zone de conflit entre développement économique et préservation de l'environnement. Séminaire sur la Gestion Intégrée des Zones Côtières, Institut Océanographique (Paris) : 9 décembre.

12. Janson A.L., Denis L., **Desroy N.** & Lesourd S., 2003

Hétérogénéité spatiale et variabilité temporelle de la dynamique sédimentaire, des mécanismes de minéralisation et du macrozoobenthos des fonds subtidaux de l'estuaire de la Seine. Séminaire du Programme Scientifique Seine-Aval (Rouen) : 29 septembre - 1 octobre.

13. Dewarumez J.M., **Desroy N**., Luczak C., Desprez M., Gentil F. & Dauvin J.C., 2003

Ensis directus: état de la population en Manche orientale et Mer du Nord, 12 années après son introduction. 3ème colloque International de Malacologie, La Rochelle, 24-27 juin 2003.

14. Janson A.L., Denis L., **Desroy N.** & Lesourd S., 2003

Hétérogénéité spatiale et variabilité temporelle de la dynamique sédimentaire, des mécanismes de minéralisation et du macrozoobenthos des fonds subtidaux de l'estuaire de la Seine. 30ème colloque de l'Union des Océanographes de France, Marseille, 8-10 septembre.

15. **Desroy N.**, Barnay A.S., Dauvin J.C., Denis L., Gentil F., Janson A.L., Lesourd S, Lesueur P. & Thiébaut E., 2002

Quel avenir pour les vasières subtidales de la baie de Seine orientale. Nécessité d'une approche pluridisciplinaire. Séminaire du Programme Scientifique Seine-Aval (Rouen) : 2-3 octobre.

16. Charrier G., Dauvin J.C. & **Desroy N.,** 2001

Peuplements benthiques et planctoniques de la fosse nord de l'estuaire salé de la Seine en conditions hivernale et printanière. Séminaire du Programme Scientifique Seine-Aval (Rouen) : 18-19 septembre.

17. Retière C., Bonnot-Courtois C., Le Mao P. & **Desroy N**., 1996

Etat écologique du bassin maritime de la Rance au terme de 30 années de fonctionnement de l'usine marémotrice. Colloque du 30ème anniversaire de l'usine marémotrice de la Rance, Saint-Malo (France), 21-22 novembre.

7. Liste des posters

7.1. Colloques internationaux

1. Janson, A.L., Denis, L., Rauch, M. & **Desroy, N.**, 2011.

Macrobenthos biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: example of the Seine estuary. Dartington (UK), 19-23 juin.

2. Carpentier A., Martin C., Ernande B., Eastwood P.D., Mackinson S., Vaz S., Coppin F., Koubbi P., Meaden G.J., **Desroy N.**, Dauvin J.C., Dewarumez J.M., Lefebvre A., Morin J., Delpech J.P., Just P.R., Smith R.J., Yota Y. & Harrop S., 2005

Eastern Channel habitat atlas for marine resource management (CHARM): from a descriptive approach (phase I) to a process-oriented approach (phase II) ICES - Aberdeen (Ecosse), 14-25 septembre.

3. Carpentier A., Vaz S., Martin C., Coppin F., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Eastwood P.D., Ernande B., Harrop S., Kemp Z., Koubbi P., Leader-Williams N., Lefebvre A., Loots S., Lemoine M., Meaden G.J., Ryan N. & Walkey M., 2005

Eastern Channel habitat atlas for marine resource management - CHARM Interreg IIIA project. ICES - Aberdeen (Ecosse), 14-25 septembre.

4. Denis L. & **Desroy N.**, 2005

Consequences of spring phytodetritus sedimentation of the benthic compartment in the sandy sediments of the eastern English Channel, ASLO, St Jacques de Compostel, 19-24 juin.

5. Janson A.L., **Desroy N.**, Denis, L. & Rauch M, 2005

Biodiversity of benthic communities and geochemical processes: an *in situ* study of interactive effects, ASLO, St Jacques de Compostel, 19-24 juin.

6. Carpentier A., Martin C., Vaz S., Coppin F., Koubbi P., Lefebvre A., Meaden G.J., Walkey M., Harrop S., Kemp Z., **Desroy N.**, Dauvin J.C. & Dewarumez J.M., 2004

Eastern Channel habitat atlas for marine resource management - CHARM Interreg IIIA project. ICES - Vigo (Espagne), 22-25 septembre.

7. **Desroy N.** & Dauvin J.C., 2003

The Seine estuary or the paradoxe of a high biodiversity in a strong contaminated environment. 38th European Marine Biology Symposium, Aveiro (Portugal), 8-13 septembre.

8. Mahé K., Amara R, Le Pape O & **Desroy N.**, 2002

Biology and ecology of solenette *Buglossidium luteum* (Risso, 1810) along the French Atlantic, Eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea coasts. 5th International Symposium on Flatfish Ecology, Ile de Man (Royaume-Uni), 3-7 novembre.

9. **Desroy N.**, Treguier J. & Retière C. 1995

Effects of spring predatory recovery by *Nephtys hombergii* adults (Annelida Polychaeta) on the dynamics of *Nereis diversicolor* recruit populations (Annelida Polychaeta) in a modified estuary: the Rance basin. 30ème European Marine Biology Symposium, Southampton (Royaume-Uni), 16-20 septembre.

7.2. Colloques nationaux

1. Cabioch L., **Desroy N.**, Gentil F., Godet L., Le Mao P, Retière C., Thiebaut E & Trigui J., 2011.

Atlas project of macrobenthic invertebrate distribution in the normano-breton gulf. Colloque sur le golfe normano-breton, Saint-Malo, 2-3 novembre.

2. Trigui J., **Desroy N.**, Le Mao P. & Thiebaut, E. 2011.

Preliminary results on long-term changes of estuarine benthic communities 45 years after the implementation of a tidal power station in the Rance basin (northern Brittany, France). Colloque sur le golfe normano-breton, Saint-Malo, 2-3 novembre.

3. Alizier S., Foveau A., **Desroy N.,** Dewarumez J.M., Dauvin J.C., 2009.

Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile du Pas-de-Calais et son fonds à *Modiolus modiolus* : un site à haute valeur patrimoniale à préserver. CARHAMB'AR (CARtographie des Habitats Marins Benthiques : de l'Acquisition à la Restitution). Brest, 3-5 février.

4. Ricquiers L., **Desroy N.**, Dubois S., Guérin L., Gerla D., Legendre A., Le Mao P. & Rougerie M. 2007

Évolution du récif à *Sabellaria alveolata* (L.) de la baie du Mont-Saint-Michel. Colloque de restitution du chantier PNEC de la baie du Mont-Saint-Michel, Agrocampus Rennes, 23 et 24 mai.

5. **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Alizier S., Foveau A., Vaz S., Cabioch L., Martin C., Koubbi P., Dauvin J.C., Harrop S. & Carpentier A. 2005

Evolution spatio-temporelle du peuplement des cailloutis à épibiose sessile dans le Détroit du Pas-de-Calais entre les années 1970 et 2004. Mesh Malo - Saint Malo, 8-9 novembre.

6. Dauvin J.C., **Desroy N.**, Gomez-Gesteira L., Hilde D. & Vallet C. 2002

Premières données sur le suprabenthos de la fosse nord et role écologique de cette zone dans l'écosystème estuarien. Séminaire du Programme Scientifique Seine-Aval (Rouen), 2-3 octobre.

7. Janson A.L., Denis L., **Desroy N.** & Lesourd S. 2002

Relations entre dynamique sédimentaire, mécanismes de minéralisation et macrozoobenthos dans les vasières subtidales de l'estuaire de la Seine. Séminaire du Programme Scientifique Seine-Aval (Rouen), 2-3 octobre.

8. Avis scientifiques

Mon activité en termes de rendus d'avis porte principalement sur la rédaction du volet benthique des études d'impact ou des suivis quinquennaux associés à l'exploitation des granulats marins en Manche.

1. **Desroy N.** & Augris C., 2012
   Suivi surfacique du bac de maërl sur la concession de "Lost Pic". DREAL Bretagne - Direction Régionale de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement de Bretagne, Rennes, 35, Réf. PDG/DS/2012-306, 3p.

2. Augris C., **Desroy N.**, Prevot J., Veron G., Cayocca F., 2012
   Demande d'autorisation d'ouverture de travaux miniers sur la concession de la Horaine. Préfecture des Côtes d'Armor, Bureau du Développement Durable, Saint-Brieuc, 22, Réf. PDG/DS/2012-080, 15p.

3. Augris C., **Desroy N.**, Prevot J., Veron G., Le Mao P., 2012
   Conformité de l'état initial environnemental et halieutique du site de "Pointe d'Armor". DREAL Bretagne - Direction Régionale de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement de Bretagne, Rennes, 35, Réf. PDG/DPCP/2012-037, 6p.

4. Augris C., **Desroy N.**, Delpech J.P. & Simplet L., 2011
   Demande de concession, dite "concession Gris Nez" et d'autorisation d'ouverture de travaux. Préfecture de la Seine-Maritime, Direction de la coordination et de la performance de l'État, Rouen 76, Réf. PDG/DS/2011-292, 8p.

5. Augris C., **Desroy N.**, Delpech J.P. & Simplet L., 2011
   Demande d'autorisation d'ouverture de travaux miniers sur la concession, dite "Granulats marins de Dieppe". Préfecture de la Seine-Maritime, Direction de la coordination et de la performance de l'État, Rouen 76, Réf. PDG/DS/2011-291, 11p.

6. Augris C., **Desroy N.**, Cayocca F., Simplet L. & Veron G., 2011
   Demande de concession de la "Pointe d'Armor". Préfecture du Finistère, Bureau des installations classées, Brest 29, Réf. PDG/REM/2011-141, 6p.

7. Delpech J.P., Augris C. & **Desroy N.**, 2011
   Demande d'autorisation d'implantation d'un mât de mesure du potentiel éolien en mer. Direction Départementale des Territoires et de la Mer, Rouen 76, Réf. DC/MNN/2011.121, 7p., 1p.

8. Augris C., Simplet L., **Desroy N.** & Delpech J.P., 2011
   Demande de concession dite "concession de la baie de Seine". Préfecture de la Seine-Maritime, Direction de la coordination et de la performance de l'État, Rouen 76, Réf. PDG/DPCP/2011-021, 7p.

9. Augris C., **Desroy N.**, Cayocca F., Simplet L. & Veron G., 2011
   Demande de concession, d'autorisation d'ouverture de travaux et d'autorisation domaniale sur le site de la sur le site de la "Pointe d'Armor" en baie de Lannion. Préfecture du Finistère, Bureau des installations classées, Quimper 29, Réf. PDG/DPCP/2011-016, 14p.

10. Augris C. & **Desroy N.**, 2010
    Dossier d'arrêt définitif de travaux miniers sur le permis d'exploitation dit « permis du Jaudy » (Côtes d'Armor) - Note complémentaire. Préfecture des Côtes d'Armor, Direction de l'Environnement, Saint-Brieuc 22, Réf. PDG/DPCP/2010-241, 5p.

11. Augris C., Simplet L., **Desroy N.**, Delpech J.P.& Cayocca F., 2010
    Demande de concession dite « concession de Saint-Nicolas » et d'autorisation d'ouverture de travaux. Préfecture de la Seine-Maritime, Direction de la coordination et de la performance de l'État, Rouen 76, Réf. PDG/DPCP/2010-180, 8p.

12. Augris C., Simplet L., **Desroy N.** & Delpech J.P., 2010
    Demande de concession minière de sables et graviers siliceux dite « Manche orientale » et demande d'ouverture de travaux. Préfecture du Calvados, Caen 14, Ref. PDG/DPCP/2010-099, 7p.

13. Augris C., Simplet L., **Desroy N.**, Cayocca F. & Veron G., 2010
    Concession de maërl de Lost Pic - Demande d'autorisation d'ouverture de travaux miniers par la Compagnie Armoricaine de Navigation et Copermer. Préfecture des Côtes d'Armor, Direction de l'Environnement, Saint-Brieuc 22, Réf. PDG/DPCP/10-029, 8p.

14. Augris C., Simplet L. & **Desroy N.**, 2009
    Dossier d'arrêt définitif de travaux miniers sur le permis d'exploitation dit « permis du Jaudy » (Côtes d'Armor). Préfecture des Côtes d'Armor, Direction de l'Environnement - Saint-Brieuc 22, Réf. PDG/DPCP/09-323, 5p.

15. Augris C., **Desroy N.**, Cayocca F. & Simplet L., 2009
    Demande de concession des Duons. Préfecture du Finistère - Quimper 29, Réf. PDG/DPCP/09-283, 6p.

16. Augris C., Simplet L., **Desroy N.** & Delpech J.P., 2009
    Demande de concession dite « concession des granulats marins de la Côte d'Albâtre », d'autorisation domaniale et d'autorisation d'ouverture de travaux. DREAL Haute Normandie, Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Haute-Normandie, Rouen 76, Réf. PDG - 2009-DPCP/09-262, 3p.

17. Augris C., Blanchard M., Delpech J.P., **Desroy N.**, Leaute J.P., Simplet L., Veron G. & Antoine L., 2009
    Évaluation des incidences d'activités humaines en zones Natura 2000 en mer. Préfecture Maritime de l'Atlantique - Division « Action de l'État en mer » - Brest 29, Réf. DG/DPCP/09-127, 3p.

18. Augris C., Veron G., Simplet L., **Desroy N.** & Cayocca F., 2009
    Concession des Duons. Préfecture du Finistère, Direction de l'environnement - Quimper 29, Réf. PDG/DPCP/09-123, 6p.

19. Augris C., Simplet L. & **Desroy N.**, 2009
    Suivi environnemental quinquennal des sites d'extraction de Lost Pic, de la Cormorandière et de la Horaine (baie de Saint-Brieuc). DRIRE Bretagne, Direction Régionale de l'Industrie, de la Recherche et de l'Environnement BRETAGNE, Rennes 35, Réf. PDG/DPCP/09-091, 11p.

20. Augris C., Simplet L., **Desroy N.**, Veron G. & Cayocca F., 2009
    Demande de concession de matériaux calcaires marins (maërl) dite « concession de la Croix » (Côtes d'Armor). Préfecture des Côtes d'Armor, Direction de l'Environnement - Saint-Brieuc 22, Réf. PDG/DPCP/09-065, 6p.

21. Augris C., Simplet L., **Desroy N.**, Veron G. & Cayocca F., 2009
    Demande de concession de matériaux calcaires marins, dite « concession de la Cormorandière ». Préfecture des Côtes d'Armor, Direction de l'Environnement - Saint-Brieuc 22, Réf. PDG/DPCP/09-047, 9p.

22. Augris C., Simplet L., **Desroy N.**, Delpech J.P., Rubin A. & Cayocca F., 2009
    Demande de concession dite "concession des granulats marins de la côte d'Albâtre", d'autorisation domaniale et d'autorisation d'ouverture de travaux. Préfecture Seine-Maritime, Direction de l'Environnement, Rouen 76, Réf. PDG/DPCP/09-024, 12p.

DOSSIER SCIENTIFIQUE

Ce mémoire a pour ambition de présenter une synthèse des activités de recherche que j'ai menées ou encadrées au sein de trois organismes différents, tout en montrant la richesse de leurs influences complémentaires. Mon parcours reflète ainsi les empreintes :

1. du Muséum national d'histoire naturelle, où j'ai acquis ma « formation initiale » à la recherche et adhéré à l'esprit des grands naturalistes ayant appartenu à cet établissement ;
2. de l'Université, au travers de l'Université des Sciences et Technologies de Lille (USTL), où j'ai assuré, outre mes travaux de recherche, un service d'enseignement ;
3. de l'Ifremer, organisme au sein duquel mes activités se sont structurées autour du triptyque « recherche - surveillance - expertise ».

Il est important de souligner que mes activités de recherche ont toujours été conduites à la côte, au sein de stations ou de laboratoires côtiers [le laboratoire maritime du Muséum national d'histoire naturelle de Dinard, la station marine de Wimereux (laboratoire de l'USTL) et la Station de Saint-Malo puis de Dinard du laboratoire environnement et ressources Finistère-Bretagne Nord de l'Ifremer], où souffle un esprit naturaliste qui prend en compte l'intérêt et l'importance de la biodiversité (ce qui n'est pas une généralité dans les pratiques des sciences de la vie). Du fait de la proximité du terrain, l'objectif de connaissances fondamentales est toujours complété par le souci de répondre, chaque fois que cela est possible, aux préoccupations immédiates de la collectivité. Cette complémentarité est gage d'efficacité et de progrès scientifique (Fisher, 2002).

Au sein de ces diverses structures, mes travaux se sont organisés autour de trois thèmes principaux, qui structurent ce mémoire :

1. La description et le fonctionnement des communautés benthiques en Manche et en mer du Nord ;
2. Le rôle que joue la macrofaune benthique au sein du réseau trophique en zone côtière ;
3. La mise en place de réseaux de surveillance.

L'apport de l'écologie expérimentale à la connaissance fondamentale du fonctionnement des communautés benthiques est présenté transversalement dans ce mémoire. Un dernier thème est enfin dédié aux perspectives de recherche envisagées lors des prochaines années.

Afin de simplifier la lecture du document, les publications auxquelles j'ai contribué sont figurées en gras dans le texte et leurs références, indexées en note de bas de page lors de leur première citation. L'aspect didactique a été privilégié en présentant quelques encadrés explicatifs lorsque nécessaire.

Chapitre I - Description et fonctionnement des communautés benthiques

Outre la dynamique impulsée par les activités anthropiques, les écosystèmes marins possèdent une variabilité qui leur est propre, se traduisant par des fluctuations saisonnières, des variations cycliques à échelles pluri-annuelles et des accidents apériodiques dont la nature est souvent difficile à identifier (Bachelet *et al.*, 1997). Pour apprécier la dynamique des équilibres biologiques en zone côtière et hauturière proche, l'étude des communautés benthiques est essentielle, celles-ci constituant de véritables indicateurs des variations des conditions environnementales (Dauvin, 1993).

Face à la pression anthropique toujours plus forte sur les écosystèmes marins, les travaux visant à définir les contributions respectives de la nature (influence du climat et dynamique des processus biologiques) et de l'Homme aux changements observés au sein du compartiment benthique se sont développés autour de deux stratégies d'observation complémentaires. La première s'appuie sur la mise en place de séries à long-terme avec acquisition de données à « haute fréquence » (dans la réalité, souvent à l'échelle saisonnière) à l'image de celles mises en œuvre au large du Northumberland [UK, deux stations suivies à une fréquence bimensuelle depuis 1973 (Frid *et al.*, 1996)] ou en baie de Morlaix [deux stations suivies depuis 1977 avec une fréquence stabilisée à cinq relevés annuels depuis juin 1982 (Dauvin, 2000)]. Une telle stratégie ne peut s'attacher qu'à l'étude de quelques stations tant l'effort de traitement des échantillons est chronophage. Elle présente l'avantage de fournir une description fine de la dynamique temporelle et des processus associés et les inconvénients d'empêcher toute extrapolation et de ne fournir des tendances représentatives qu'au-delà d'un délai supérieur à une dizaine d'années, voire plus. La seconde consiste à comparer des situations, souvent peu nombreuses (généralement deux) mais établies selon un grand nombre de stations, espacées dans le temps (plusieurs décennies). Cette stratégie a par exemple été mise en œuvre en mer des Wadden [comparaison à 60 ans d'intervalle (Reise & Schubert, 1987)], dans la partie nord du golfe de Gascogne [comparaison à 35 ans d'intervalle (Hily *et al.*, 2008)], en Manche orientale [comparaison à 30 ans d'intervalle (Foveau, 2009)] ou en mer du Nord (Kröncke *et al.*, 2011). Si la comparaison de deux états permet une bonne description à grande échelle spatiale, elle ne renseigne toutefois pas sur la dynamique responsable du nouvel état décrit et sur les causes des changements observés. Cette seconde approche ne peut être retenue que lorsque les données historiques sont disponibles et ré-analysables par les méthodes mathématiques modernes (Hily *et al.*, 2008). Elle nécessite également qu'un protocole identique puisse être mis en place lors de la réactualisation des données. Bien que délicates à mettre en œuvre, les analyses comparatives à long-terme sont souvent très informatives. Elles ont par exemple permis de mettre en lumière les basculements ou « shifts » survenus à l'échelle du nord-ouest de l'Europe, souvent en réponse aux fluctuations de l'oscillation nord Atlantique (modification de distributions des espèces d'eaux tempérées chaudes et froides, développement d'espèces non-natives). La stratégie la plus pertinente doit intégrer, logiquement, un couplage entre approche à large échelle d'espace et faible résolution temporelle et série temporelle à fréquence plus soutenue. C'est avec la volonté de tendre vers cette **approche « idéale »** que se sont structurés les travaux de bionomie benthique que j'ai conduits ou encadrés en Manche/mer du Nord au cours de ces dernières années.

La seule description des communautés benthiques, aussi informative et essentielle soit-elle, ne peut être suffisante pour comprendre le déterminisme des changements observés et les mécanismes clés associés. Cette démarche ne peut aboutir à elle seule à la préservation de la biodiversité, la conservation des fonctionnalités des écosystèmes et au final, au maintien

des services rendus par les écosystèmes benthiques tels que définis par le Millenium Ecosystem Assessement (2005). L'emprise des études doit nécessairement être plus vaste et intégrer les processus sous-tendant le fonctionnement des systèmes écologiques, à plusieurs échelles d'espace. L'approche expérimentale, qui peut revêtir de multiples facettes allant de l'étude de la réponse individuelle à celle d'un écosystème, est l'une des voies ayant permis des avancées significatives en la matière (Castilla, 2000). Elle a constitué, au cours de mes travaux, un axe privilégié visant à répondre à deux objectifs majeurs :

1. **Comprendre certains mécanismes** (interactions biologiques et couplage physique/biologie) **intervenant dans la régulation des patrons de distributions des communautés benthiques et leur modulation par l'hydrodynamisme**. Ces études se sont adossées sur l'utilisation de canaux hydrodynamiques. Ces dispositifs expérimentaux, aux caractéristiques connues et contrôlées, permettent en effet la prise en compte des paramètres hydrodynamiques et plus particulièrement des conditions d'écoulement à l'interface eau-sédiment (voir revue de Jonsson *et al.*, 2006). La double contrainte consistant à aboutir à un écoulement dont les caractéristiques générales soient comparables à celles observées en milieu naturel (simulation d'une couche limite benthique) et à visualiser directement les organismes a conduit à l'utilisation d'un canal à circulation fermée, en forme d'hippodrome et fonctionnant dans le plan horizontal.

2. **Etudier l'influence de dépôts sédimentaires sur la mortalité et l'activité de la faune benthique en milieu estuarien**. Si la macrofaune vivant en milieu instable est le plus souvent adaptée aux phénomènes de dépôts et de remaniements de la colonne sédimentaire grâce à ses capacités de déplacement et de repositionnement à l'interface eau-sédiment (Miller *et al.*, 2002), ces évènements, selon leur intensité et/ou leur fréquence peuvent engendrer des effets dommageables sur les individus, les populations et, à plus haute échelle structurale, les communautés. Un dépôt sédimentaire épais peut provoquer l'étouffement ou l'écrasement des organismes (Norkko *et al.*, 2002 ; Montagna & Ritter, 2005) et un changement granulométrique, bouleverser la composition spécifique du peuplement en place (Witt *et al.*, 2004). Cette approche a été complétée par l'étude de la contribution de la macrofaune aux échanges d'oxygène à l'interface eau-sédiment afin de comprendre en quoi un changement de la biodiversité (et notamment une perte) est susceptible de modifier le fonctionnement des systèmes écologiques.

1. Les communautés macrobenthiques de la Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord

1.1. Présentation succincte de la zone d'étude

1.1.1. Caractéristiques hydrodynamiques et sédimentaires

La Manche est une mer épicontinentale assurant la transition entre l'Océan Atlantique, sur lequel elle est largement ouverte et la mer du Nord, avec laquelle elle communique par le détroit du Pas-de-Calais. En son milieu, elle subit un premier étranglement à hauteur de la presqu'île du Cotentin (80 km de large) qui sépare la Manche occidentale à l'ouest (rattachée au bassin occidental) de la Manche centrale et orientale à l'est [rattachée au bassin oriental (Figure 1)]. L'axe Calais-Douvres représente le second resserrement de cette mer (38 km de large). Les profondeurs en Manche diminuent progressivement d'ouest en est, avec une profondeur maximale de -174 m dans la fosse centrale située au nord-ouest de la presqu'île du Cotentin (Kossina, 1921) et une profondeur moyenne d'une cinquantaine de mètres.

La faible profondeur de la Manche, comparée à l'océan qu'elle voisine, induit un accroissement de l'onde de marée née dans l'Atlantique et lui confère un caractère mégatidal. Bien qu'il existe des courants induits par les vagues et le vent, les courants de marées sont dominants (Reynaud *et al.*, 2003). En Manche orientale, ces courants de marée sont alternatifs

et parallèles à la côte, le flot étant orienté vers le nord-ouest et le jusant vers le sud-ouest. Le rétrécissement du Pas-de-Calais renforce ces courants (3,7 nœuds en vive-eau moyenne). De ces courants de marée résulte un courant résiduel orienté vers le nord-est de 3 à 5 milles par jour en absence de vent (Garreau, 1997). La dérive résiduelle peut être augmentée en période de forts vents de sud-ouest et, *a contrario*, diminuée, voire parfois inversée, en période de forts vents de nord-est, notamment dans le Pas-de-Calais.

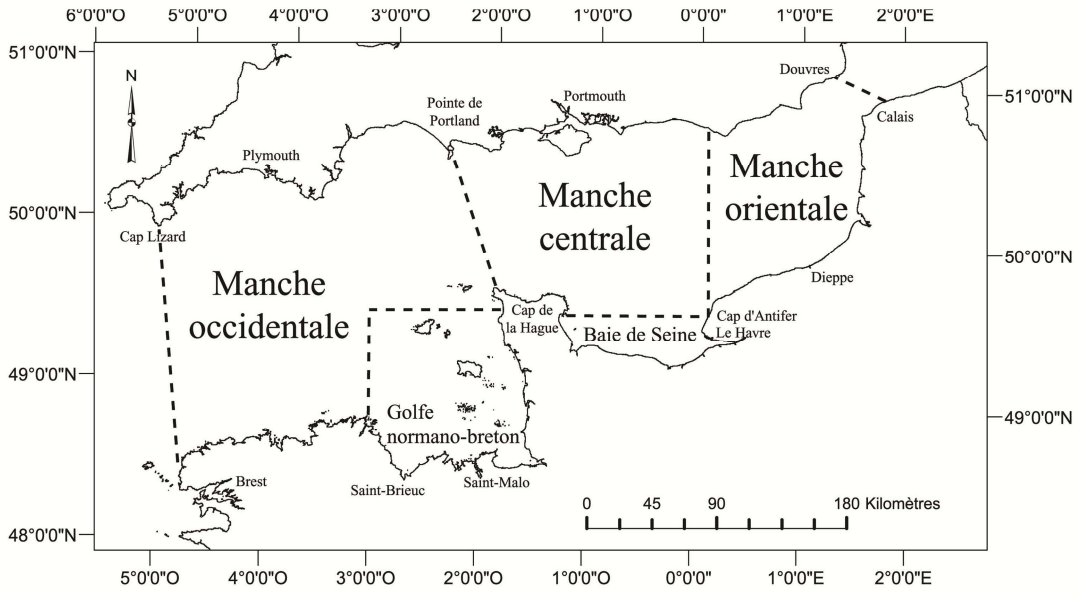


Figure 1 : Délimitation des entités géographiques en Manche.

L'hydrodynamisme complexe structure la dynamique et la couverture sédimentaire en Manche. Cette dernière a été décrite dans de nombreuses études, dont celles de Larsonneur (1971), Auffret *et al*. (1980) ou Larsonneur *et al.* (1982) et synthétisée sous la forme d'une carte de la couverture sédimentaire par Vaslet *et al*. (1979, Figure 2). La Manche orientale, dominée par des sédiments gravelo-sableux, est séparée de la Manche occidentale par la zone caillouteuse constituant les fonds de la Manche centrale. De l'ouest vers l'est, en réponse aux contraintes hydrodynamiques, les sédiments s'affinent progressivement de la Manche centrale vers la zone des bancs sableux située au sud du détroit du Pas-de-Calais et du détroit du Pas de Calais vers la mer du Nord (Figure 2). Entre le secteur des bancs sableux localisés au sud du détroit et le détroit lui-même, les sédiments redeviennent grossiers, jusqu'à constituer des fonds de cailloutis purs en face de Calais, du fait du renforcement de la vitesse des courants. Localement, des fonds de cailloutis sont également présents au large du Pays de Caux. Du sud au nord, outre les sédiments vaseux rencontrés dans les baies et les estuaires et le long d'une ligne de basse énergie située aux alentours de 6 à 10 m de profondeur, se succèdent des sédiments sablo-graveleux (nord de Dieppe), un complexe de dunes sous-marines (sud de Boulogne-sur-Mer), des sédiments sablo-graveleux et des fonds de cailloutis (détroit du Pas-de-Calais, Figure 2).

L'apport des eaux douces en Manche est d'environ 30 $km^3.an^{-1}$, dont 327 $m^3.s^{-1}$ et 665 $m^3.s^{-1}$ sont respectivement apportés par les fleuves et rivières côtières anglaises et françaises, la Seine à elle seule contribuant à hauteur de 410 $m^3.s^{-1}$ (Dauvin & Lozachmeur, 2006). En Manche orientale, l'influence plus ou moins forte des grands estuaires (Seine, complexe Escaut-Rhin-Meuse), relayée par celle des rivières côtières (Somme, Canche, Authie et Liane) se traduit par une dessalure de la bande littorale. L'apport de la Seine

engendre de plus une circulation côtière appelée « fleuve côtier », qui contribue à renforcer le faible mélange entre les eaux des veines centrale et côtière.

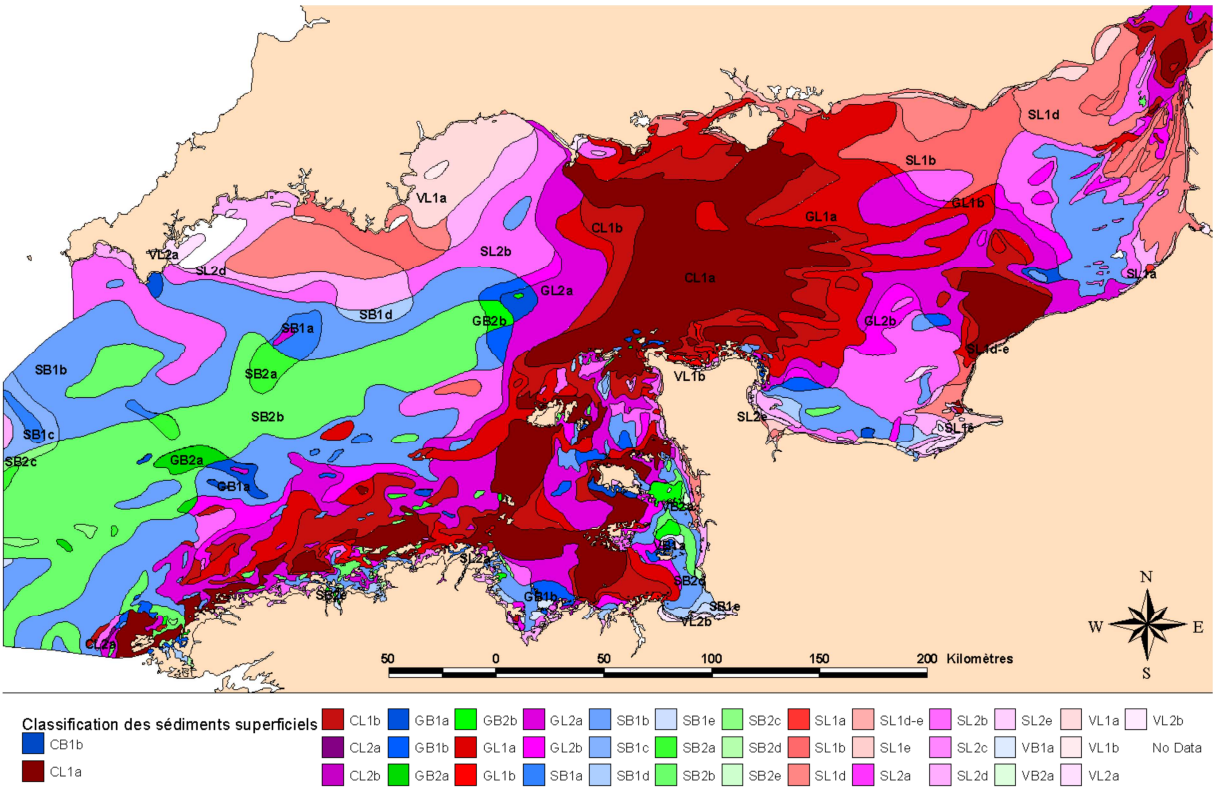


Figure 2 : Schéma de la distribution des sédiments superficiels en Manche, d'après Vaslet *et al.* (1979). CL : cailloutis lithoclastiques, GL : graviers lithoclastiques, SL : sables lithoclastiques, VL : vases lithoclastiques, GB : graviers bioclastiques, SB : sables bioclastiques, VB : vases bioclastiques. Les numéros 1 et 2 renseignent sur la concentration en carbonate de calcium (1-faible, 2-élevée). Les mentions a, b et c différencient les sédiments en fonction de leurs caractéristiques granulométriques secondaires.

1.1.2. Pressions anthropiques

La Manche orientale est une zone où les pressions anthropiques sont nombreuses [activités de pêche et d'aquaculture, extraction de granulats, passage de câbles sous-marins, trafic maritime, plaisance, urbanisation, centrales nucléaires, tourisme, bassins versants à forte activité agricole - voir la synthèse de Foveau (2009)]. Il convient de souligner, au sein de cette liste non exhaustive de pressions, l'importance du trafic maritime. Près de 20% du trafic mondial transite par le détroit du Pas-de-Calais, soit 700 à 800 bateaux par jour (Bahé, 2008) auquel il faut ajouter le transport de passagers [46 liaisons entre la France et l'Angleterre en 2006 (Loew-Turbout, 2005)]. Trois ports autonomes, tous affiliés au bassin oriental de la Manche (Rouen, Le Havre et Dunkerque), concentrent à eux seuls la plupart du trafic maritime et transport de marchandises. Outre le risque de pollutions accidentelles, le trafic maritime est responsable d'une pollution biologique par l'introduction d'espèces exotiques.

1.1.3. Historique des études benthiques

C'est au XIX^{ème} siècle qu'a réellement débuté l'étude des fonds marins de la Manche, autour des laboratoires marins existants (Roscoff avec G. Pruvost, Plymouth avec E.J. Allen, Le Portel avec P. Hallez et Wimereux avec A. Giard). Le développement des moyens d'exploration et leur modernisation ont progressivement permis l'essor de la recherche benthique. A la fin des années 1950, les travaux de N. Holme offrent la première vision des communautés benthiques à une échelle de la Manche (Holme, 1961). L'analyse de

311 dragages lui permet de conclure à l'existence de cinq communautés (également qualifiées « d'associations ») benthiques : communautés des vases, des sables vaseux, des sables, des graviers vaseux et des graviers. Il définit également sept patrons de distribution des espèces :

1. les espèces ubiquistes (présentes dans toute la Manche et dont la distribution est fonction de la nature des sédiments) ;
2. les espèces occidentales ou « western species » (confinées à l'extrémité occidentale de la Manche) ;
3. les espèces de la Manche occidentale ou « west Channel species » (présentes sur l'ensemble du bassin occidental de la Manche) ;
4. les espèces cornubiennes (espèces méridionales d'eau chaude et eurythermes dont l'aire de distribution est le plus souvent limitée aux batholithes granitiques cornubiens situés à l'entrée occidentale de la Manche) ;
5. les espèces sarniennes (dont la distribution et les plus fortes abondances sont centrées sur le golfe normano-breton) ;
6 les espèces orientales ou « eastern species » (d'eau froide et cantonnées principalement en Manche orientale) ;
7. les espèces à distribution particulière (dont la répartition plutôt agrégative ne peut être rattachée à l'une des catégories précédentes et apparaît donc principalement contrôlée par d'autres facteurs environnementaux que la température).

En écologie benthique, les concepts généraux ont souvent été redéfinis en fonction de l'origine géographique des auteurs. Ceci a amené à l'existence de plusieurs définitions pour une même notion. Récemment, la multiplication des textes officiels gouvernementaux a montré un mésusage des termes écologiques, alors qu'il est indispensable d'avoir une terminologie commune pour les notions les plus couramment employées par le plus grand nombre. Dans le cadre de ce mémoire, les définitions suivantes ont été adoptées (d'après Foveau, 2009) :

1. **Communauté** : ensemble des différentes populations vivant dans des conditions écologiques moyennes, en un endroit donné (synonyme de biocénose).
2. **Faciès** : cas particulier d'une communauté lorsque l'un des facteurs écologiques devient dominant.
3. **Population** : ensemble des individus d'une même espèce sujets aux mêmes évènements démographiques.
4. **Peuplement** : ensemble formé des différentes populations appartenant à un seul ensemble taxonomique (par exemple les annélides) en un endroit donné.
5. **Assemblage** : ensemble d'espèces caractérisant un groupe de stations ayant une forte similitude faunistique (au sens statistique du terme).
6. **Habitat** : tel que le considérait Darwin (1859), l'habitat est le lieu regroupant l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles une espèce, une population ou une communauté peut survivre et se maintenir à l'état spontané.

A partir de 1959, L. Cabioch a entamé l'étude des communautés benthiques situées au large de Roscoff (Cabioch, 1961), qu'il a ensuite élargie à la Bretagne occidentale (Cabioch, 1968). A partir de 1972, ces travaux d'exploration des communautés benthiques de la Manche se structurent autour de la coordination de la Station Biologique de Roscoff (L. Cabioch et F. Gentil) et en association avec les laboratoires maritimes de Dinard (C. Retière) et Wimereux (R. Glaçon). L'étude de la couverture sédimentaire a été assurée par le laboratoire de géologie marine de l'Université de Caen (C. Larsonneur et J.P. Auffret). Ces associations se sont formalisées sous la forme d'une Recherche Coopérative sur Programme (RCP) du Centre National de la Recherche Scientifique, puis d'un Groupement de Recherches

Coordonnées sur la Manche (GRECO Manche) et enfin d'un Groupement de Recherche sur la Manche (GDR Manche).

Cette prospection systématique (1495 stations dans le bassin oriental de la Manche) a permis, après que les données aient été ré-analysées avec différentes techniques d'analyses multivariées par Sanvincente-Anorve (1995), d'identifier cinq unités majeures en Manche orientale [Figure 3, voir Dewarumez & Davoult, *in* Dauvin (1997) pour une description détaillée] :

1. La communauté des cailloutis à épibiose sessile ;
2. La communauté des graviers sableux homogènes fins à *Amphioxus lanceolatus* ;
3. La communauté des graviers sableux grossiers ;
4. La communauté des sables (fins à moyens propres) à *Ophelia borealis* ;
5. La communauté de sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba*.

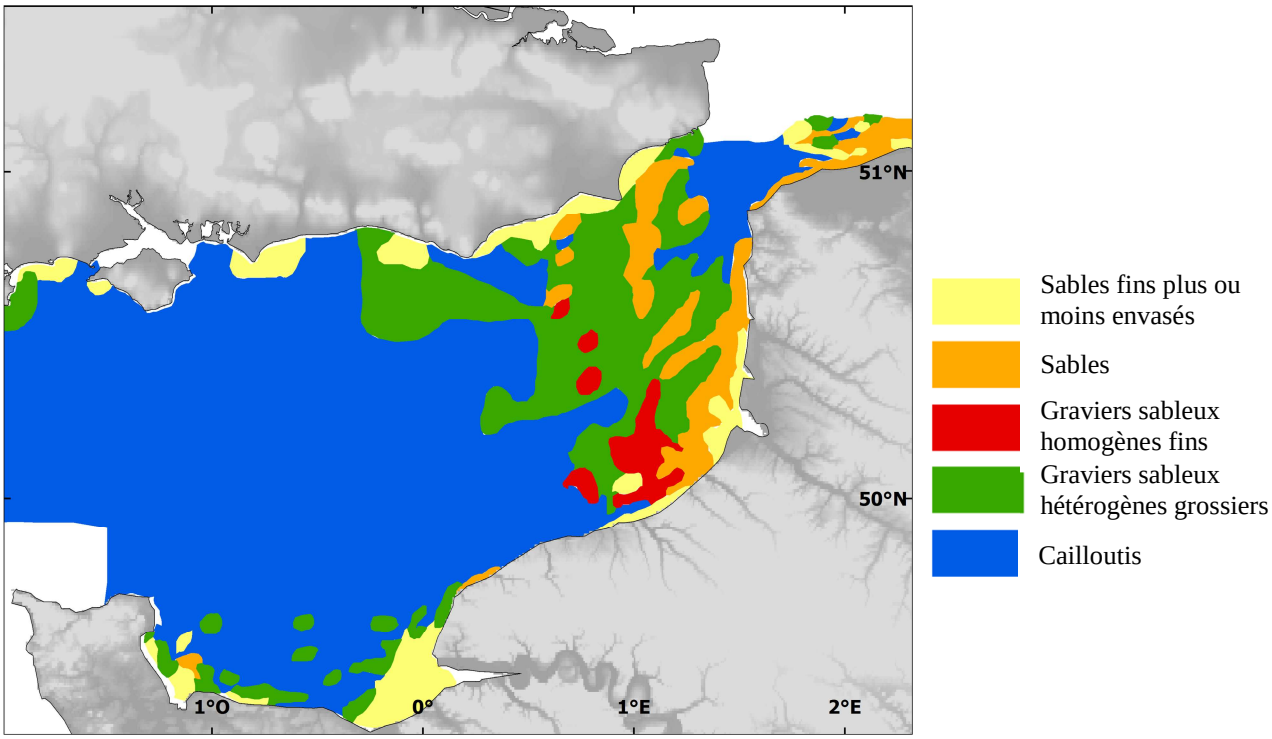


Figure 3 : Carte de répartition des cinq communautés macrobenthiques dans le bassin oriental de la Manche et dans la baie sud de la mer du Nord (modifiée d'après Carpentier *et al.*, 2009).

1.2. Les communautés des « petits fonds littoraux »

Il existait en Manche orientale, malgré les campagnes exploratoires organisées par L. Cabioch et ses collaborateurs, un déficit de connaissances des communautés benthiques de la frange infralittorale peu profonde (0-10 m), peu accessibles par les moyens nautiques en dehors des pleines mers. Les seules données quantitatives résultaient d'activités de surveillance (tel le suivi de l'impact des rejets de la centrale nucléaire de Gravelines) ou d'études particulières (études d'impact diverses). Afin de comprendre la structuration spatiale des espèces et des communautés en domaine subtidal proche et, à terme, de proposer des orientations de conservation des habitats, deux campagnes ont été conduites. La première, réalisée sous la responsabilité de J.C. Dauvin, couvrait un secteur allant du cap d'Ailly (pays de Caux) à Boulogne-sur-Mer en mars 1998 (142 stations). La seconde, réalisée en avril 2000 (85 stations), concernait le littoral allant de Boulogne-sur-Mer à la frontière belge. Nommé à l'Université des sciences et technologies de Lille en septembre 1999, ma contribution a portée

sur l'organisation de la seconde campagne ainsi que l'analyse et la valorisation de l'ensemble des données (**Desroy *et al.*, 2003**)[1].

Un total de 227 stations (soit une surface d'environ 800 km^2) distribuées selon des transects courts et espacées d'environ un mille a été échantillonné à l'aide d'une benne Hamon (0,25m^2, Figure 4). A chaque station, deux prélèvements tamisés sur une maille circulaire de 2 mm ont été consacrés à l'étude de la faune (richesse spécifique, abondances et biomasses) et un prélèvement supplémentaire a permis de décrire les caractéristiques du sédiment (granulométrie et teneur en matière organique). C'est dans le but de définir les assemblages benthiques et de préciser les modalités de distribution des espèces benthiques (et non de quantifier précisément la biodiversité benthique), que le choix d'une maille de 2 mm a été validé. Bien que définie antérieurement, la stratégie d'échantillonnage s'est révélée être en accord avec les recommandations d'Ellingsen (2001), stipulant d'échantillonner une surface d'au moins 0,5 m^2 pour avoir une estimation pertinente de la biodiversité locale.

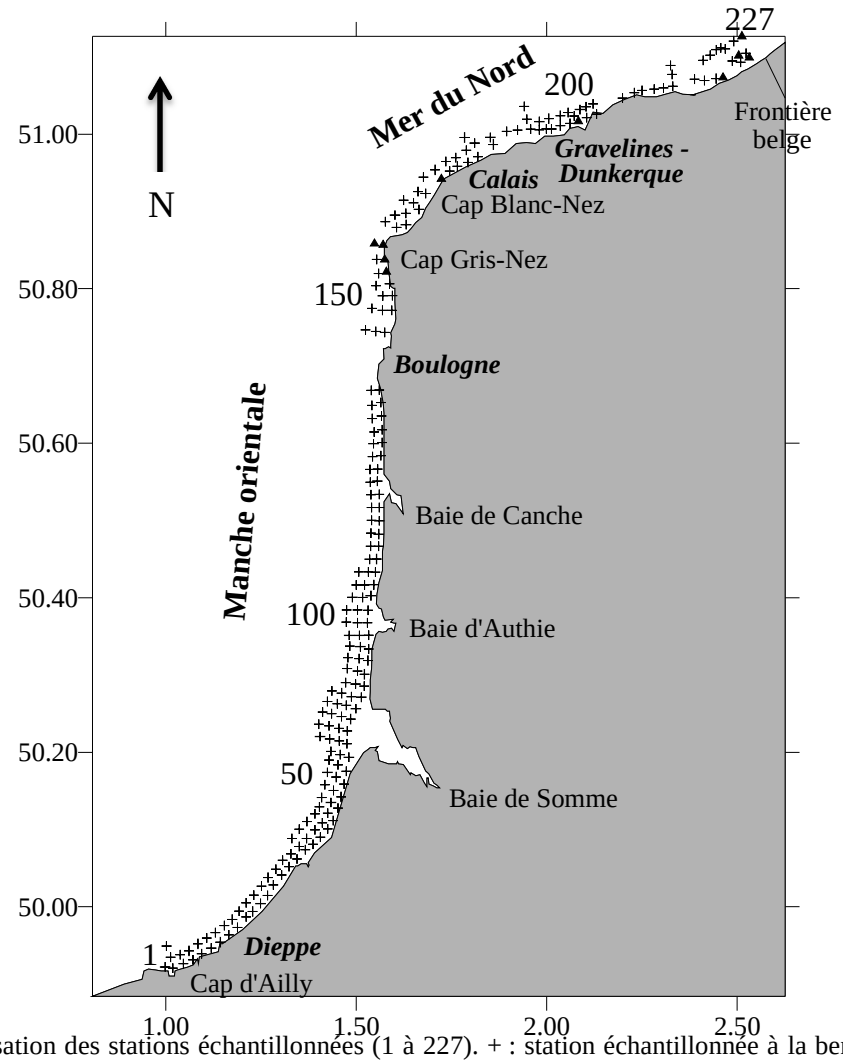


Figure 4 : Localisation des stations échantillonnées (1 à 227). + : station échantillonnée à la benne Hamon, ▲: substrat dur impossible à échantillonner.

[1] **Desroy N.**, Warembourg C., Dewarumez J.M. & Dauvin J.C., 2003. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60: 120-131.

1.2.1. Caractéristiques générales de la faune et distribution des communautés benthiques

Un total de 167 taxa a été identifié (dont 83 annélides polychètes, 35 arthropodes crustacés et 29 mollusques). Ce nombre d'espèces peut difficilement être comparé aux résultats issus d'études antérieures, compte tenu des différences de taille de maille retenues (1 ou 2 mm), d'engins utilisés (drague Rallier du Baty et bennes Smith Mac-Intyre ou Hamon) et de surfaces prospectées. La richesse spécifique moyenne a varié de 0 à 28 taxa (avec une valeur moyenne de 11,1±6,4 espèces), l'abondance moyenne, de 0 à 1130 ind.0,5m^{-2} (avec une valeur moyenne de 114,8±27,4 ind.0,5m^{-2}) et la biomasse, de 0 à 310,2 g PSLC.0,5m^{-2} (avec une valeur moyenne de 7,0±24,4 g PSLC.0,5m^{-2}). Les valeurs d'abondance et de biomasse, estimées au sortir de l'hiver, peuvent paraître faibles. Elles sont toutefois, comme le montre le suivi à long-terme de la communauté à *Abra alba* du site de Gravelines, à considérer comme minimales et ne doivent pas masquer les différences importantes existant entre l'hiver et l'été associées aux fluctuations saisonnières marquées (Ghertsos *et al.*, 2000). En Manche orientale, les indices de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse sont globalement supérieurs et distribués de façon plus homogène que dans la partie sud de la mer du Nord où trois noyaux s'individualisent en face de Calais, Dunkerque et de la frontière belge. Cette distribution peut s'expliquer par des caractéristiques sédimentaires différentes entre les deux secteurs où constituer les prémices du gradient latitudinal de décroissance de la biomasse décrit par Heip *et al.*, 1992 en mer du Nord. Les corrélations de rang de Spearman révèlent que, de toutes les fractions granulométriques, ce sont les graviers et sables graveleux qui influencent principalement la structuration des populations benthiques. Les teneurs en matière organique, assez faibles au sein de ces sédiments exposés n'expliquent que peu la répartition des espèces, à l'instar de ce qui a été décrit en baie de Seine orientale par Thiébaut *et al.* (1997). En réponse aux paramètres physico-chimiques de l'environnement, **trois patrons principaux de distribution s'individualisent** (Figure 5) : les espèces inféodées aux sorties d'estuaires [exemple de *Macoma balthica* (a)], les espèces associées aux sédiments fins [exemple d'*Abra alba* (b)] et les espèces associées aux sédiments sableux [exemples de *Nephtys cirrosa* (c), espèce à distribution large et d'*Ophelia borealis*, espèce cantonnée aux dunes hydrodynamiques (d)].

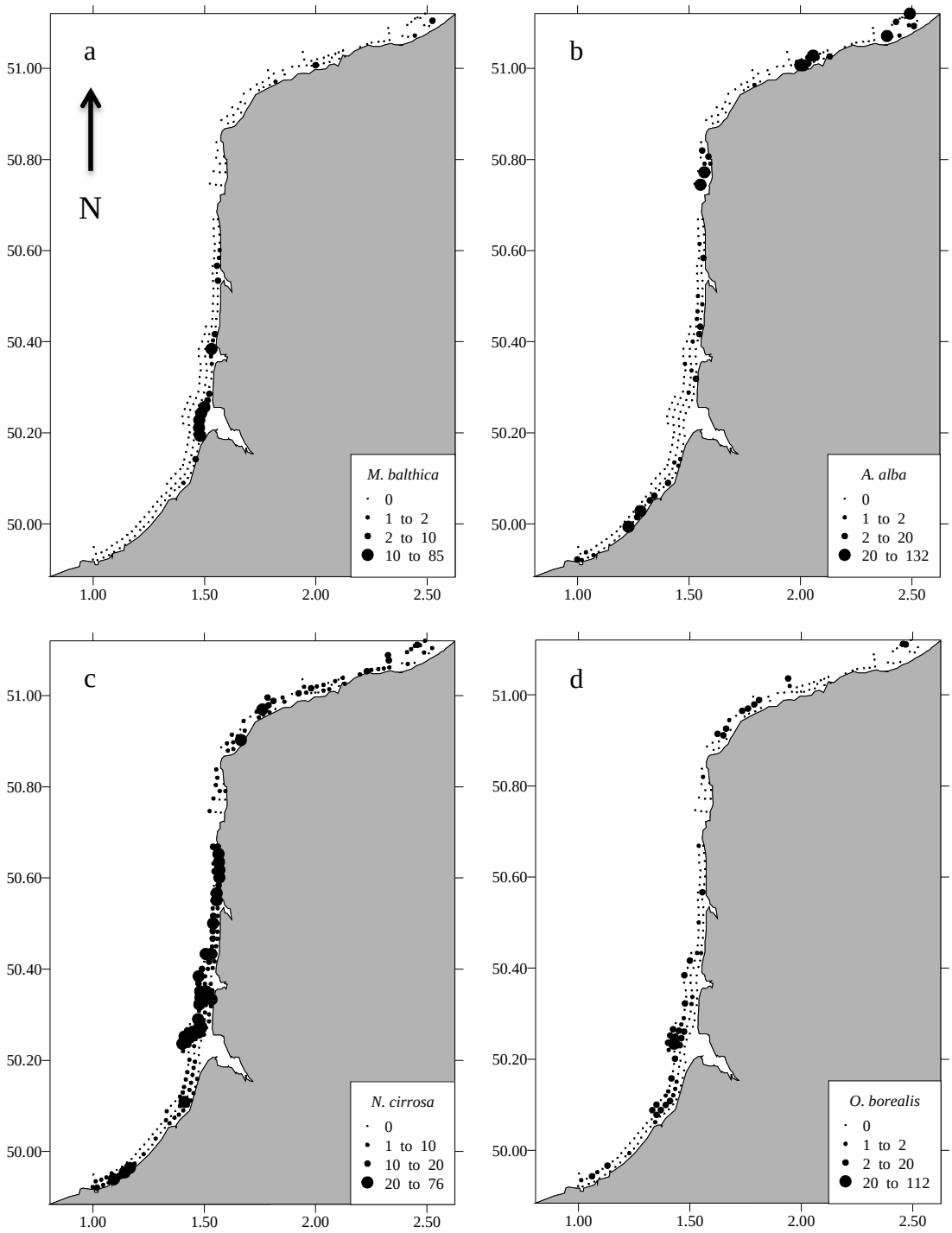


Figure 5 : Distribution et abondance (ind.0,5m^{-2}) des mollusques *Macoma balthica* (a) et *Abra alba* (b) et des annélides polychètes *Nephtys cirrosa* (c) et *Ophelia borealis* (d).

Parmi l'ensemble des espèces collectées, 99 ne l'ont été qu'en moins de cinq stations (ce qui leur confère un statut de « rareté ») et exclues de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Cette dernière a été conduite, après transformation logarithmique des données, à partir d'une matrice constituée de 204 stations (23 stations sur les 207 échantillonnées étant non échantillonnables à la benne ou dépourvues de faune supérieure à 2 mm) et 68 espèces. Une classification ascendante hiérarchique a été dressée selon la méthode de Ward (1963) à partir des coordonnées des stations sur les axes factoriels. La méthode de Ward consiste à choisir, à chaque étape, le regroupement de classes tel que l'augmentation de

l'inertie « intraclasse » soit minimale. La macrofaune s'organise autour d'un assemblage majeur (groupe G - 163 stations), de cinq assemblages « mineurs » (groupe A, B, C, D et F) et d'une station isolée (groupe E) et en réponse aux caractéristiques sédimentaires (corrélation de rang de Spearman, P<0,05, Figure 6).

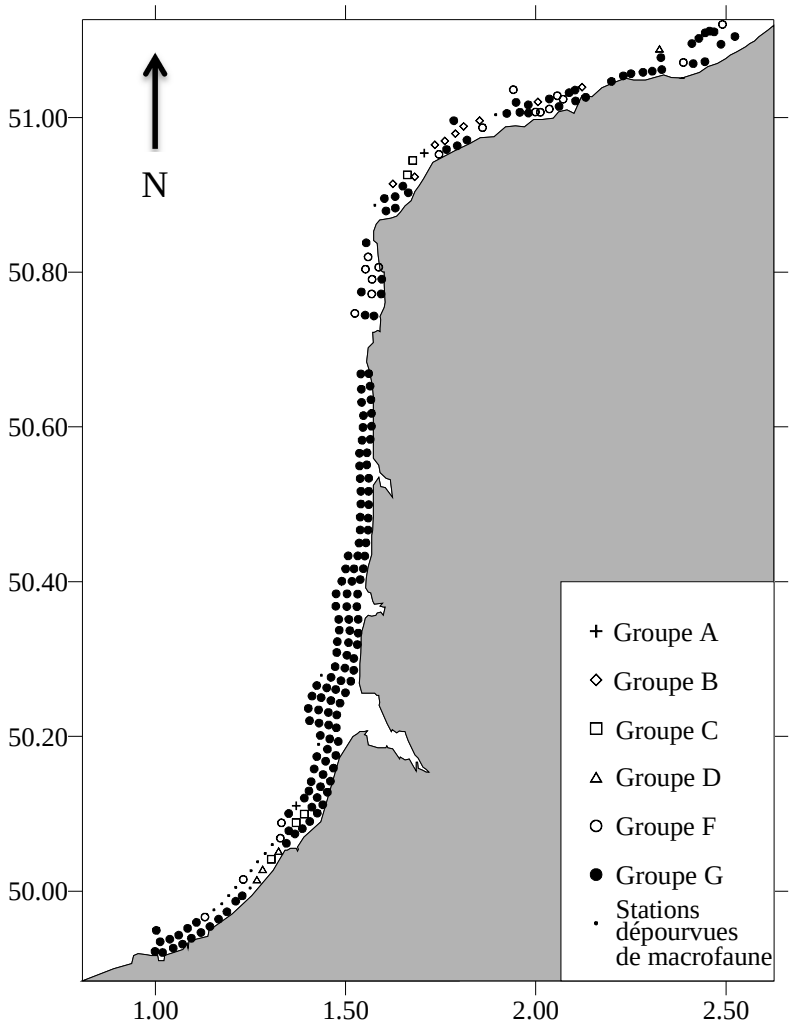


Figure 6 : Distribution spatiale des groupes faunistiques (à l'exception du groupe E).

Les caractéristiques sédimentaires et biologiques de ces différents groupes, à l'exception de la station isolée E, sont résumées dans le Tableau 1. Plutôt que considérées comme des entités distinctes et isolées, ces unités bio-sédimentaires doivent être perçues comme des *noda* le long d'un *continuum*, leur composition faunistique évoluant progressivement avec les paramètres édaphiques et hydrodynamiques. Elles se réfèrent à trois communautés connues que sont les communautés des sables fins à moyens à *Ophelia borealis* (groupes A, B et C), des sédiments hétérogènes envasés (groupe D) et des sables fins envasés à *Abra alba* (sous leur faciès des sables fins gris de bas de plage à *Donax vittatus* et *Macoma balthica*, groupes F et G). Bien qu'en baie sud de la mer du Nord, la variabilité du vent puisse induire des évolutions imprévisibles des communautés benthiques (Belgrano *et al.*, 1995), **la comparaison avec les données acquises antérieurement** (Cabioch & Glaçon, 1975 et 1977 ; Davoult *et al*., 1988) **ne révèle pas de changements majeurs**.

Tableau 1 : Abondance moyenne $\bar{y}$ (ind.0,5 m^{-2}) des cinq espèces dominantes et/ou caractéristiques [en gras (C : espèce constante, E : espèce élective, P : espèce préférante)] des assemblages définis par la classification ascendante hiérarchique dérivée de l'AFC. Les valeurs moyenne, minimale et maximale du nombre de taxa, de l'abondance, de la biomasse, de la médiane granulométrique et de la profondeur, ainsi que le type sédimentaire sont listées pour chacun des assemblages.

	A (2 stations)	$\bar{y}$	**B (9 stations)**	$\bar{y}$	**C (5 stations)**	$\bar{y}$
Espèces dominantes et/ou caractéristiques	*Gastrosaccus spinifer*	4,4	*Nephtys cirrosa*	7,0	*Sagartia troglodytes*	3,4
	Ensis arcuatus (C, P)	1,0	***Gastrosaccus spinifer*** (C, P)	4,4	*Ophelia borealis*	2,0
	Mactra corallina (C, E)	0,4	*Ophelia borealis*	2,4	*Tellina tenuis*	0,4
	Processa canaliculata	0,4	*Magelona johnstoni*	1,4	*Nephtys cirrosa*	0,4
	Glycera gigantea	0,4	*Urothoe brevicornis*	0,8	*Harmothoe lunulata*	0,4
Nombre de taxa	2,5 (2 – 3)		4,7 (3 – 7)		2,8 (1 – 5)	
Abondance	7,0 (3,0 – 11,0)		19,2 (7,0 – 51,0)		8,0 (2,0 –23,0)	
Biomasse (g PSLC.0,5m^{-2})	3,482 (0,114 – 6,854)		0,346 (0,076 – 0,756)		0,260 (0,026 – 1,006)	
Médiane (mm)	0,35 (0,26 – 0,44)		0,29 (0,13 – 0,39)		0,32 (0,29 – 0,38)	
Profondeur (m)	9,0 (5,0 – 13,0)		13,2 (2,5 – 21,0)		8,8 (5,0 – 17,8)	
Type sédimentaire	Sables fins à moyens propres		Sables fins à moyens propres mobiles avec éléments hétérogènes		Sables fins à grossiers	
	D (4 stations)	$\bar{y}$	**F (20 stations)**	$\bar{y}$	**G (163 stations)**	$\bar{y}$
Espèces dominantes et/ou caractéristiques	*Crepidula fornicata*	52,6	***Notomastus latericeus*** (C, P)	29,6	***Magelona johnstoni*** (C, P)	58,2
	Abra alba	12,0	*Abra alba*	21,8	*Nephtys cirrosa*	10,0
	Sagartia troglodytes (C, P)	10,4	*Ensis directus*	3,2	*Donax vittatus*	6,8
	Urothoe poseidonis	4,6	*Tellina fabula*	2,8	*Cirratulus cirratus*	6,8
	Polycarpa gracilis	4,6	*Heterocirrus alatus*	2,0	*Scoloplos armiger*	5,4
Nombre de taxa	11,7 (7 – 17)		13,3 (4 – 21)		12.5 (1 – 28)	
Abondance	113,4 (25,4 – 196,0)		92,4 (10,0 – 401,0)		135.6 (1.0 – 1130)	
Biomasse (g PSLC.0,5m^{-2})	4,128 (0,270 – 7,718)		4,428 (0,052 – 23,808)		8.606 (0.005 – 310.258)	
Médiane (mm)	1,81 (0,19 – 4,50)		0,86 (0,11 – 2,63)		0.28 (0.11 – 2.44)	
Profondeur (m)	7,2 (5,0 – 14,0)		10,5 (3,4 – 19,7)		7.3 (0.5 – 21.5)	
Type sédimentaire	Sables envasés hétérogènes		Sables moyens légèrement envasés stables à sables fins avec éléments hétérogènes		Sables fins légèrement envasés stables avec éléments hétérogènes	

1.2.2. Effets d'un dysfonctionnement de l'écosystème côtier : la prolifération printanière de *Phaeocystis* spp.

Les côtes de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord montrent de nombreux signes de dysfonctionnement de l'écosystème reliés (à tort ou à raison) à l'activité humaine le long des côtes. Ces signes extérieurs sont le plus souvent identifiés comme un envahissement de certaines espèces, tant végétales qu'animales, et constituent une gêne pour les utilisateurs du littoral. Parmi ces espèces envahissantes, *Phaeocystis* spp. (Prymnesiophycée) prolifère régulièrement en période printanière. Les espèces de ce complexe montrent une alternance entre des formes unicellulaires libres (taille < 10 µm) et des colonies gélatineuses (taille pouvant atteindre quelques mm). Ces colonies libèrent, lors de leur senescence, d'importantes quantités de mucopolysaccharides et engendre une sédimentation massive de phytodétritus [jusqu'à 800 mg $C.m^{-2}.j^{-1}$ en mer de Barents (Wassman *et al.*, 1990)] se présentant sous forme de mousses (Figure 7).

Figure 7 : Accumulation de dépôts mucilagineux sur la plage de Wimereux durant l'efflorescence survenue au printemps 2002.

J'ai étudié l'impact de ces dépôts sur la dynamique des communautés benthiques en domaine intertidal dans le cadre du Contrat de Plan Etat-Région « Ecosystèmes perturbés » et en domaine subtidal lors du chantier PNEC « Manche orientale » (2001-2005). L'objectif de chantier était de comprendre le déterminisme de l'efflorescence de *Phaeocystis* spp. et ses conséquences sur l'écosystème Manche orientale – sud mer du Nord.

1.2.2.α. Communautés intertidales

Une étude a été conduite en baie de Canche en 2001 afin de juger des relations pouvant exister entre la présence des dépôts de *Phaeocystis* spp. (assimilables à un apport de matière organique très important), la modification des paramètres physico-chimiques des sédiments (collaboration L. Denis, Université des sciences et technologies de Lille) et la dynamique des communautés benthiques (**Desroy & Denis, 2004, Spilmont *et al.*, 2009**)[2,3].

[2] **Desroy N.** & Denis L., 2004. Influence of spring phytodetritus sedimentation on intertidal macrozoobenthos in the eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 270: 41-53.

[3] Spilmont N., Denis L., Artigas L.P., Caloin F., Courcot L., Creach A., **Desroy N.**, Gevaert F., Hacquebart P., Hubas C., Janquin M.A., Lemoine Y., Luczak C., Migné A., Rauch M. & Davoult D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: a synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 58: 55-63.

Les évolutions de la granulométrie, de la teneur en matière organique, du taux de pigments chlorophylliens, de la diffusion de l'oxygène dans les sédiments ainsi que de la macrofaune benthique ont été suivies dans des secteurs perturbés où les accumulations de mousses étaient de l'ordre de 50 cm d'épaisseur [deux sites NM (North Mud) et NS (North Sand)] et non perturbés [deux sites SM (South Mud) et SS (South Sand)]. Les sites localisés au nord (NM et NS) et au sud (SM et SS) de la baie ont été échantillonnés respectivement 13 et 10 fois, selon une fréquence de dix jours d'avril à juin et mensuelle de juillet à décembre (voir **Desroy & Denis, 2004**)[2]. La faune a été échantillonnée à l'aide d'un carottier à main d'une surface de 0,027 m² à raison de quatre réplicats, soit sur une surface totale de 0,11 m² (0,1 m² constituant l'aire limite dans le secteur étudié).

Les descripteurs physiques et biologiques montrent que tous les assemblages faunistiques sont, dans des proportions très différentes, déstructurés au printemps. Les différentes campagnes de prélèvements ont permis de recenser un total de 35 espèces, majoritairement d'affinité estuarienne (les mollusques *Hydrobia ulvae* et *Macoma balthica* et l'annélide *Pygospio elegans* aux sites NM et SM, le mollusque *Cerastoderma edule* et l'arthropode *Bathyporeia pilosa* au site NS, le mollusque *Macoma balthica* et les annélides *Hediste diversicolor* et *Heteromastus filiformis* au site SS). Lorsque ces dépôts sont temporaires (sites SM et SS), la désorganisation des peuplements benthiques reste ponctuelle, en revanche, des dépôts massifs (sites NM et NS) aboutissent à une **défaunation quasi-totale du sédiment** et une **inhibition du recrutement** (Figure 8). La mortalité des recrues printanières a été partiellement responsable de l'absence de recolonisation par la macrofaune plusieurs mois après la fin de l'efflorescence aux sites NM et NS.

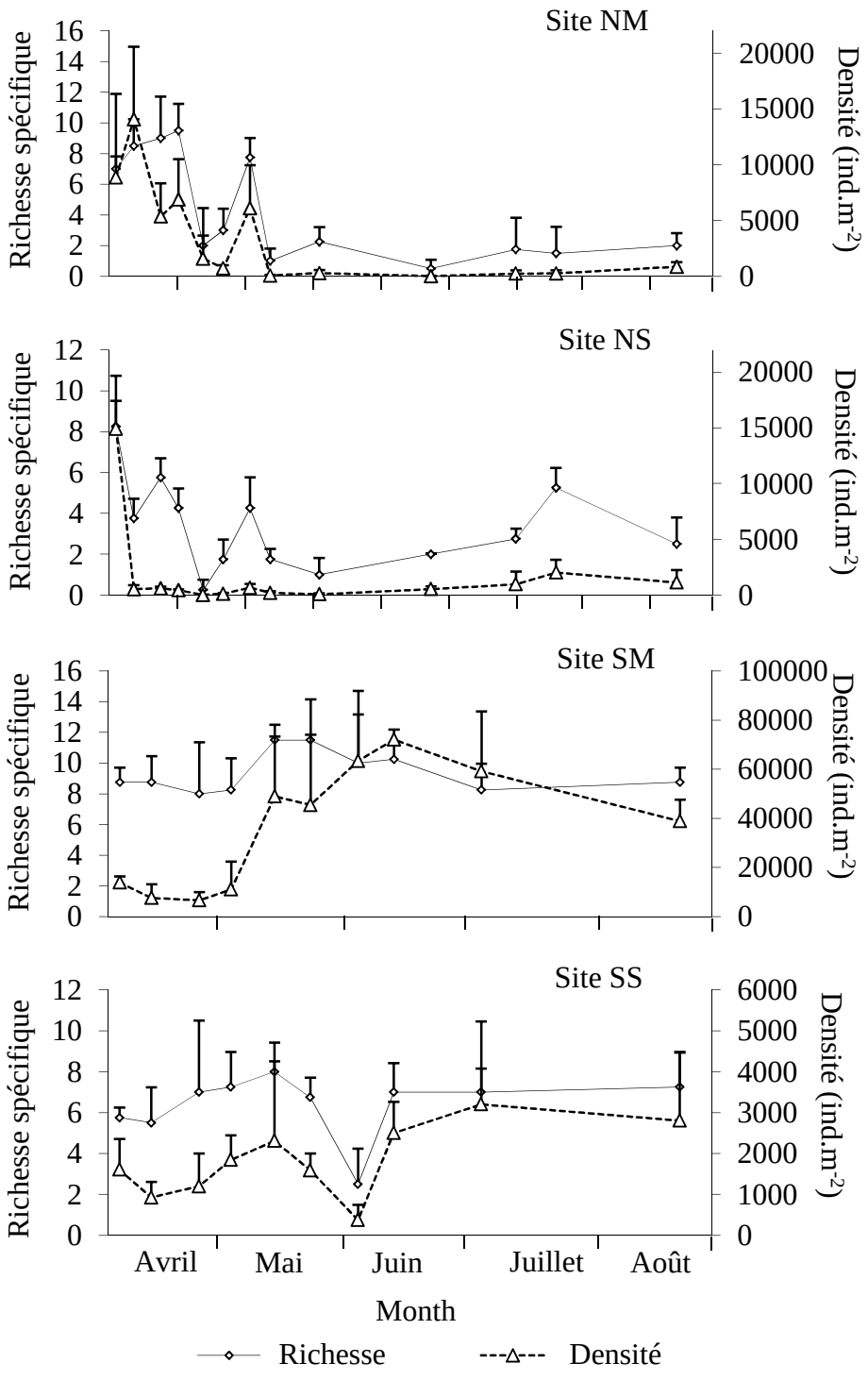


Figure 8 : Richesse spécifique moyenne (±ET) par carotte et densité moyenne (m², ±ET) aux quatre sites étudiés.

Comme l'atteste la projection des résultats d'une analyse nMDS (non Metric multi-Dimensional Scale), la composition et la structure des assemblages benthiques des sites NM et SM d'une part et NS et SS d'autre part, étaient comparables avant la phase de dépôts (Figure 9). Au terme du suivi, les assemblages en place aux sites les moins exposés (sites SM et SS) montrent une bonne stabilité. Tel n'est pas le cas des assemblages en place dans les zones d'accumulations (sites NM et NS), dont la composition et la structure observées en août sont très différentes de celles décrites en mars.

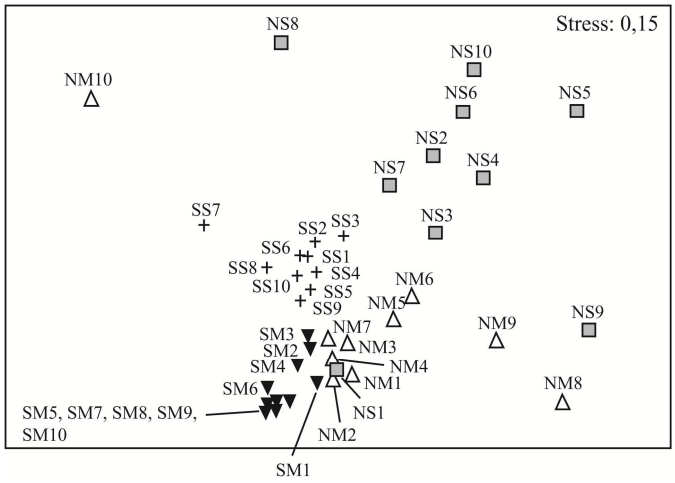


Figure 9 : Projection de l'ordination des assemblages macrobenthiques en place aux sites NM (North Mud), NS (North Sand), SM (South Mud) et SS (South Sand) entre les mois d'avril et août 2001 (1 : 4 avril, 2 : 13 avril, 3 : 25 avril, 4 : 3 mai, 5 : 14 mai, 6 : 23 mai, 7 : 4 juin, 8 : 13 juin, 9 : 5 juillet et 10 : 24 août).

Malgré ces perturbations récurrentes, les observations réalisées postérieurement montrent que la composition faunistique des communautés impactées et non impactées reste toutefois comparable, ce qui dénote de leur forte capacité de résilience (même si l'abondance de la faune est plus faible dans les zones d'accumulation). La recolonisation tient principalement à la migration ou au charriage d'adultes en provenance de zones proches moins affectées par la mortalité printanière.

A l'échelle de la baie de Canche (630 ha), si les dépôts phytodétritiques peuvent couvrir jusqu'à 50% de la surface totale, seule 10% de la baie (soit une faible superficie) est concernée par des dépôts durables. L'absence d'une série temporelle ne permet toutefois pas de quantifier les conséquences environnementales à long terme de ces accumulations et notamment leur effet, *via* le benthos, sur les nourriceries de poissons plats, importantes dans le long du littoral d'Artois Picardie (Amara, 2002). Bien que Gypens *et al.* (2007) aient montré que l'intensité des efflorescences dépend des apports de nutriments par les rivières côtières, mais aussi de la fluctuation de l'oscillation nord Atlantique, l'impact des dépôts associés reste imprévisible tant en terme de localisation spatiale que d'ampleur ou de durée.

1.2.2.β. Communautés subtidales

Complémentaires aux travaux menés en domaine intertidal, les recherches conduites en domaine subtidal visaient à déterminer (1) l'effet des dépôts post-efflorescences sur la variabilité des flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment (collaboration L. Denis) et (2) l'impact des dépôts de *Phaeocystis* spp. sur la dynamique des communautés benthiques et suprabenthiques (**Denis & Desroy, 2008**)[4]. Les stations ont été échantillonnées

[4] Denis L. & **Desroy N.**, 2008. Consequences of spring phytodetritus sedimentation on the benthic compartment along a depth gradient in the Eastern English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1844-1854.

selon un transect perpendiculaire à la côte situé face à la baie de Canche. Les stations dédiées à l'étude de la macrofaune ont été positionnées à la côte, sur les communautés des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* (côte), des sables fins à moyens à *Ophelia borealis* (côte et large) et de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* (côte et large). L'objectif était de comparer, lorsque cela était possible, les évolutions temporelles des communautés benthiques sous influence forte (à la côte) ou faible voire nulle (au large) de la sédimentation associée à la fin de l'efflorescence de *Phaeocystis* spp. Ces stations ont été échantillonnées à la benne Van Veen (0,1 m²) à raison des cinq prélèvements tamisés sur une maille circulaire de 1 mm pour l'étude de la macrofaune et d'un prélèvement pour l'étude de la granulométrie, aux mois de mars, avril, mai et juin à la côte et mars et mai au large (en raison de mauvaises conditions météorologiques).

Malgré la forte variabilité des flux, les résultats ont mis en évidence l'existence d'un gradient côte-large. Les échanges de sels nutritifs (d'ammonium en particulier) et d'oxygène à l'interface eau-sédiment sont en effet plus intenses à proximité de la côte et associés aux dépôts de matière organique. Néanmoins, la minéralisation semble se dérouler essentiellement dans la colonne d'eau car, hormis dans la zone côtière, les flux restent faibles. La variabilité temporelle est directement liée aux apports de matière organique et est particulièrement marquée à proximité de la côte où les échanges d'oxygène augmentent nettement. Aucune variabilité temporelle n'a été mise en évidence sur les sites situés au large, ce qui permet de situer la limite d'influence des dépôts de *Phaeocystis* spp. à une bande côtière de 5 à 8 km de largeur.

Les communautés benthiques sont peu affectées par la sédimentation des colonies sénescentes. L'évolution des différents paramètres sédimentaires ne révèle pas de changements majeurs du milieu physique. De même, l'analyse des différents descripteurs biologiques ne révèle aucun changement significatif de la composition faunistique et de la structure des différents peuplements étudiés (Figure 10). La diversification spécifique et l'augmentation des abondances observées du mois de mars au mois de juin au sein de chacun des peuplements étudiés ne reflètent que des phénomènes associés au recrutement des espèces. L'hydrodynamisme exacerbé rencontré en Manche pourrait être à l'origine d'une forte dispersion des colonies de *Phaeocystis* spp. dans le milieu d'une part et d'une remise en suspension constante des matériaux déposés sur le fond, d'autre part. Il semble ainsi qu'assez peu de phytodétritus sédimentent sur le fond ou que ces derniers n'aient pas le temps d'intégrer les sédiments par opposition au milieu intertidal où les mousses vont stagner sur le sédiment lorsque la mer se retire et modifier les caractéristiques sédimentaires et biologiques.

Une étude complémentaire a été conduite sur les communautés suprabenthiques à partir de l'échantillonnage de deux stations située l'une à la côte et l'autre au large (**Dauvin *et al.*, 2008**)[5]. La richesse spécifique et les abondances des espèces suprabenthiques augmentant de façon naturelle du mois de mars au mois de juin, l'efflorescence de *Phaeocystis* spp. ne semble affecter ni le cycle biologique des espèces, ni la structure des communautés suprabenthiques. Il semble par contre que l'augmentation importante de la turbidité durant les mois d'avril et mai, liée à l'augmentation de la concentration en chlorophylle *a*, induise des **modifications du comportement migratoire de certaines espèces**.

[5] Dauvin J.C., **Desroy N.**, Denis L. & Ruellet T., 2008. Does the *Phaeocystis* bloom affect the diel migration of the suprabenthos community? *Marine Pollution Bulletin* 56 : 77-87.

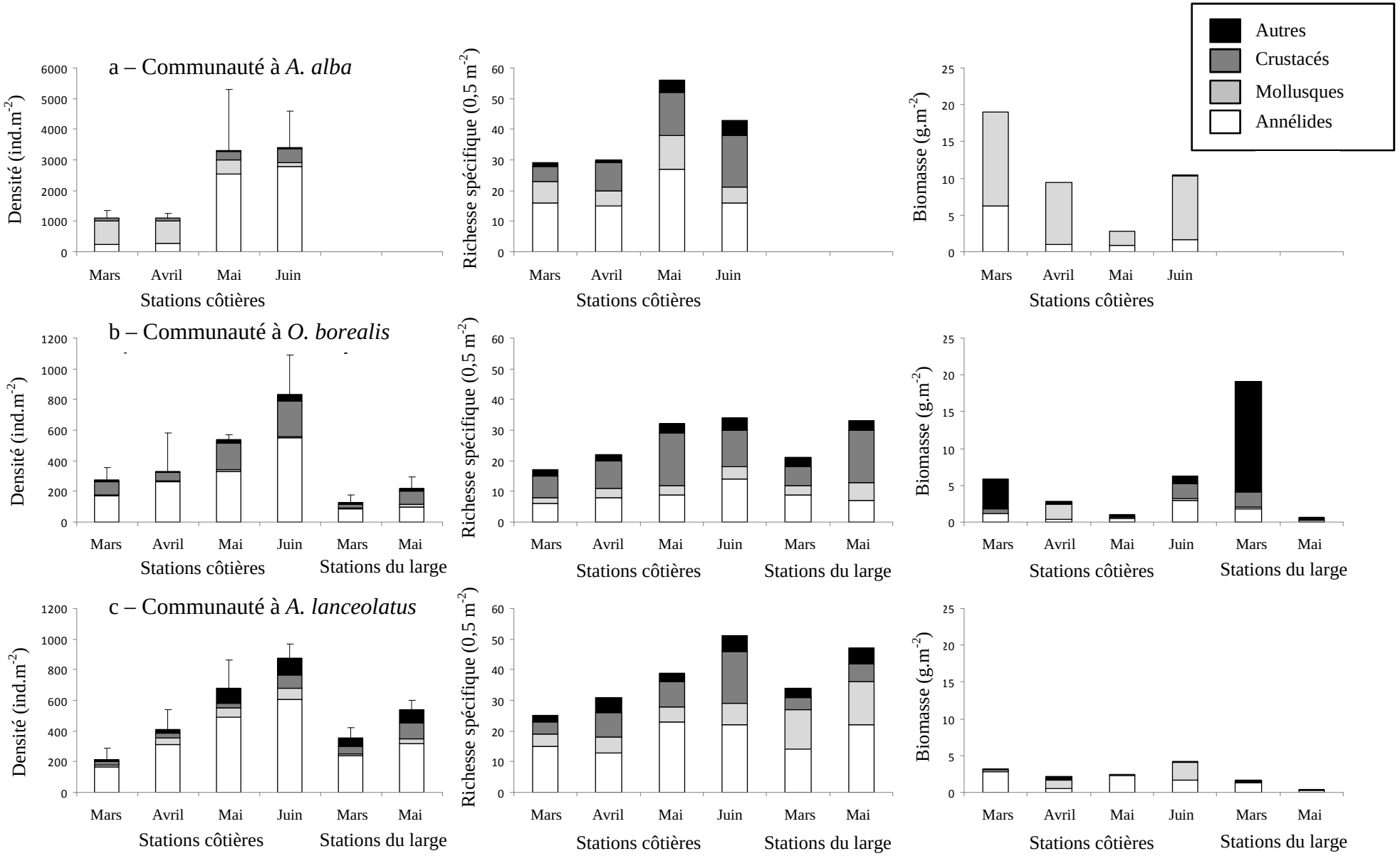


Figure 10 : Evolution temporelle de l'abondance (ind.m^{-2}), de la richesse spécifique (0,5m^{-2}) et de la biomasse (g.m^{-2}) des principaux groupes composant les communautés macrozoobenthiques des stations échantillonnées avant (mars) pendant (avril, mai) et après (juin) l'efflorescence de *Phaeocystis* spp.

1.3. Les communautés du plateau épicontinental

L'uniformité des fonds du domaine subtidal proche en Manche orientale et baie sud de la mer du Nord contraste fortement avec l'hétérogénéité caractérisant les fonds situés plus au large où coexistent cailloutis, graviers, sables fins à grossiers, sédiments fins plus ou moins envasés et sédiments hétérogènes envasés (Davoult *et al.*, 1988). La compilation des différentes études conduites à la fin du XX^{ème} siècle a montré que, dans le détroit du Pas-de-Calais, cinq communautés principales s'organisent autour de cette mosaïque sédimentaire (Dauvin & Dewarumez, 2002). Afin de dresser un nouvel état des lieux des communautés macrobenthiques en Manche orientale, de nouvelles campagnes ont été effectuées en 2004 et 2007, dans le cadre de la thèse d'A. Foveau (co-direction J.C. Dauvin, N. Desroy et J.M. Dewarumez, soutenance en décembre 2009). Réalisés dans le cadre du projet INTER REGion (INTERREG) CHARM II (Channel Habitat atlas for marine Ressource Management) dont l'objectif était de développer un système de gestion intégrée pour l'évaluation des ressources marines vivantes, des espèces clés et de leur habitat en Manche orientale, ces travaux avaient pour but :

1. de réactualiser les données relatives à la couverture sédimentaire ;
2. de définir statistiquement les assemblages benthiques primaires ;
3. de déterminer les associations entre les principaux assemblages benthiques et les types sédimentaires ;
4. de comparer les données récentes et historiques pour mettre en évidence d'éventuels changements entre les deux périodes,
5. d'évaluer la diversité biologique de la zone et comprendre les modalités de sa structuration ;
6. de modéliser les habitats potentiels d'une sélection d'espèces clés pour l'écosystème.

A l'exception des bancs sableux des Flandres et du détroit du Pas-de-Calais qui ont fait l'objet de prospections plus intenses, la grille d'échantillonnage fut régulière (une station toutes les 5' en latitude et longitude). De façon complémentaire, des échantillonnages resserrés ont été réalisés sur des secteurs ciblés pour lesquels des modifications locales avaient été rapportées (ridens de Boulogne-sur-Mer, cailloutis au large de Calais) ou nécessitant des états bio-sédimentaires initiaux pour le compte de groupes industriels (secteurs du parc éolien du pays de Caux et des Permis Exclusifs de Recherches (PER) de Saint-Nicolas et de Manche orientale, cf Foveau, 2009). Les 461 stations constituant la grille résultante ont été échantillonnées à bord des N/O « Côte de la Manche » et « Côte d'Aquitaine », à l'aide d'une benne Hamon (0,25 m², 285 stations, deux réplicats pour l'étude de la faune et un pour la granulométrie), d'une benne Van Veen (0,1 m², 16 stations, cinq réplicats pour l'étude de la faune et un pour la granulométrie) et d'une drague Rallier du Baty (volume de 30 L, 160 stations,). Un double tamisage sur des tamis à vide de maille circulaire de 2 mm (également utilisé par Cabioch et ses collaborateurs) et 1 mm a été effectué et les refus ont été triés au laboratoire (contrairement à la méthode adoptée par Cabioch et ses collaborateurs de tri à bord). Avec l'objectif de comparer les données récentes avec celles acquises dans les années 1970, la priorité a été donnée aux seules fractions retenues sur 2 mm. Si ce choix biaise en partie les estimations de la richesse spécifique et de l'abondance de la macrofaune benthique, il permet néanmoins de caractériser les communautés et ne biaise que très peu les données de biomasse, 95% de la biomasse mesurée appartenant à la fraction supérieure à 2 mm (Ghertsos, 2002). Lors des analyses statistiques, les deux réplicats prélevés à la benne Hamon ont été poolés. L'abaque défini par Dauvin (1979) permet d'attribuer à la surface totale (0,5 m²) un volume moyen de 28,7 L, peu différent des 30 L prélevés à la drague Rallier du Baty (4% d'écart). Ce compromis ne doit néanmoins pas masquer le fait que les engins prélèvent le sédiment différemment.

L'impossibilité de traiter l'ensemble des échantillons prélevés a contraint à faire des choix à partir des résultats des analyses granulométriques et à ne traiter que les prélèvements de 318 stations (Figure 11). Les prélèvements restants sont actuellement en cours de dépouillement à la station marine de Wimereux.

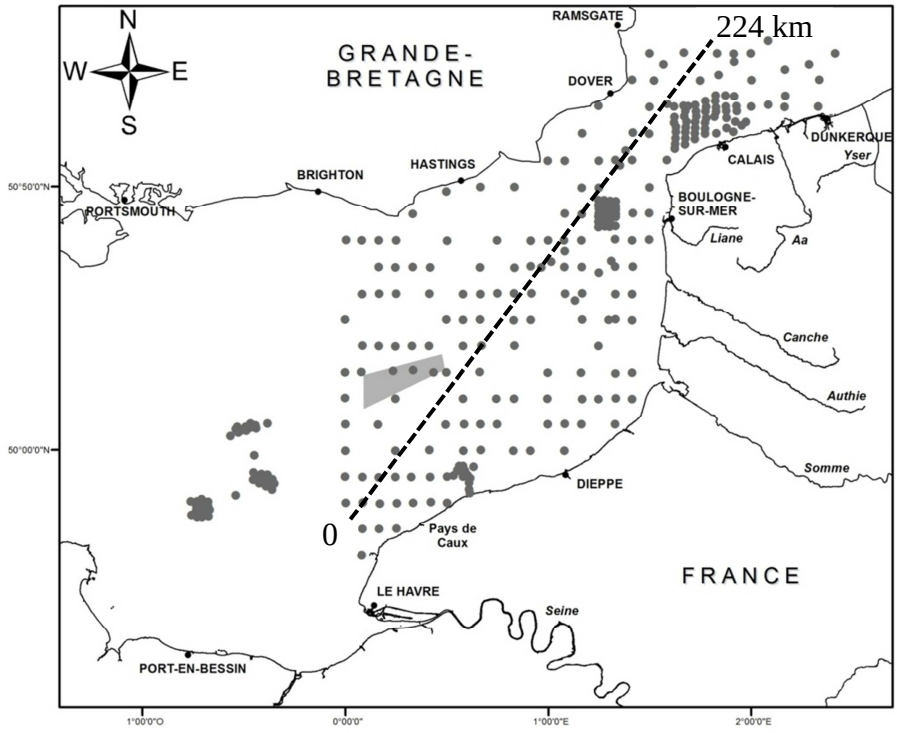


Figure 11 : Localisation des 318 stations analysées (zone grisée : Permis Exclusif de Recherches pour l'exploitation de granulats marins, données confidentielles). Axe virtuel (224 km) en gras.

1.3.1 Evolution de la couverture sédimentaire

Afin de caractériser la couverture sédimentaire de la Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, les données granulométriques issues de campagnes réalisées 1999 et 2001 en domaine subtidal proche entre le cap d'Ailly et la frontière belge (voir 1.2) et en 1999 en baie de Seine (BenthoSeine) ont été prises en compte. Ainsi, les données acquises sur 1444 (années 1970) et 735 stations (années 1999-2007) ont été traitées. Afin de faciliter la comparaison des couvertures sédimentaires entre les données historiques et les données récentes, la classification de Folk (Folk, 1954) a été réduite à sept classes : les cailloutis, les graviers, les graviers hétérogènes, les sables grossiers, les sables dunaires, les sables fins plus ou moins envasés et les sables hétérogènes [voir Foveau (2009) pour le détail)].

La classification de Folk est un type de classification de la couverture sédimentaire superficielle, qui ordonne les grains de sédiment selon trois types : vase (<63 µm), sable et gravier (>2 mm). La proportion relative des grains dans chacune des catégories est utilisée pour décrire le sédiment et peut être reportée sur un diagramme appelé « triangle de Folk », qui compte 15 catégories.

D'une manière générale, il résulte de la situation hydrodynamique régnant en Manche une structure sédimentaire complexe, mais organisée en vaste *continuum* [Figure 12 a

et b (Foveau, 2009 ; **Dauvin *et al.*, 2009**)[6]]. Quelle que soit la période considérée, les sédiments grossiers occupent la majorité de la surface de la Manche orientale. Dans les années 1970, les graviers plus ou moins ensablés couvraient la majorité du bassin oriental de la Manche (63%), suivis par les sables grossiers (23%) et les cailloutis (8%). Au début des années 2000, les graviers plus ou moins envasés représentaient 45% des fonds de la Manche orientale, les sables grossiers, 36% et les sables moyens, 12%. **Une analyse d'image montre que les zones stables ou ayant connu des changements mineurs représentent 69% de la surface**, celles ayant vu la granulométrie des sédiments s'affiner, 21% et celles où les sédiments sont devenus plus grossiers, 10% (Figure 12 c).

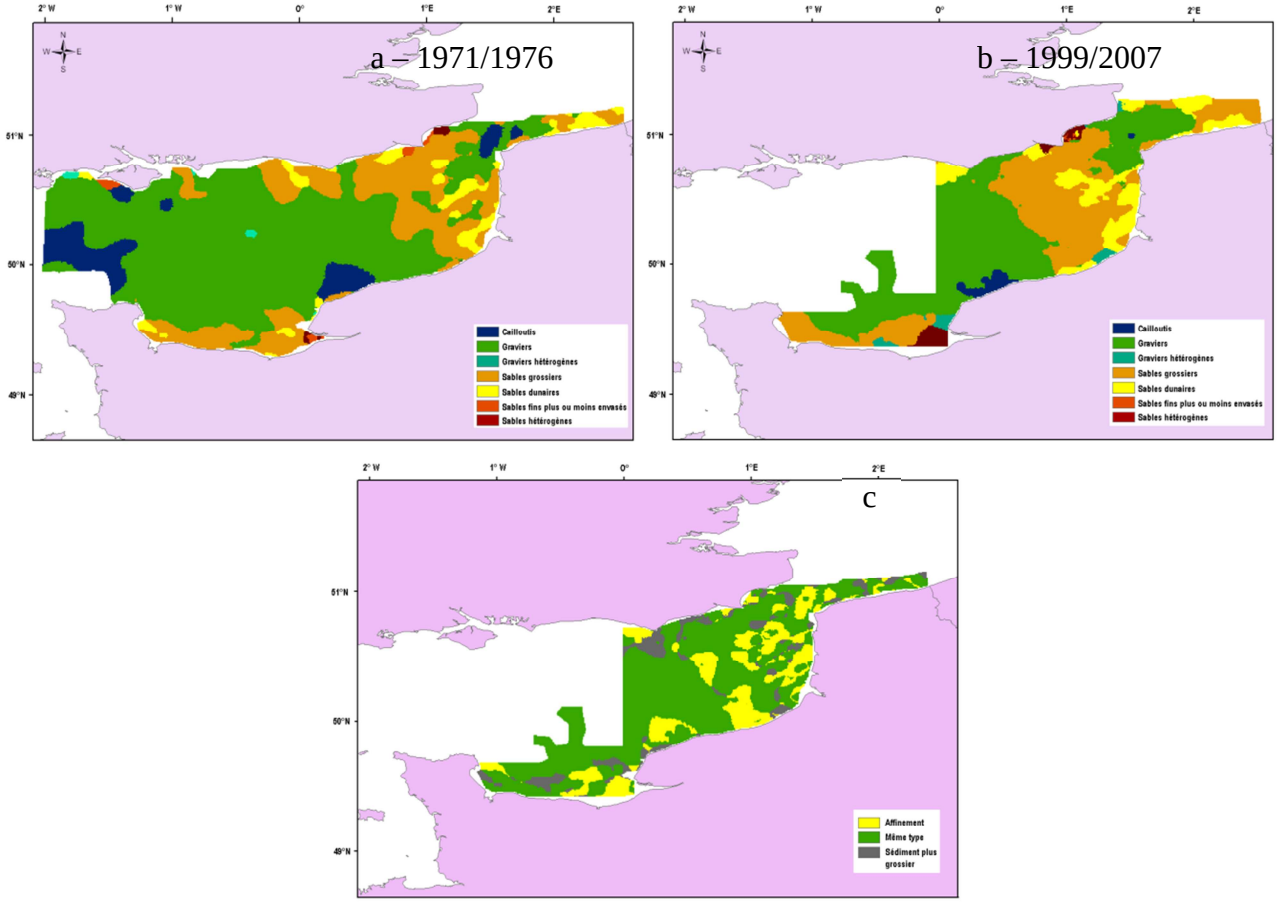


Figure 12 : Couvertures sédimentaires lors des années 1971-1976 (a) et 1999-2007 (b) et différentiel [(c) jaune : affinement du sédiment entre les deux périodes, vert : sédiment de même type et gris : accroissement de la granulométrie].

La stabilité des sédiments est à mettre en relation avec l'hydrodynamisme qui, dans ce secteur de la Manche, est un facteur dominant et structurant de la couverture sédimentaire (Le Bot & Trentesaux, 2004) et *a priori* peu variable à l'échelle de temps considérée (30 ans). Les secteurs de plus forte variabilité se localisent au débouché des estuaires, dans les baies et à proximité des bancs sableux des côtes Picarde et d'Opale. Au niveau des grands estuaires, dont celui de la Seine, même si on ne peut exclure de réelles modifications de la couverture sédimentaire, les changements observés peuvent être reliés à la variabilité naturelle et plus

[6] Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Dupuis L., Foveau A., Garcia C., Martin C., Spilmont N., Vaz S. & Warembourg C., 2009. « Chap. 4, Invertébrés benthiques / Benthic invertebrates". *In* : Carpentier, A., Martin, C.S. & Vaz, S., 2009. Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale, rapport final (CHARM phase II). Ifremer, Boulogne-sur-Mer. 626 p.

particulièrement aux différences de saison d'observation. A l'échelle saisonnière, la dynamique sédimentaire se traduit en effet par une succession de périodes de dépôts et d'érosion pouvant entraîner des modifications profondes de la couverture sédimentaire (Lesourd *et al.*, 2003). L'affinement des sédiments constituant les bancs sableux jouxtant la côte Picarde peut être attribué à des évènements tempétueux (Le bot *et al.*, 2000) et à des mouvements de dunes sous-marines associés dont la vitesse de déplacement peut atteindre 40 $m.an^{-1}$. D'autres phénomènes, tels les chalutages de fond, peuvent également contribuer à modifier la granulométrie des sédiments en favorisant la remontée des éléments grossiers et la remise en suspension des éléments les plus fins (Gilkinson *et al.*, 2006).

1.3.2. Etat des lieux au début du XXI^{ème} siècle (2004-2007)

Sur l'ensemble des 318 stations traitées, une richesse taxonomique (plutôt que spécifique puisque différents niveaux taxonomiques sont pris en compte) de **875 taxa** relatifs à l'endofaune et aux épifaunes sessile et vagile, a été définie (dont 251 espèce d'annélides polychètes, 234 espèces d'arthropodes, 159 espèces de mollusques et 72 espèces de lophophoriens). Au regard des valeurs rapportées dans d'autres sites et malgré les différences d'échelle et de méthodologies, la richesse taxonomique en Manche orientale s'avère parmi les plus élevées. A titre d'exemple, elle est de 177 taxa dans les eaux norvégiennes (Rees *et al.*, 2007), de 455 taxa dans les parties centrale et sud de la mer du Nord (**Kröncke *et al.*, 2011**)[7] et de 706 taxa dans l'ensemble de la mer du Nord (Rees *et al.*, 2007) ou encore de 1856 dans la région de Roscoff (Dauvin & Dewarumez, 2002).

Les biomasses (estimées à partir des prélèvements quantitatifs) varient entre 11 et 97 g $PSLC.m^{-2}$, avec une valeur médiane de 29 g $PSLC.m^{-2}$ et sont supérieures à celles observées dans la partie belge de la mer du Nord (10 à 20 g $PSLC.m^{-2}$, Degraer, com. pers). Cette différence, outre le fait qu'elle soit en partie due à une nature de fonds et donc des communautés benthiques dominantes différentes, peut être à relier à des apports fluviaux plus importants et plus riches en Manche orientale ainsi qu'à l'intensité des perturbations des fonds plus forte en mer du Nord.

Les données ont été analysées, après exclusion des espèces « rares » présentes dans moins de 5% des stations, au travers de trois CAH, l'une intégrant l'épifaune sessile, l'autre non et la troisième ne considérant que l'épifaune sessile. Compte-tenu du fait que le volume prélevé à la benne Hamon sur une surface de 0,5 m² correspond en moyenne à 28,7 L et est peu différent des 30 L prélevés à la drague Rallier du Baty (4% d'écart), les analyses n'intégrant que l'endofaune et l'épifaune vagile ont été menées en mélangeant les données collectées avec les deux types d'engins. En revanche, dès lors que l'épifaune sessile a été intégrée à la matrice initiale, les données ont été converties en présence-absence.

Pour les différents dendrogrammes obtenus, le niveau de coupure optimal a été recherché par la méthode de Ratkowsky (1984). Les assemblages benthiques définis ont ensuite été caractérisés à l'aide d'indices de diversité, de constance-fidélité (Dajoz, 1975) et de Diagrammes Rang-Fréquence [DRF (Frontier, 1976)]. L'intégration de tous les compartiments benthiques (endofaune, epifaune vagile et sessile) aboutit à l'individualisation de 64 assemblages, dont cinq majeurs (56% des stations) et 59 mineurs (44% des stations, Figure 13). Ce nombre élevé d'assemblages s'explique par la prise en compte de l'épifaune sessile. Parmi les 64 assemblages identifiés, seuls sept (parmi lesquels seuls cinq seront

[7] Kröncke I., Reiss H, Eggleton J.D., Aldridge J., Bergman M.J.N., Cochrane S., Craeymeersch J.A., Degraer S., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Duineveld G.C.A., Essink K., Hillewaert H., Lavaleye M.S.S., Moll A., Nehring S., Newell R., Oug E., Pohlmann T., Rachor E., Robertson M., Rumohr H., Schratzberger M., Smith R., Vanden Berghe E., van Dalfsen J., van Hoey G., Vincx M., Willems W. & Rees H.L. 2011. Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94: 1-15.

décrits) sont d'une emprise spatiale suffisante (>8 stations) pour être considérés. Ces « petits assemblages » correspondent à des stations dont le substrat est hétérogène (fonds sableux où la présence de coquilles permet la fixation d'épifaune, fonds de cailloutis présentant des lentilles sablo-vaseuses…).

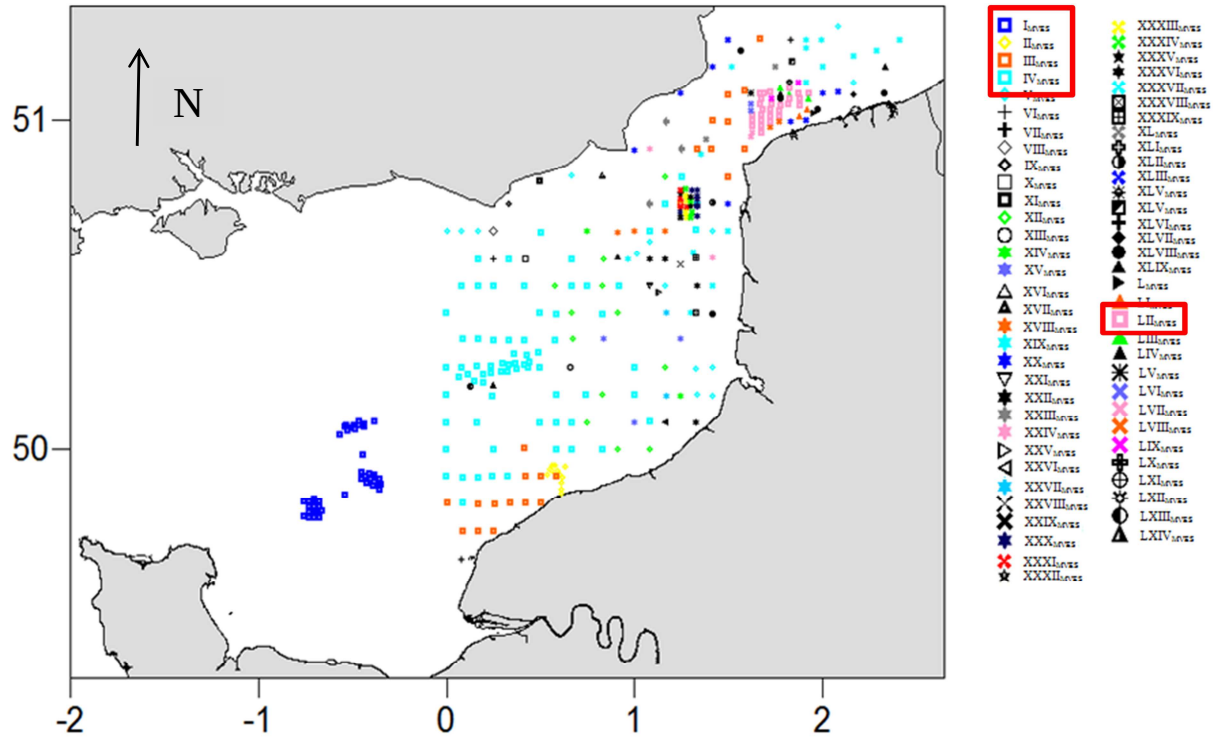


Figure 13 : Localisation géographique des 64 assemblages identifiés à partir des données collectées entre 2004 et 2007. Sont encadrés en rouge les assemblages majeurs détaillés dans le texte.

1. L'assemblage I_{MVES} (44 stations - carrés bleus foncés, Figure 13), localisé au large de la baie de Seine, correspond à des graviers ensablés. Il est caractérisé par 20 espèces, dont les annélides polychètes *Pista elongata* et *Lumbrineris gracilis* ou le mollusque gastéropode *Jujubinus montagui* et les espèces dominantes sont les annélides polychètes *Pomatoceros triqueter*, *Ampharete baltica* et l'arthropode crustacé *Galathea intermedia*.

2. L'assemblage II_{MVES} (13 stations – losanges jaunes, Figure 13) se localise sur une zone de cailloutis, au large du pays de Caux. L'arthropode crustacé *Pisidia longicornis* et les annélides polychètes *Pomatoceros triqueter* et *Thelepus setosus* sont les espèces dominantes de cette unité, caractérisée par 18 espèces, dont le cnidaire *Nemertesia ramosa*, le mollusque lamellibranche *Chlamys varia*, et l'arthropode crustacé *Galathea squamifera*.

3. L'assemblage III_{MVES} (23 stations – rectangles oranges, Figure 13) correspond à des cailloutis présents au large du pays de Caux et dans le détroit du Pas de Calais caractérisés par le mollusque gastéropode *Puncturella noachina* et l'arthropode crustacé *Leucothoe procera*. Les espèces dominantes sont les arthropodes crustacés *Verruca stroemia* et *Balanus crenatus* et l'annélide polychète *Pomatoceros triqueter*.

4. L'assemblage IV_{MVES} (72 stations - carrés turquoises, Figure 13) se situe sur des graviers plus ou moins ensablés, entre Antifer et Hastings. Il est dominé par l'annélide polychète *Pomatoceros triqueter*, le cnidaire *Epizoanthus couchii* et l'echinoderme *Ophiotrix fragilis.* Aucune espèce caractéristique n'a pu être identifiée.

5. L'assemblage LII_{MVES} (27 stations - carrés roses, Figure 13) se distribue sur des cailloutis situés dans le détroit du Pas-de-Calais. Deux annélides polychètes (*Pomatoceros*

triqueter et *Spirorbis* spp.) et un échinoderme (*Ophiotrix fragilis*) sont les espèces dominantes de cet assemblage caractérisé par le mollusque opistobranche *Tritonia plebeia*.

D'une manière générale, les assemblages majeurs identifiés reflètent de manière étroite la répartition des sédiments. Cette relation se traduit par le passage progressif des assemblages de cailloutis, de loin les plus riches avec plus de 50 taxa par station, dominants en Manche centrale vers ceux des graviers et des sables au large de Dieppe. Dans le détroit du Pas-de-Calais, les assemblages inféodés aux cailloutis réapparaissent pour laisser place aux assemblages associés aux sables de plus en plus fins dans la baie sud de la mer du Nord. Néanmoins, la Manche orientale est suffisamment vaste pour qu'un éventail d'assemblages, souvent dépendants des microhabitats qu'offre l'épifaune sessile aux autres espèces benthiques, puisse coexister. Ce travail montre ainsi **l'importance de la prise en compte de l'épifaune sessile** dans le travail d'inventaire et de description des communautés benthiques. Souvent négligée en raison des difficultés d'identification, l'épibiose sessile est pourtant un élément prépondérant dans la typologie EUNIS (Connor *et al.*, 2004). A l'échelle de la Manche orientale, elle représente 25% de la richesse spécifique totale et sa prise en compte ou non lors des études conduit à des visions différentes des assemblages benthiques.

1.3.3. Comparaison avec les données antérieures (1971-1976)

Entre 2004 et 2007, l'intégralité de la faune a été inventoriée en Manche orientale (318 stations - 671 taxa d'endofaune et d'épifaune vagile et 204 taxa d'épifaune sessile), alors qu'entre 1971 et 1976, l'accent avait été mis sur l'endofaune et l'épifaune vagile (419 espèces d'endofaune/épifaune vagile sur la même zone géographique – 606 stations et 576 espèces d'endofaune/épifaune vagile dans le bassin oriental de la Manche – 1477 stations). Seules les espèces les plus abondantes d'épifaune sessile (six espèces) avaient alors été considérées. Si s'en tient à l'endofaune et l'épifaune vagile, l'apparent enrichissement observé en Manche orientale (419 *versus* 671 taxa) est *pro parte* imputable aux conditions de tri et de détermination en laboratoire, plus propices à une observation minutieuse qu'en mer. Toutefois, cet accroissement est réel dans certains secteurs du bassin oriental de la Manche comme la baie de Seine, où le nombre d'invertébrés a plus que doublé entre 1976 et 2004, même si respectivement près de la moitié et d'un quart des taxa connus à ces deux périodes n'ont pas été revus durant au moins dix ans (Ruellet & Dauvin, 2008).

Dans les années 1970, les secteurs les plus riches se trouvaient dans la partie centrale de la Manche (baie de Seine orientale, secteur nord de la baie de Seine et baie des Veys, Figure 14a, d'après **Dauvin *et al.*, 2009**)[6]. Au début des années 2000, les plus fortes richesses s'observent entre le cap d'Antifer et Hastings ainsi que sur les cailloutis du détroit du Pas-de-Calais (Figure 14b). Les abondances sont élevées durant les deux périodes, avec un « hot spot » dans le détroit du Pas-de-Calais (Figure 15a et b). A l'instar de la richesse spécifique, le secteur côtier français est appauvri de part et d'autre du détroit du Pas-de-Calais.

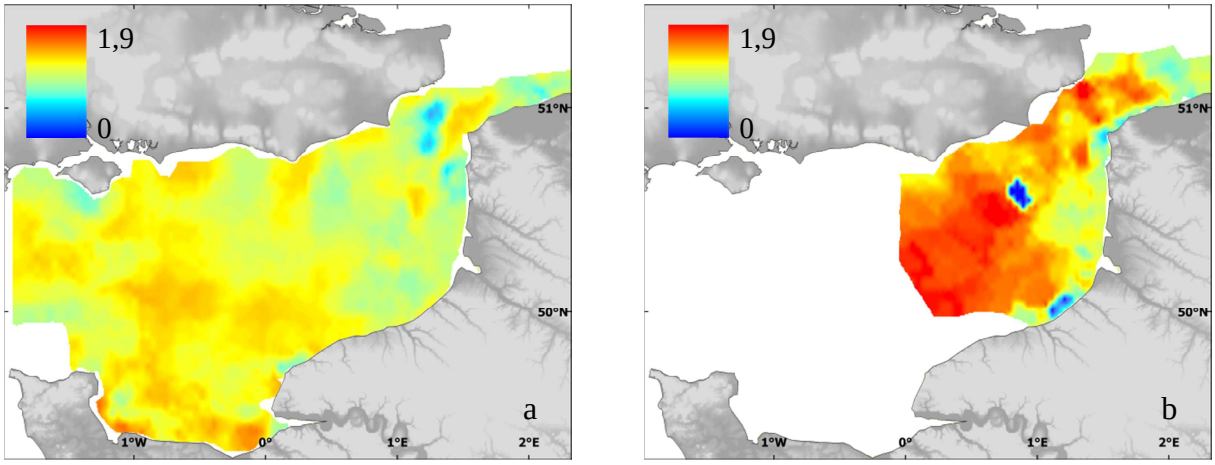


Figure 14 : Distribution spatiale de l'indice de richesse taxonomique lors de la RCP Manche (1971-1976, a) et des campagnes récentes diverses (1998-2007, b). Echelle : log (x+1), x = nombre d'espèces.30 L sédiment^{-1} (d'après **Dauvin *et al.*, 2009**)[6].

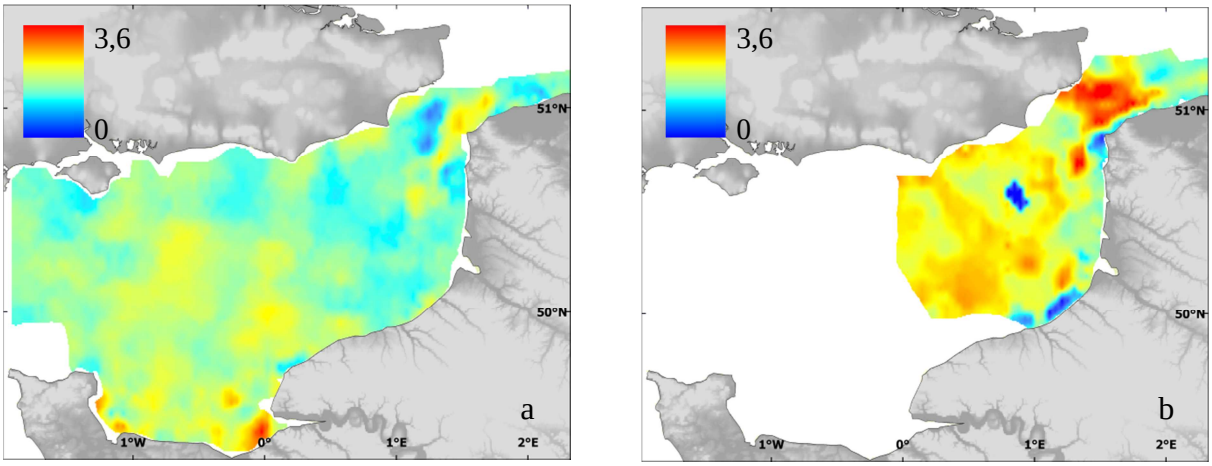


Figure 15 : Distribution spatiale de l'indice de richesse spécifique lors de la RCP Manche (1971-1976, a) et des campagnes récentes diverses (1998-2007, b). Echelle : log (x+1), x = nombre d'individus.30 L sédiment^{-1} (d'après **Dauvin *et al.*, 2009**)[6].

Une CAH réalisée avec l'ensemble des données (endofaune, épifaune vagile et épifaune sessile), après exclusion des espèces « rares » permet d'identifier 17 assemblages, dont quatre regroupent 90% des stations (Figure 16).

1. L'assemblage I_{CVES} (640 stations, ronds bleus, Figure 16) correspond à des sédiments grossiers (cailloutis et graviers plus ou moins ensablés). Il est caractérisé par l'arthropode crustacé *Anapagurus hyndmanni* et les espèces dominantes sont les échinodermes *Ophiothrix fragilis* et *Psammechinus miliaris* et l'arthropode crustacé *Pisidia longicornis*.

2. L'assemblage V_{CVES} (192 stations ronds verts, Figure 16) est composé de stations de sables plus ou moins graveleux bordant la côte Picarde. L'échinoderme *Acrocnida brachiata*, le mollusque lamellibranche *Phaxas pellucidus* et l'annélide polychète *Lagis koreni* comptent parmi les sept espèces caractéristiques de cet assemblage dominé par les annélides polychètes *Owenia fusiformis* et *Lagis koreni* ainsi que le mollusque lamellibranche *Abra alba*.

3. L'assemblage VI_{CVES} (185 stations ronds oranges, Figure 16), adossé à des graviers plus ou moins ensablés, assure la transition entre les assemblages I_{CVES} (sédiments grossiers) et X_{CVES} (sables moyens dunaires). Trois échinodermes (*Ophiothrix fragilis*,

Ophiura albida et *Echinocyamus pusillus*) dominent cet écotone, qu'aucune espèce ne caractérise.

4. L'assemblage X_{CVES} (307 stations ronds jaunes, Figure 16) se localise de part et d'autre du détroit du Pas-de-Calais, sur les sables moyens dunaires jouxtant les côtes Picarde et des Flandres. Il est caractérisé par l'arthropode crustacé *Bathyporeia elegans* et dominé par les annélides polychètes *Nephtys cirrosa* et *Spiophanes bombyx* et l'échinoderme *Echinocardium cordatum*.

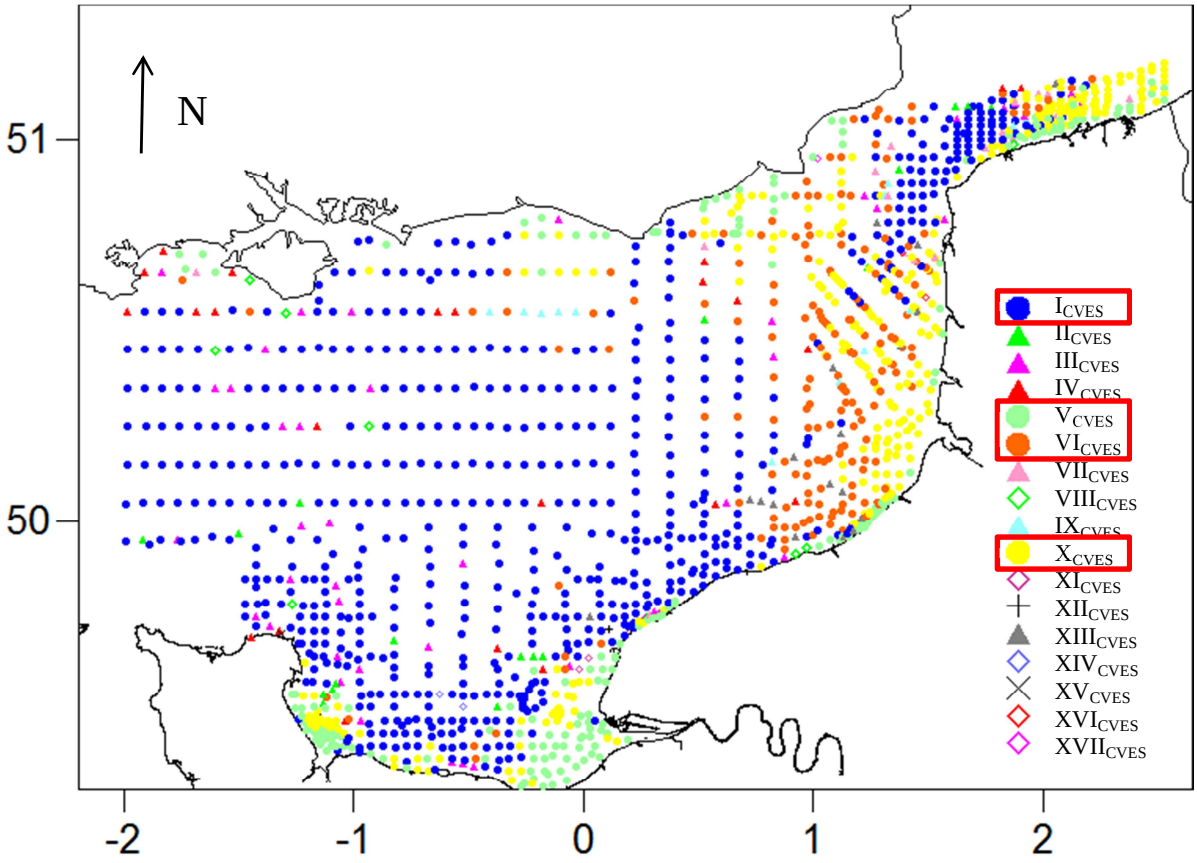


Figure 16 : Localisation géographique des 17 assemblages identifiés à partir des données collectées entre 1971 et 1976. Sont encadrés en rouge les assemblages majeurs détaillés dans le texte.

Il est, comme à l'accoutumé dans ce genre d'études, très délicat de juger de l'évolution de la richesse taxonomique, de l'abondance et des assemblages entre les deux périodes, du fait d'un certain nombre de différences entre les protocoles utilisés (Tableau 2). Par exemple, des assemblages considérés comme différents entre les deux périodes peuvent correspondre à une même communauté. Les problèmes majeurs empêchant toute comparaison directe portent sur les méthodes de tri (majoritairement à bord dans les années 1970 et au laboratoire lors des années 2000), les modalités de détermination et les différences de localisation des stations. L'étalement des prélèvements sur plusieurs saisons, même s'il intervient dans une moindre mesure, n'est pas négligeable. De nombreuses espèces, à l'image de l'arthropode crustacé *Liocarcinus holsatus*, effectuent en effet des migrations depuis des secteurs plus profonds qu'elles occupent lors des mois d'hiver vers les estuaires qu'elles gagnent au printemps.

Tableau 2 : Récapitulatif des différences de protocoles associés aux campagnes de prélèvements réalisées de 1971 à 1976 et de 2004 à 2007.

	1971-1976	**2004-2007**
Durée de l'échantillonnage	6 ans	4 ans
Saisons	Avril à octobre	Février à novembre
Engins	Drague Rallier du Baty	Drague Rallier du Baty Benne Hamon et Van Veen
Localisation des stations	Différente	
Volumes analysés	30 L	De 1 à 70 L
Déterminateurs	Différents	
Ouverture de maille	2 mm, maille carrée	2mm, maille circulaire
Méthode de tri	A bord et au laboratoire	Au laboratoire

De façon à atténuer ces biais, diverses CAH ont été réalisées (avec les taxa communs aux deux périodes, les taxa regroupés à des niveaux taxonomiques supérieurs et les taxa à plus forte probabilité de récolte) à partir du jeu complet de stations et d'une grille artificielle de 288 nœuds espacés de 5' (les données issues des stations les plus proches voisines pour chacune des deux périodes ayant été affectées à chacun des nœuds). Il en ressort globalement que, même si elles ne sont pas strictement identiques entre les deux périodes, les espèces qui décrivent les assemblages sont inféodées aux mêmes types de substrats. **Entre les deux périodes, il y a donc eu peu voire pas d'évolution et les assemblages décrits peuvent être qualifiés d'homologues**. Les changements les plus marqués, survenus en réponse aux modifications de la couverture sédimentaire présentées en 1.3.1., concernent les assemblages de transition dont pour certains, les limites géographiques ou les caractéristiques bio-sédimentaires ont évoluées. Néanmoins, ces conclusions ont été tirées en ôtant les espèces « rares » des analyses. Celles-ci sont pourtant à considérer avec plus d'attention car elles peuvent témoigner de modifications de l'écosystème (introduction d'espèces, migrations d'espèces liées au réchauffement climatique...). Leur meilleure prise en compte imposerait une intensification de l'effort d'échantillonnage, ce qui est malheureusement techniquement difficile à réaliser.

La particularité du détroit du Pas de Calais, siège d'une richesse taxonomique et d'abondances élevées et pérennes, est à souligner (**Foveau *et al.*, 2008**)[8]. Ce secteur, qui abrite plusieurs types sédimentaires et assemblages benthiques, présente des valeurs d'indices de diversité de Shannon et d'équitabilité élevées (respectivement jusqu'à 6 et 0,95). Sanvicente-Anorve *et al.* (1996) relient l'existence de ce « point chaud » au transport résiduel de la Manche vers la mer du Nord susceptible d'assurer l'arrivée d'espèces nouvelles (à l'image de l'annélide polychète *Lumbrineriopsis paradoxa* ou du lophophorien *Rhynchozoon bispinosum* absents dans les années 1970) dans un contexte de réchauffement climatique. A cette explication doit être associé le fait que les sédiments les plus grossiers (cailloutis et graviers ensablés) offrent de nombreux micro-habitats et interstices qui augmentent l'hétérogénéité de l'habitat et diversité β (Hewitt *et al.*, 2005).

1.3.4. Variation de la diversité spécifique le long d'un gradient théorique sud-ouest/nord-est

En raison de la difficulté d'accessibilité du milieu, la qualité de la stratégie d'échantillonnage est primordiale en milieu marin pour estimer correctement le nombre de taxa sur un secteur donné (Ellingsen, 2001). Même si l'effort d'échantillonnage est porté à

[8] Foveau A., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Dauvin J.C. & Cabioch L., 2008. Long-term changes in the sessile epifauna of the Dover Strait pebble community. *Journal of Oceanography, Research and Data* 1: 1-11.

son maximum, la richesse spécifique absolue reste souvent, voire toujours, sous-estimée tant les espèces rares sont difficiles à récolter convenablement. Dresser un inventaire exhaustif dans un secteur comme le bassin oriental de la Manche, où les espèces rares représentent plus de 500 taxa (65%), se révèle donc particulièrement difficile. Une alternative est l'utilisation d'estimateurs de la richesse spécifique tels le Chao1 (Chao, 1984), le Chao2 (Chao, 1984) ou l'UGE (Ugland *et al.*, 2003). L'application du Chao 2, méthode considérant qu'une espèce est rare dès lors qu'elle n'apparaît que dans une ou deux stations, estime la richesse taxonomique en Manche orientale à **1071±38 taxa**, ce qui est supérieur à la valeur de 875 taxa obtenue à l'issue de notre échantillonnage (**Foveau *et al.*, 2013**)[9]. La courbe de richesse taxonomique estimée ne tendant pas vers une asymptote, laisse à penser que cette valeur est encore sous-estimée.

La richesse taxonomique se structure *pro parte* en réponse à la couverture sédimentaire superficielle. En réponse à la complexité et à l'hétérogénéité de l'habitat, la richesse taxonomique évolue graduellement de l'assemblage des sédiments grossiers (cailloutis et graviers ensablés) dont la quasi-totalité des stations (178 sur 179) est caractérisée par une richesse taxonomique > 50, à celui des sables moyens, dont la richesse taxonomique à chacune des stations n'excède pas 50. Le nombre de taxa recensé au sein des stations de l'assemblage des sables grossiers, compris entre 40 et 80, est, pour sa part, intermédiaire. Pour mieux comprendre les facteurs responsables de la distribution de la richesse taxonomique, l'évolution de cette dernière a été étudiée le long d'un axe virtuel sud-ouest / nord-est, défini comme la meilleure droite de régression traversant le nuage de stations (Figure 11). La projection orthogonale des stations sur cet axe et de la valeur de richesse taxonomique qui leur est assignée, permet d'établir la courbe de la richesse taxonomique observée. Cette dernière a été comparée à une courbe prédite (après 100 itérations), construite à partir de la théorie de l'effet du domaine moyen (« Mid-Domain Effect » ou MDE) et du logiciel RangeModel 5.0 défini par Colwell (2006). Cette théorie s'appuie sur le fait que la constitution d'un gradient latitudinal, altitudinal ou bathymétrique de la richesse taxonomique peut résulter directement d'une répartition spatiale aléatoire des taxa et de recouvrements de leur aires. Sous ces conditions, la distribution aléatoire des espèces dans un domaine fini ne génère jamais une distribution spatiale uniforme, mais abouti toujours à une richesse taxonomique maximale au centre de la zone (mid-domain effect). En divisant l'axe virtuel en section d'un kilomètre, la courbe construite à partir de nos observations suit une forme Gaussienne. **La richesse taxonomique est donc maximale au centre de la zone** et aucune barrière géographique ne transparaît dans le secteur considéré [Figure 17, (**Foveau *et al.*, 2013**)[9]]. Comparée à la courbe prédite, elle montre toutefois des valeurs supérieures à l'ouest et au centre de l'axe virtuel. Les fortes valeurs de richesse observées à l'ouest sont dues à la présence de fonds de cailloutis très diversifiés alors que celles décrites au milieu de l'axe reflètent l'existence d'une mosaïque d'habitats où coexistent des cortèges d'espèces de différentes affinités sédimentaires.

[9] Foveau, A., **Desroy, N.**, Dauvin, J.C. & Dewarumez, J.M., 2013. Distribution pattern of benthic diversity in the eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 479: 115-126.

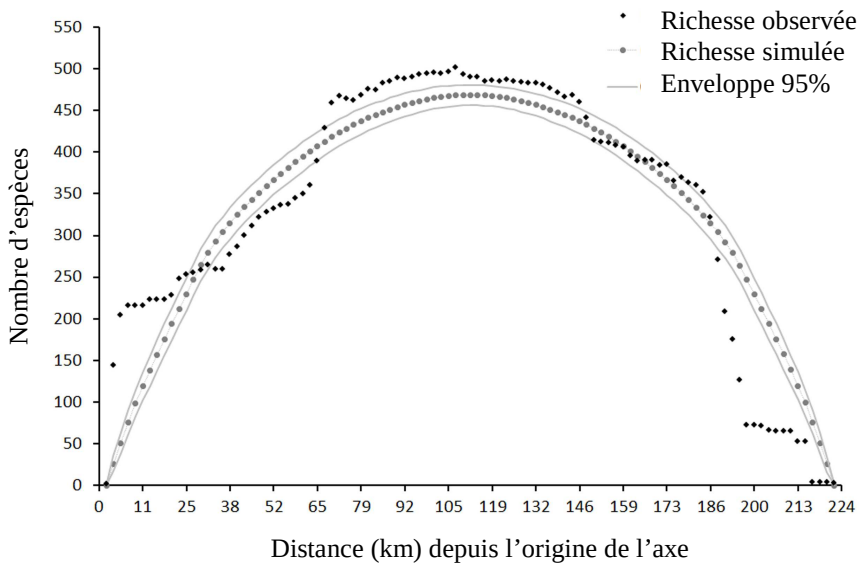


Figure 17 : Courbe observée et simulée de répartition de la richesse taxonomique le long de l'axe virtuel en Manche orientale.

La valeur du décalage moyen entre les deux courbes (D), qui confirme sans la quantifier la contribution du facteur aléatoire sur la répartition observée des espèces, a été calculée à partir du programme développé par Veech (2000). Ce test montre que la plus forte valeur $D_{\text{courbe simulée}}$ est inférieure à la valeur $D_{\text{courbe observée}}$, ce qui indique l'existence, outre les facteurs écologiques et les phénomènes biologiques, d'une part aléatoire dans la distribution observée de la faune. La part non expliquée, malheureusement non quantifiable, de la répartition de la richesse taxonomique pourrait être liée au nombre important d'espèces rares présentes en Manche orientale et dont les limites de distribution au sein de la zone d'étude sont mal établies. Elle peut également refléter l'importante hétérogénéité de l'habitat à très petite échelle due à la présence d'une abondante épibiose sessile qui offre de nombreux microhabitats aux espèces benthiques.

1.3.5. Modèles d'habitats potentiels des espèces benthiques

Dans le contexte de gestion durable des écosystèmes, la modélisation des habitats est une démarche utilisée pour mieux comprendre les relations existant entre les espèces et leur environnement (Austin, 2007) et évaluer les impacts des changements environnementaux et des usages anthropiques sur la distribution des espèces. La méthode utilisée dans le cadre de la thèse de Foveau (2009) et des projets Interreg CHARM I (**Carpentier *et al.*, 2005**)[10] et II (Carpentier *et al.*, 2009), vise à définir les zones potentielles d'occurrence d'une espèce où les facteurs environnementaux lui sont favorables. En aucun cas, elle n'a pour objectif de modéliser précisément les répartitions d'abondances des espèces. Les modèles d'habitats de 22 espèces benthiques ont été construits à partir de régressions quantiles, méthode statistique qui a l'avantage d'estimer la limite maximale imposée par l'environnement sur la réponse d'une espèce. Le processus d'élaboration du modèle se décline en trois étapes :

1. la sélection du modèle (qui implique l'identification des différents facteurs environnementaux) ;

[10] Carpentier A., Vaz S., Martin C.S., Coppin F., Dauvin J.C., **Desroy N.**, Dewarumez J.M., Eastwood P.D., Ernande B., Harrop S., Kemp, Z., Koubbi P., Leader-Williams N., Lefèbvre A., Lemoine M., Loots C., Meaden G. J., Ryan N. & Walkey M., 2005. Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM), Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale. INTERREG III A, 225 p.

2. l'évaluation de l'ajustement du modèle (par rapport aux données d'origine) ;
3. un test de validation (qui permet d'évaluer le pouvoir prédictif du modèle).

Les modèles ont été construits en utilisant trois variables issues de mesures [bathymétrie, écart thermique maximal (calculé à partir d'images satellites) et couverture sédimentaire] et une issue de modèle (tension de cisaillement sur le fond). Le résultat de cette démarche est illustré par l'exemple du crabe porcelaine *Pisidia longicornis*, espèce inféodée aux zones de cailloutis. Le modèle d'habitat potentiel (Figure 18a) reflète la carte de distribution d'abondances (Figure 18b), avec une marge d'erreur très faible (Figure 18c). Il positionne cette espèce sur les cailloutis et les graviers et l'exclue totalement des sédiments fins.

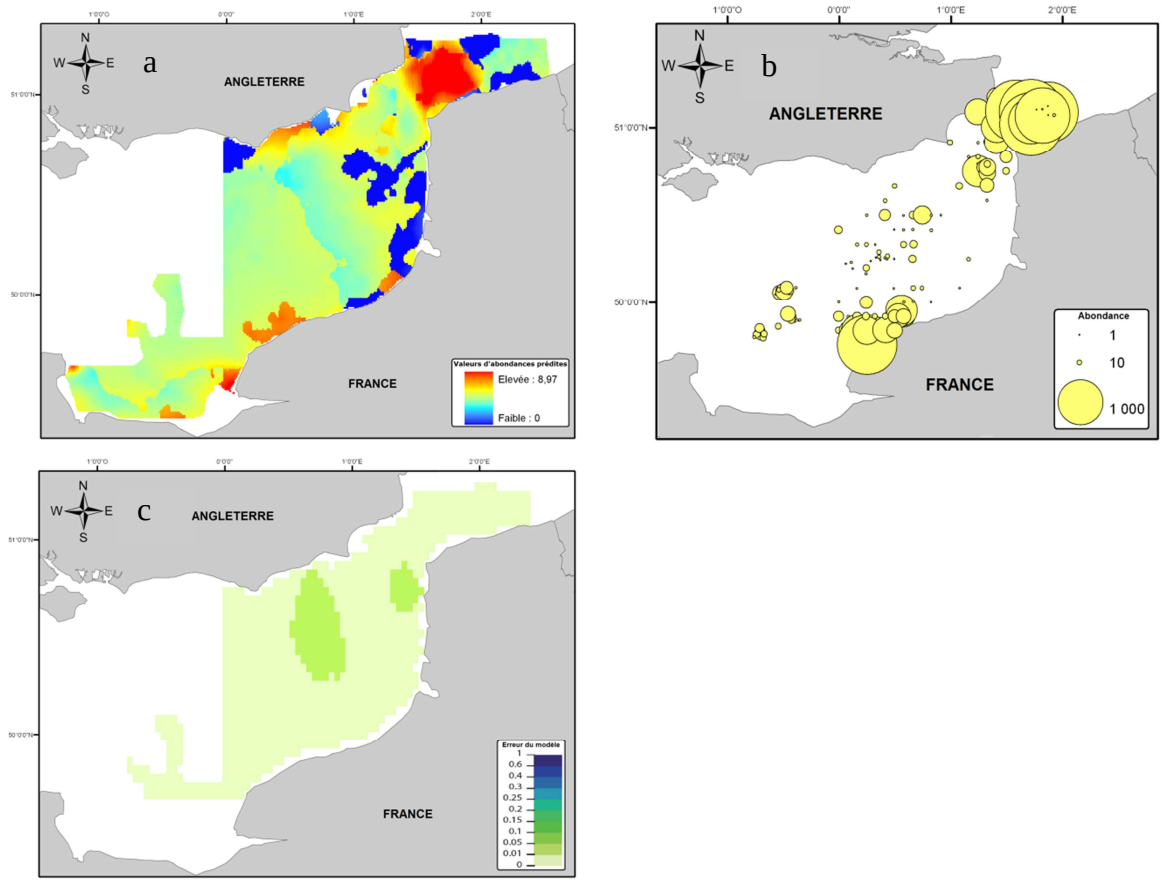


Figure 18 : Modèle d'habitat potentiel de *Pisidia longicornis* (a), répartition des abondances (ind.m^{-2}) dans le bassin oriental de la Manche (b) et carte d'erreur (c).

Si cette approche par régressions quantiles est déjà utilisée en domaine halieutique pour définir l'habitat potentiel des espèces d'intérêt commercial, son application à des espèces benthiques, sous l'impulsion de la disponibilité croissante de données environnementales à large échelle d'espace, est novatrice. Seules quelques modélisations ont en effet été réalisées à l'heure actuelle, notamment en mer du Nord, les plus complètes étant celles de Reiss *et al.* (2011) qui comparent neuf modèles statistiques différents et intègre dix paramètres environnementaux.

Compte tenu du nombre réduit de facteurs explicatifs, les modélisations réalisées sur les 22 espèces retenues, mettent en évidence que le facteur environnemental le plus limitant est le type sédimentaire. Les espèces pour lesquelles l'habitat utilisable apparaît plus vaste que l'habitat accompli appartiennent aux communautés des sables moyens et des sables fins (exemples du mollusque *Abra alba*, de l'annélide polychète *Spiophanes bombyx* ou de

l'arthropode crustacé *Gastrosaccus spinifer*). Les modèles bâtis pour ces espèces suggèrent une colonisation potentielle vers les zones adjacentes que constituent les sables plus grossiers. Il serait tentant, compte-tenu des coûts élevés et du temps nécessaires à l'acquisition de données biologiques, de privilégier l'utilisation de modèles d'habitats pour la définition des plans de gestion du domaine marin. Il faut toutefois garder à l'esprit que ces modèles d'habitats, qui ne peuvent intégrer les multiples sources de variabilités naturelles ou anthropiques, doivent être considérés comme des outils complémentaires aux observations directes de l'écosystème considéré. La qualité de la prédiction de ces modèles reste en effet limitée par la disponibilité et la résolution des données environnementales (Degraer *et al.*, 2008).

1.4. Les espèces introduites : un facteur d'évolution de la diversité

Les espèces marines animales et végétales introduites le long des côtes françaises de la Manche oriental ont été inventoriées entre les années 2005 et 2010. Une espèce introduite est une espèce qui apparaît dans une région dont elle était absente auparavant. En comparaison avec une extension naturelle des populations, cette installation est toujours due à une action anthropique (volontaire ou non). Cette espèce est dite « naturalisée » lorsqu'elle a trouvé des conditions favorables à son développement, qu'elle se reproduit normalement et s'intègre à l'écosystème comme une espèce indigène. Le terme « invasive » est utilisé dans le cas où une espèce introduite prolifère dans le milieu, perturbe le fonctionnement des écosystèmes, entraîne la disparition d'autres espèces et présente, en général, un impact économique sérieux.

Ce travail d'inventaire, lourd à mettre en œuvre car portant sur la faune et la flore, fut collaboratif et piloté par J.M. Dewarumez (CNRS-UMR ELICO, station marine de Wimereux). Il s'est concrétisé par la publication, aux éditions de l'agence de l'eau Artois-Picardie, d'un ouvrage résumant sous la forme de fiches synthétiques les caractéristiques biologiques, les modes d'introduction et de dispersion et les impacts des 90 espèces recensées (Tableau 3, **Dewarumez *et al.*, 2011**)[11]. **Parmi les espèces introduites, 59 appartiennent la macrofaune benthique**. Cette valeur est à comparer aux 970 espèces marines (intertidales et subtidales) recensées en 2000 dans l'inventaire de la faune marine de Wimereux (Dauvin & Dewarumez, 2002 ; Müller, 2004) auxquelles s'ajoutent 64 nouvelles espèces signalées dans la thèse de Foveau (2009), soit 1034 espèces. Les voies principales d'introduction identifiées en Manche orientale sont la navigation et les eaux de ballast, mais étonnement, compte tenu de l'intense trafic maritime régnant en Manche orientale et de la présence du port du Havre, les espèces introduites ne représentent que 5,7% de la macrofaune benthique. Elles sont toutefois plus nombreuses en Manche orientale que dans d'autres secteurs tels la mer Baltique (34 espèces), la mer Caspienne (19 espèces) ou les mers Noire et d'Azov [14 espèces (Pavoola *et al.*, 2005)].

Beaucoup de ces espèces non indigènes ne sont que signalées en Manche orientale et n'ont pas ou peu d'impact sur la faune native ou l'environnement. Une espèce néanmoins, le couteau américain *Ensis directus* (mollusque bivalve) originaire de la côte Atlantique des Etas-Unis, est considérée comme invasive. Outre le fait d'avoir supplanté l'espèce native *Ensis arcuatus*, cette espèce, dont les recrutements peuvent être pléthoriques, peut modifier profondément la granulométrie du sédiment et la structure et la dynamique des communautés benthiques d'accueil (Luczak, 1996). Elle bouleverse également la structure du réseau trophique supérieur, en modifiant les habitudes alimentaires des poissons benthiques et demersaux ainsi que des oiseaux (Tulp *et al.*, 2010).

[11] Dewarumez J.M., Gevaert F., Massé C., Foveau A., **Desroy N.** & Grulois D., 2011. Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois-Picardie. UMR CNRS 8187 LOG et Agence de l'Eau Artois-Picardie, 140 p.

Une **veille scientifique**, s'inspirant des 15 recommendations faites par Olenin *et al*. (2011) en termes de modes d'informations et de voies de recherches à développer, est à maintenir dans ce secteur pour détecter de nouvelles introductions d'espèces et surveiller le développement de celles déjà présentes, dont certaines, comme le mollusque gastéropode *Crepidula fornicata* représente une menace réelle.

Tableau 3 : Liste des espèces animales et végétales introduites en Manche orientale (modifié d'après **Dewarumez *et al.*, 2011**)[11].

LISTE DES ESPÈCES	Présente	Introduite
PLANTAE		
PHYTOPLANCTON		
Coscinodiscophyceae		
Coscinodiscus wailesii Gran & Angst, 1931	Oui	Probablement
Mediophyceae		
Odontella sinensis (Greville) Grunow, 1884	Oui	Probablement
Thalassiosira punctigera (Castracane) Hasle, 1983	Oui	Probablement
MACROALGUES		
Florideophyceae (algues rouges)		
Antithamnion densum (Suhr) Howe, 1914	Oui	Oui
Antithamnionella spirographidis (Schiffner) Wollaston, 1968	Oui	Oui
Antithamnionella ternifolia (Hooker & Harvey) Lyle, 1922	Oui	Oui
Griffithsia corallinoides (Linnaeus) Trevisan, 1845	Oui	Oui
Neosiphonia harveyi (Bailey) Kim, Choi, Guiry & Saunders, 2001	Probablement	Oui
Polysiphonia senticulosa Harvey, 1862	Probablement	Oui
Phaeophyceae (algues brunes)		
Colpomenia peregrina Sauvageau, 1927	Oui	Oui
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt, 1955	Oui	Oui
Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar, 1873	Oui	Oui
Pylaiella littoralis (Linnaeus) Kjellman, 1872	Oui	Oui
Bryopsidophyceae (algues vertes)		
Codium fragile fragile (Suringar) Hariot, 1889	Oui	Oui
MACROPHYTES		
Equisetopsida (plante)		
Spartina alterniflora	Oui	Oui
Spartina townsendii H. & J. Groves	Oui	Oui
Spartina townsendii var. anglica Hubbard	Oui	Oui
ANIMALIA		
CNIDARIA		
Hydrozoa		
Cordylophora caspia (Pallas, 1771)	Probablement	Oui
Garveia franciscana (Torrey, 1902)	Probablement	Oui
Gonionemus vertens A. Agassiz, 1862	Oui	Oui
Nemopsis bachei L.Agassiz, 1849	Probablement	Oui
Anthozoa		
Diadumene cincta Stephenson, 1925	Oui	Oui
Diadumene lineata (Verrill, 1869)	Probablement	Oui
CTENOPHORA		
Tentaculata		
Mnemiopsis leidyi	Oui	Oui
NEMATODA		
Secernentea		
Anguillicoloides crassus (Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974)	Oui (Dewarumez, com. pers.)	Oui
ANNELIDA		
Polychaeta		
Clymenella torquata (Leidyi, 1855)	Oui	Oui
Ficopomatus enigmaticus (Fauvel, 1923)	Oui	Oui
Hydroides dianthus (Verrill, 1873)	Oui	Oui
Hydroides ezoensis Okuda, 1934	Oui	Oui
Marenzelleria viridis (Verrill, 1873)	Oui	Oui
Marenzelleria wireni Augener, 1913	Probablement	Oui
Polydora hoplura Claparède, 1869	Oui	Oui, d'Europe
Streblospio benedicti Websert, 1879	Oui	Oui
CRUSTACEA		
Cirripedia		
Amphibalanus reticulatus (Utinomi, 1967)	Oui	Oui
Amphibalanus variegatus (Darwin, 1854)	Probablement	Oui
Balanus amphitrite amphitrite Darwin, 1854	Oui	Oui
Balanus improvisus Darwin, 1854	Oui	Oui
Elminius modestus Darwin, 1854	Oui	Oui
Megabalanus coccopoma (Darwin, 1854)	Oui	Oui
Megabalanus tintinnabulum (Linnaeus, 1758)	Probablement	Oui

Solidobalanus fallax (Broch, 1927)	Oui	Oui
Copepoda		
Acartia (Acanthacartia) tonsa Dana, 1849	Oui	Oui
Acartia (Acartiura) omorii Bradford, 1976	Oui	Oui
Eurytemora americana Williams, 1906	Oui	Oui
Mytilicola intestinalis Steuer, 1902	Oui	Oui
Mysidacea		
Hemimysis anomala G.O.Sars, 1907	Probablement	Oui
Amphipoda		
Caprella mutica Schurin, 1935	Probablement	Oui
Chelicorophium curvispinum (G.O.Sars, 1895)	Oui	Oui
Gammarus tigrinus Sexton, 1939	Probablement	Oui
Incisocalliope aestuarius (Watling & Maurer, 1973)	Probablement	Oui
Melita nitida Smith, 1873	Probablement	Oui
Monocorophium sextonae (Crawford, 1937)	Oui	Oui
Orchestia cavimana Heller, 1865	Probablement	Oui
Isopoda		
Idotea metallica Bosc, 1802	Oui	Oui
Decapoda		
Callinectes sapidus Rathbun, 1896	Oui	Oui
Eriocheir sinensis H.Milne Edwards, 1853	Oui	Oui
Hemigrapsus sanguineus (De Haan, 1835)	Oui	Oui
Hemigrapsus takanoi Asakura & Watanabe, 2005	Oui	Oui
Palaemon macrodactylus Rathbun, 1902b	Oui	Oui
Rhithropanopeus harrisii (Gould, 1841)	Probablement	Oui
INSECTA		
Telmatogeton japonicus Tokunaga, 1933	Oui	Oui
BRYOZOA		
Bugula neritina (Linnaeus, 1758)	Probablement	Oui
Bugula simplex Hincks, 1886	Probablement	Oui
Bugula stolonifera Ryland, 1960	Oui	Oui
Fenestrulina delicia Winston, Hayward & Craig, 2000	Probablement	Oui
Pacificincola perforata (Okada & Mawatari, 1937)	Probablement	Oui
Schizoporella unicornis (Johnston in Wood, 1844)	Oui	Probablement
Tricellaria inopinata d'Hondt & Occhipinti Ambrogi, 1985	Probablement	Oui
Watersipora subtorquata (d'Orbigny, 1852)	Probablement	Oui
MOLLUSCA		
Gastropoda		
Calyptraea chinensis (Linnaeus, 1758)	Oui	Oui, d'Europe
Crepidula fornicata (Linnaeus, 1758)	Oui	Oui
Potamopyrgus antipodarum (J.E.Gray, 1843)	Oui	Oui
Urosalpinx cinerea (Say, 1822)	Oui	Oui
Bivalvia		
Corbicula fluminea (O.F.Müller, 1774)	Oui	Oui
Crassostrea gigas (Thunberg, 1793)	Oui	Oui
Ensis directus (Conrad, 1843)	Oui	Oui
Mercenaria mercenaria (Linnaeus, 1758)	Oui	Oui
Mya arenaria Linnaeus, 1758	Oui	Oui
Mytilopsis leucophaeata (Conrad, 1831)	Probablement	Oui
Petricolaria pholadiformis (Lamarck, 1818)	Oui	Oui
Psiloteredo megotara (Hanley in Forbes & Hanley, 1848)	Oui	Oui
Rangia cuneata (G.B. Sowerby I, 1832)	Probablement	Oui
Ruditapes philippinarum (Adams & Reeve, 1850)	Oui	Oui
Teredo navalis (Linnaeus, 1758)	Oui	Oui
ECHIURA		
Bonellia viridis Rolando, 1821	Oui (Dewarumez, com. pers.)	Oui
CHORDATA		
Ascidiacea		
Botrylloides violaceus Oka, 1927	Oui	Oui
Diplosoma listerianum (Milne-Edwards, 1841)	Oui	Probablement
Molgula manhattensis (De Kay, 1843)	Oui	Oui
Phallusia mammillata (Cuvier, 1815)	Oui	Probablement
Styela clava Herdman, 1881	Oui	Oui
Actinopterygii		
Micropogonias undulatus (Linnaeus, 1766)	Probablement	Oui

2. Les communautés macrobenthiques de la mer du Nord : comparaison des états observés en 1986 et 2000

Dans le cadre du « Benthos Ecology Working Group » du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM), j'ai participé à la réflexion visant à étudier les changements de distribution des espèces benthiques et des communautés qu'elles constituent en mer du Nord entre les années 1986 et 2000 (**Kröncke *et al.*, 2011**)[7]. Ce travail s'est appuyé sur une base de données constituée collégialement entre les six pays limitrophes de cette mer (Norvège, Allemagne, Pays-Bas, Belgique, France et Royaume-Uni) et sous le pilotage scientifique d'I. Kröncke (Senckenberg am Meer, Wilhelmshaven), afin de centraliser l'ensemble des données quantitatives recueillies en 1986 et en 2000. Les échantillonnages ont été réalisés :

1. entre 1980 et 1985 dans le secteur situé au nord du 58ème parallèle (Eleftheriou & Basford, 1989) et en avril 1986 pour le reste de la zone (Kunitzer *et al.*, 1992) à l'aide de bennes Van Veen (0,1 m²) ou d'un carottier (0,068 m²) ;
2. au cours de l'été 2000 à l'aide de bennes Van Veen, Day (0,1 m²) et Hamon (0,25 m²) et de deux types de carottiers (0,068 m² et 0,25 m²).

Comme à l'accoutumée dans ce type d'études comparatives, certains biais méthodologiques affaiblissent la puissance des analyses et la portée des conclusions. Ainsi, les stations ont été échantillonnées à raison de trois réplicats entre 1980 et 1986 et de deux ou trois réplicats en 2000. Les prélèvements effectués entre 1980 et 1985 ont été tamisés sur une maille de 0,5 mm, alors que la totalité des autres (1986 et 2000) l'ont été sur une maille de 1 mm. Le tamisage a été effectué avant la fixation des échantillons, sauf dans le cas des prélèvements effectués en 2000 dans les eaux territoriales belges, qui ont été fixés avant d'être tamisés. Enfin, en raison des décalages, quelquefois importants, existants entre les deux grilles d'échantillonnage, seules 156 stations sur les 1349 échantillonnées ont pu être considérées lors des analyses (Figure 19).

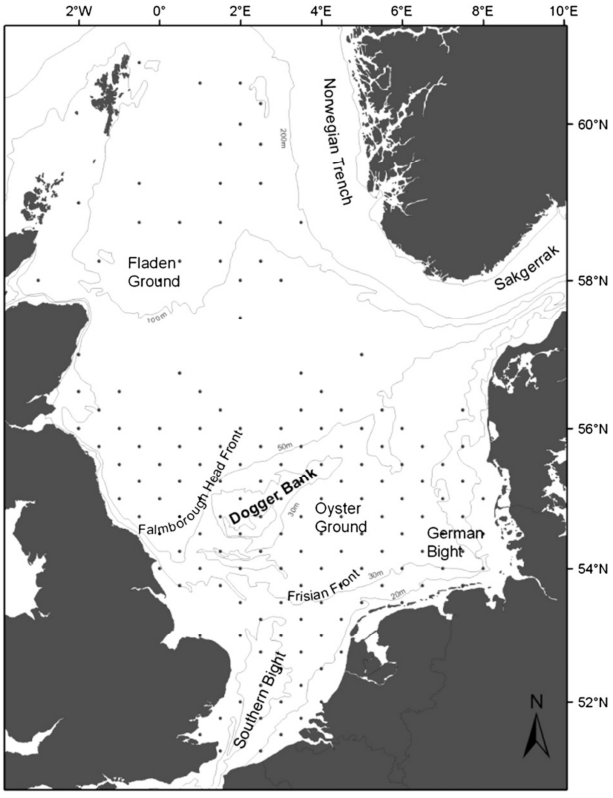


Figure 19 : Localisation des 156 stations communes aux deux campagnes d'échantillonnage.

La bathymétrie, les caractéristiques du sédiment (dont la teneur en pélites et la médiane), les températures et salinités moyennes estivale et hivernale de surface et fond de l'eau de mer, la stratification de la colonne d'eau, la teneur en chlorophylle de l'eau de surface, l'amplitude de marée et la tension de cisaillement sur le fond ont été retenues comme variables environnementales explicatives.

2.1. Changements de la distribution et de l'abondance des espèces

Les campagnes conduites en 2000 ont permis de recenser 43 espèces nouvelles, toutes natives de cette zone biogéographique. Aucune espèce introduite, pas même l'arthropode *Goneplax rhomboides* pourtant signalé par Neumann *et al.* (2010) dans ce secteur, n'a été récoltée. A l'échelle de la mer du Nord, **aucune modification latitudinale importante de la répartition des espèces ainsi qu'aucune extension majeure de distribution n'ont pu être mises en évidence**.

L'abondance totale moyenne à l'échelle de la mer du Nord est plus faible en 2000 qu'en 1986, cette diminution étant particulièrement marquée dans les zones centrale (Oyster ground) et nord (Fladen Ground) où les fonds excèdent 100 m de profondeur (Figure 20a). Aux stations situées entre le Dogger Bank et le Fladen Ground (entre les isobathes 50 m et 100 m), au large des côtes anglaises et en quelques secteurs isolés, les abondances ont *a contrario* augmentées (**Kröncke *et al.*, 2011**)[7]. Dès lors qu'ils sont déclinés au niveau spécifique, les changements sont assez contrastés. La seule tendance (légère) qui se dessine concerne les espèces distribuées autour de l'Oyster Ground, telles le mollusque (plutôt affine d'eaux tempérées chaudes) *Abra alba*, dont les abondances ont significativement augmenté entre 1986 et 2000 (Figure 20b). Une seule espèce a vu son abondance diminuer drastiquement entre les deux périodes : l'annélide polychète affine d'eaux tempérées froides *Ophelia borealis*.

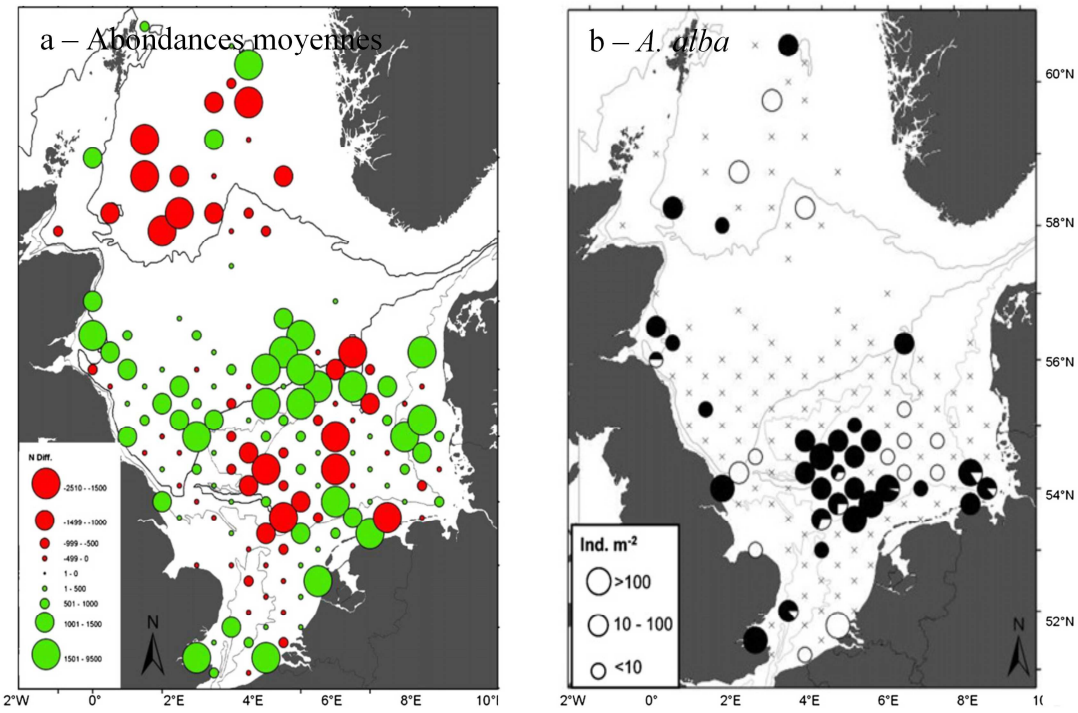


Figure 20 : a- Carte de différences des abondances moyennes (.m^{-2}) entre 1986 et 2000 (les ronds rouges et verts expriment respectivement une augmentation et une diminution d'abondance). b- Carte de distribution et classes d'abondances moyennes (.m^{-2}) issue du cumul des deux campagnes d'*Abra alba*. Lorsque l'espèce a été récoltée lors des deux campagnes, les cercles ont partitionnés selon les niveaux d'abondance observés lors de chacune des campagnes [1986 (zone blanche) et 2000 (zone noire)].

La difficulté à dégager des tendances évolutives quant à la distribution des espèces peut certes attester d'une stabilité de ces dernières, mais aussi résulter des différences de méthodologies et notamment du non-recouvrement des grilles d'échantillonnage. Le corollaire direct fut l'intégration d'un nombre réduit de stations (156) et de taxa (455 sur plus de 1500 récoltés lors des campagnes organisées en 2000). En domaine très côtier, les modifications graduelles des conditions environnementales sont à l'origine de déplacements de quelques dizaines de kilomètres par décades de plusieurs espèces intertidales (Helmuth *et al.*, 2006). Tel n'est pas le cas en revanche sur les fonds du large, où existent des barrières biogéographiques dues aux conditions bathymétriques et hydrographiques (températures de fond différentes, stratification des eaux, courantologie) entre le sud et le nord, qui perturbent les réponses de la macrofaune. D'autres suivis à long terme conduits en mer du Nord, mais sur des secteurs spatialement plus restreints [large des îles de la Frise (Kröncke *et al.*, 2001), Dogger Bank (Wieking & Kröncke, 2001)], mettent plus clairement en évidence une augmentation des abondances des espèces d'eaux tempérées chaudes et un recul des espèces d'eaux tempérés froides. Sans que cela ait encore été vraiment démontré, les évolutions locales perçues dans la partie sud de la mer du Nord, qui concernent essentiellement des filtreurs et des déposivores de surface, pourraient être le reflet de l'augmentation de la température de surface de l'eau, de la production primaire et de la ressource trophique, sous l'influence de la variabilité de l'oscillation nord Atlantique.

2.2. Changements de la distribution des communautés

A l'échelle de la mer du Nord, la répartition des assemblages benthiques en 1986 et 2000 est grossièrement similaire (analyse de similarité avec le coefficient de Bray-Curtis, après transformation des données par la fonction « double racine carrée »). Les principaux facteurs structurants (définis par analyse canonique des correspondances) sont la bathymétrie et les variables hydrographiques (température et salinité de fond, stress tidal et degré de stratification de la masse d'eau). **Des changements significatifs sont toutefois mis en évidence et ce, systématiquement au niveau des zones de fronts** : Fladen Ground (au-delà de l'isobathe 100 m»), Flamborough Head Front et Frisian Front (Figure 21). L'évolution des assemblages dans ces secteurs est notamment due à l'augmentation de l'abondance d'annélides polychètes à cycle de vie court (dont *Myriochele* spp., *Paramphinomine jeffreysii* ou *Spiophanes bombyx*), susceptibles de s'adapter rapidement à des changements de disponibilité trophique.

Les zones de front, sièges de productions primaires élevées, sont généralement les premières influencées par des changements de régime de vents, de courants ou du taux de renouvellement des eaux. L'augmentation des apports d'eaux atlantiques en mer du Nord par le nord, via le « Fair Isle current » (courant orienté de l'Atlantique vers la mer du Nord passant entre le nord de l'Ecosse et les îles Shetlands) et le sud (par la dérive générale des eaux de la Manche) a pu renforcer les structures frontales, en particulier le « Flamborough Head Front » (Wieking & Kröncke, 2001) et le « Frisian Front » (Van Nes *et al.*, 2007) et accroître la production primaire et la disponibilité trophique pour la faune benthique. Cette arrivée d'eaux atlantiques coïncide avec l'anomalie positive de l'indice d'oscillation nord Atlantique observée à la fin des années 1980. Cette explication climatique, encore hypothétique, ne doit pas exclure l'impact des activités anthropiques, dont la pratique intense du chalutage. Callaway *et al.* (2002) attribue d'ailleurs la plus forte diversité de l'épibiose sessile dans le secteur nord de la mer du Nord, comparé à la baie sud, à une pression de chalutage moindre. Les données d'effort de pêche étant éparses entre 1986 et 2000, la contribution du chalutage aux changements observés n'a malheureusement pu être évaluée. Quand bien même de telles données auraient été disponibles, il s'avère très délicat d'expliquer

des évolutions décrites à grande échelle par des pressions distribuées de façon très hétérogène dans l'espace (Jennings *et al.*, 2001).

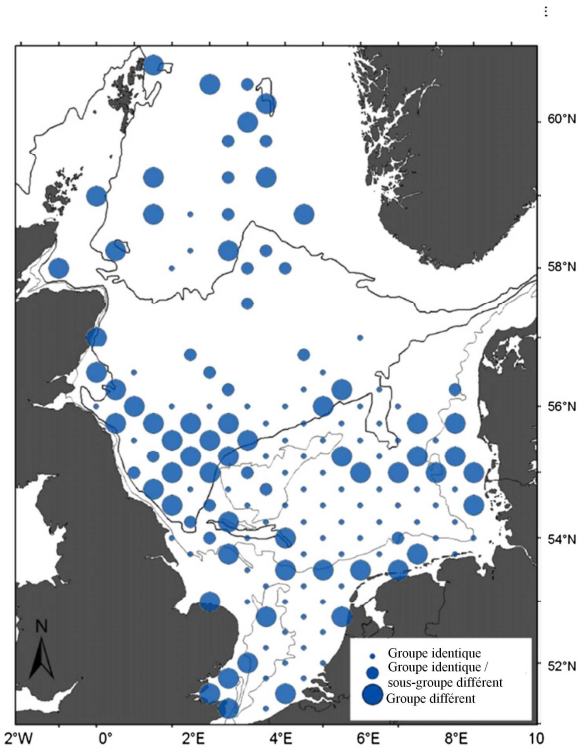


Figure 21 : Différences de classification des stations entre groupes entre 1986 et 2000. Les cercles les plus petits représentent les stations classées dans un même groupe entre 1986 et 2000, les cercles intermédiaires, celles classées dans un même groupe mais un sous-groupe différent et les cercles les plus larges, les stations classées dans des groupes différents.

3. Cas de deux grands aménagements

S'il est des secteurs où définir le déterminisme de l'évolution des communautés benthiques n'est pas aisé tant les interactions entre contraintes d'origine naturelle et anthropique sont fortes, il existe des sites lourdement artificialisés où les pressions majeures sont connues et suivies. Ainsi en Manche figurent notamment les dispositifs de production d'énergie [les Centres Nationaux de Production d'Energie (CNPE, dont les sites de Paluel, Penly et Flamanville), le bassin Maritime de la Rance et les futurs sites éoliens et hydroliens offshore] et les installations portuaires conséquentes (grands ports de Rouen et du Havre). Les effets des impacts sont généralement estimés à l'aide d'une stratégie de type BACI (Before, After, Control, Impact) et permettent d'initier des séries temporelles souvent informatives.

3.1. Le bassin maritime de la Rance

Au cours du XX^{ème} siècle, plusieurs projets ont vu le jour dans le but de produire de l'électricité grâce à l'énergie des marées. Un seul a abouti sur le site de la Rance qui répondait à une double exigence : un fort marnage et une morphologie idéale, c'est-à-dire une embouchure étroite derrière laquelle s'ouvrait un bassin suffisamment vaste. La construction de l'ouvrage fut entamée, sans études environnementales préalables, en 1963 et achevée en 1966. Réalisée à sec, elle nécessita l'obturation de l'estuaire durant trois années. Diverses études benthiques, dont une cartographie des communautés et une description des peuplements annélidiens, furent réalisées respectivement par C. Retière en 1971 et J.P. Lechapt en 1976. Ces premiers travaux ont montré que le barrage était biologiquement

perméable et qu'une dizaine d'années était nécessaire pour que le compartiment benthique se structure et fonctionne indépendamment de la perturbation initiale.

3.1.1. Dynamique de la communauté des sables fins à *Melinna palmata*

Afin de comprendre le fonctionnement de la communauté à *Abra alba – Corbula gibba* dans le bassin de la Rance, Retière (1979), relayé par Clavier *et al.* (1983) initièrent dès 1972 un suivi quantitatif du sous-faciès type à *Melinna palmata* en une station située face à la pointe du Chatelais (Figure 24c). Les dynamiques du peuplement en place et de ses espèces dominantes ont été analysées respectivement de 1972 à 1973 et de 1972 à 1982. La reprise (dans le cadre de ma thèse de troisième cycle et en partenariat avec Electricité de France) de l'échantillonnage de la macrofaune entre 1995 et 1997 et le suivi de la méiobenthos temporaire en 1996 m'ont permis :

1. de comparer, à 23 années d'intervalle, les variations inter-annuelles de la composition, de la richesse spécifique et des abondances des différentes composantes de cette unité ;

2. d'établir la chronologie du recrutement des espèces dominantes et estimer les abondances des recrues.

De cette double ambition sont nées deux stratégies d'échantillonnages distinctes mais néanmoins complémentaires faisant intervenir des échelles d'espace et de temps différentes. La macrofaune a été échantillonnée mensuellement entre 1995 et 1997 à l'aide d'une benne Smith Mac-Intyre (0,1 m², deux réplicats, tamisage sur maille carrée de 1 mm). En 1972-1973, les prélèvements avaient été réalisés respectivement à l'aide d'une benne orange-peel (1/13 m², deux réplicats, 1 mm, vide de maille carrée). La méiofaune a, pour sa part, été échantillonnée en 1996, tous les dix jours, en plongée à l'aide d'un carottier à main (1/470 m², dix réplicats).

Les prélèvements effectués en 1972-1973 et 1995-1997 ont permis de recenser respectivement 83 et 104 espèces, soit un total de 133 espèces différentes. Si les valeurs de richesse spécifique ainsi que l'amplitude de fluctuation sont similaires entre les deux périodes, la comparaison des courbes cumulées met en évidence des différences entre les dynamiques (Figure 22a et b). Après une phase de diminution de la richesse spécifique liée à un hiver 1994-1995 rigoureux, le nombre d'espèces est resté stable et élevé (entre 36 et 43) entre les mois de mai 1995 et septembre 1996. Dans les années 1970, les changements apparaissaient en revanche très chaotiques. Ces observations prévalent également pour les dynamiques des abondances (**Desroy & Retière, 2001**)[12].

Lors de l'hiver 1995 (au cours duquel la température des eaux de surface avoisinait 5° C contre 7 à 8°C habituellement à cette saison), la structure de l'assemblage était, au vu des indices de diversité et de régularité ainsi que des diagrammes rangs-fréquences, comparable à celle décrite en 1972-1973. Les différences se sont affirmées rapidement, à l'échelle temporelle de la saison : à une augmentation de la richesse spécifique et une réorganisation de la hiérarchie des espèces au cours du printemps et de l'été 1995 a succédé un état de remarquable stabilité structurelle et une grande constance des rapports hiérarchiques entre espèces jusqu'en automne 1996. Une structuration aussi rapide témoigne du rôle capital que peut jouer le recrutement, permettant l'implantation de nouvelles espèces ou le renforcement des effectifs de celles déjà présentes. Si l'on savait qu'une communauté pouvait se désorganiser rapidement, les résultats acquis en Rance montrent que celle-ci peut se restructurer dans un délai très court, **de l'ordre de la saison**.

[12] **Desroy N.** & Retière C., 2001. Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance basin : role of recruitment. *Journal of Marine Biological Association, United Kingdom* 81: 1-12.

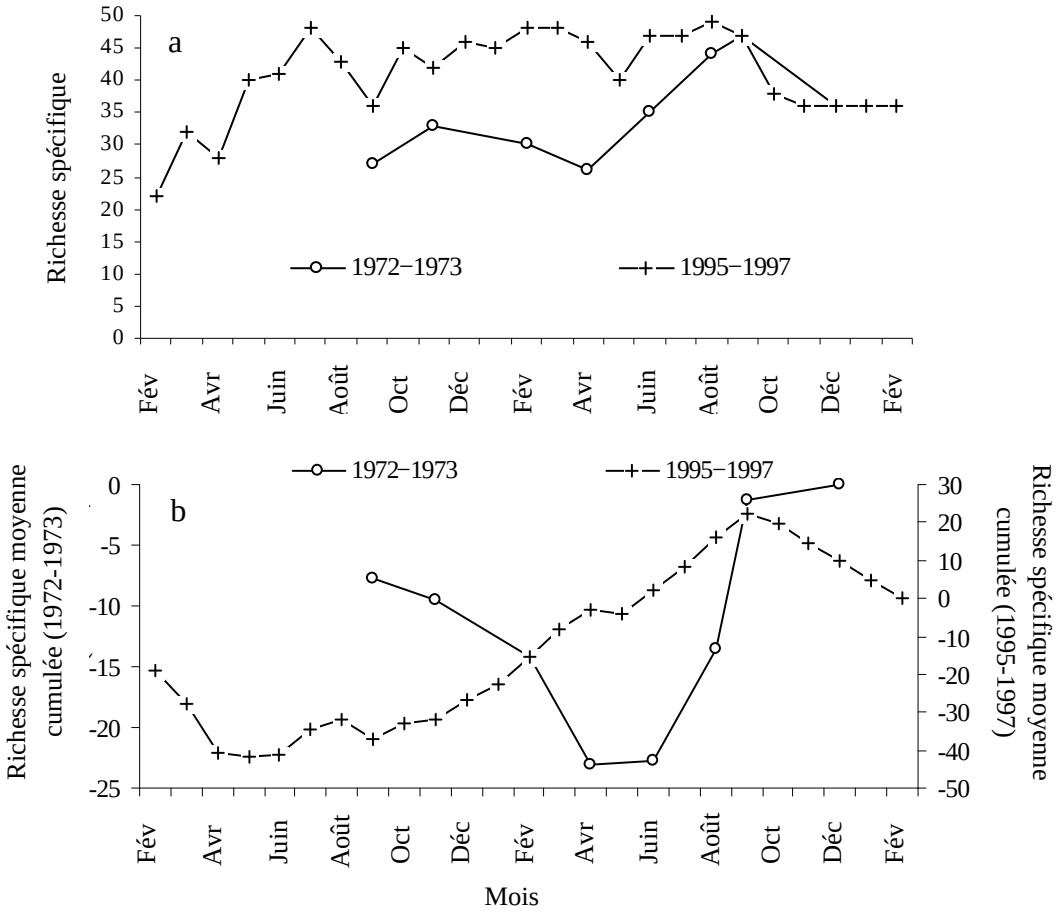


Figure 22 : Evolution de l'indice de richesse spécifique en 1972-1973 et 1995-1997 (a) et somme cumulée de la richesse spécifique moyenne pour les deux périodes [b, (**Desroy & Retière, 2001**)[12]].

Le suivi du recrutement met en évidence que le recrutement des espèces à cycle de vie pluri-annuel est faible au regard des densités d'adultes, mais semble suffisant pour assurer le remplacement des individus de la (des) cohorte(s) disparaissant (Figure 23a, b et c : exemple de *Melinna palmata*). La communauté des sédiments fins en Rance, dominée par des espèces longévives, fonctionne de manière originale comparé à celles occupant les vasières de la Gironde (Bachelet, 1987 ; Bachelet, 1990) ou les sédiments fins subtidaux de la baie de Seine orientale (Olivier, 1997) pour lesquelles les auteurs ont mis en évidence de très forts recrutements (jusqu'à 50000 recrues.m^{-2}) suivis de mortalités très importantes (jusqu'à 99% des méiobenthontes temporaires). Le renouvellement des populations par un recrutement modéré suivi d'une très faible mortalité postérieure pourrait être un schéma plus fréquent qu'envisagé, notamment au sein des communautés matures dominées par des espèces longévives.

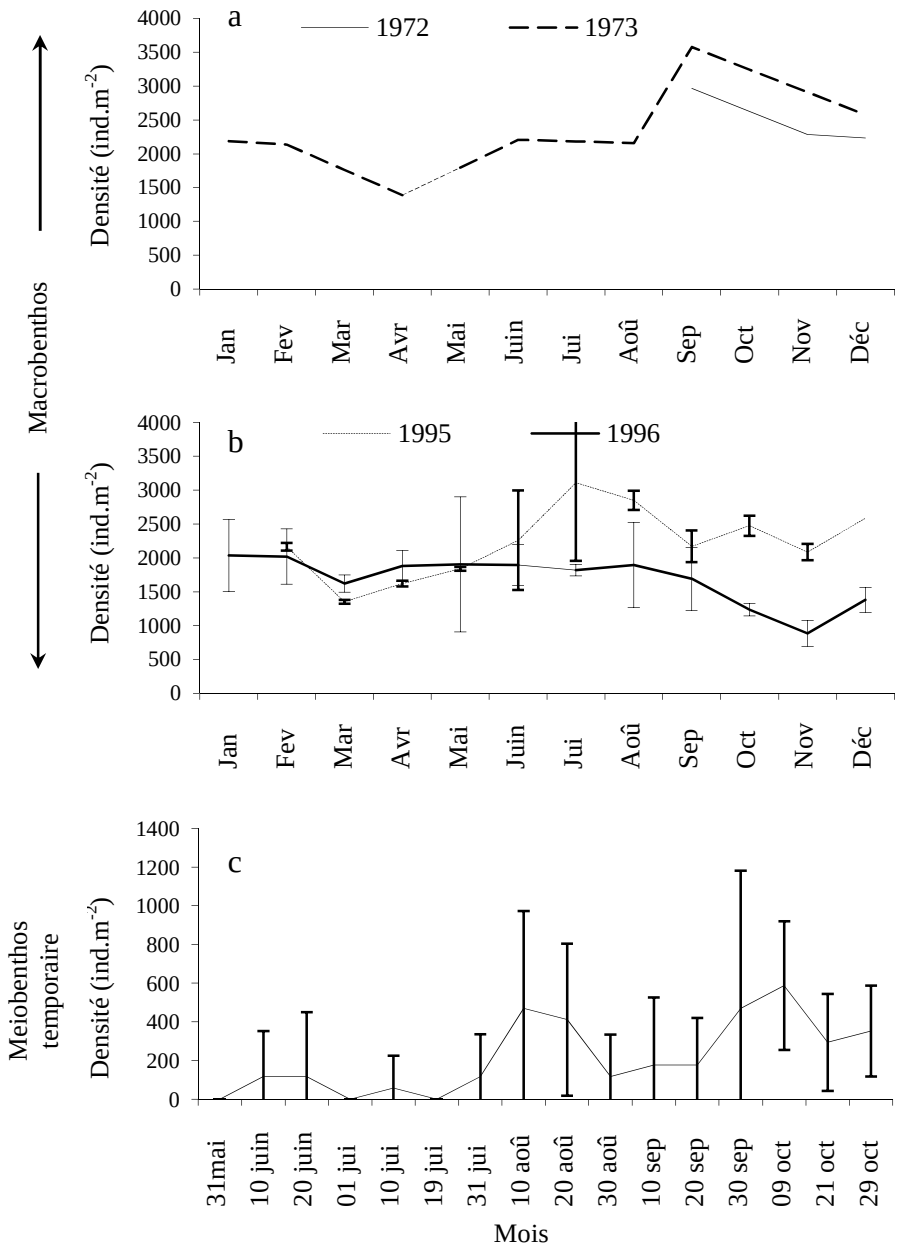


Figure 23 : Evolution des densités (ind.m^{-2})) des populations macrobenthiques [a : 1972-1973, b : 1995-1997 (±ET)] et méiobenthiques [c : mai-octobre 1996 (±ET)] de *Melinna palmata* (**Desroy & Retière, 2001**)[12].

3.1.2. Distribution des communautés de substrats meubles et évolution entre 1976 et 1995

Après 30 années de fonctionnement de l'usine marémotrice de la Rance, j'ai échantillonné de manière quantitative [benne Smith Mac-Intyre (0,1 m²), deux réplicats par station, tamisage sur maille carrée de 1 mm] les communautés macrobenthiques de substrats meubles à l'échelle du bassin (113 stations). J'ai également analysé les données acquises en 1976 (105 stations) et dont seules les données concernant les peuplements annélidiens avaient été exploitées. L'une des forces de cette étude comparative est que l'échantillonnage ait été réalisé en 1995 à partir de la grille établie en 1976 (hormis l'ajout de quelques stations en

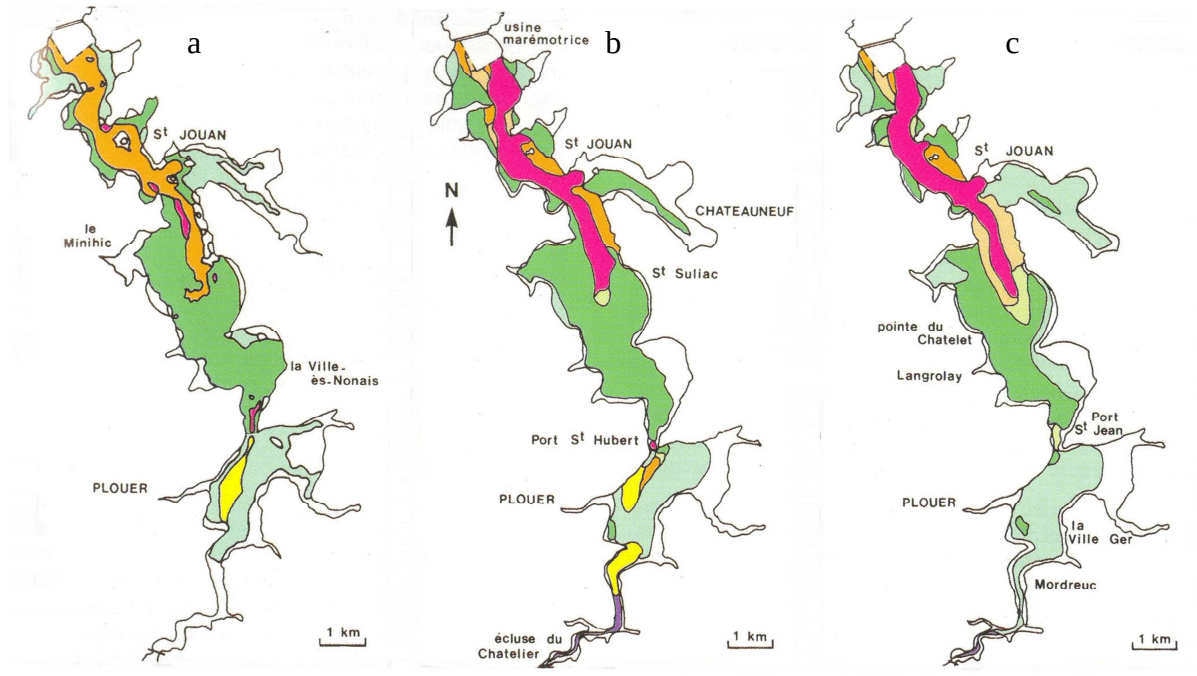
domaine intertidal) et selon une méthodologie identique (engin de prélèvement, maille de tamis et protocole de tri).

Un total de 205 et 240 espèces benthiques a été récolté sur les substrats meubles en 1976 et 1995 respectivement. Des analyses factorielles des correspondances ont permis d'identifier sept et six assemblages faunistiques en 1976 et 1995 respectivement [Figure 24b et c – état 1971 (a) pour information (**Desroy & Retière, 2004**)[13]]. Les principales unités définies se rattachent :

1. au peuplement des sables moyens à grossiers à *Amphioxus lanceolatus-Glycymeris glycymeris ;*

2. au peuplement des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba-Corbula gibba* ;

3. au peuplement oligospécifique à *Macoma balthica*.



Communauté des fonds gravelo-caillouteux et durs

Communauté des sables moyens à grossiers à *Amphioxus lanceolatus – Glycymeris glycymeris* (faciès type)

Communauté des sables moyens à grossiers à *Amphioxus lanceolatus – Glycymeris glycymeris* (faciès d'appauvrissement)

Communauté des sables fins à moyens propres *à Donax variegatus – Armandia polyophthalma* (faciès des sables fins à moyens propres à *Nephtys cirrosa*)

Communauté des sédiments fins à *Abra alba – Corbula gibba* (faciès à *Melinna palmata*, sous-faciès type)

Communauté des sédiments fins à *Abra alba – Corbula gibba* (faciès des sables plus ou moins envasés hétérogènes)

Communauté des sédiments fins à *Abra alba – Corbula gibba* (faciès à *Melinna palmata*, sous-faciès d'appauvrissement soumis à dessalure et/ou exondation)

Communauté des sédiments fins à *Macoma balthica* (faciès des vases non exondables soumises à dessalure)

Figure 24 : Distribution des communautés benthiques en 1971 (a), 1976 (b) et 1995 (c).

[13] **Desroy N.** & Retière C., 2004. Using benthos as a tool for coastal management. Example of the impact of the tidal power station on benthic communities of the Rance basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 7(1): 59-72.

L'analyse des résultats acquis à 19 années d'intervalle (1976-1995) révèle **la diversité importante et la stabilité globale de la répartition spatiale des populations et des peuplements**. Des évolutions locales ont toutefois été mises en évidence suite à la modification des habitats dans le bassin résultant :

1. d'un envasement du secteur amont (ayant entraîné la régression des fonds de sables fins à moyens propres dans la zone estuarienne *sensus stricto*) ;
2. de l'abaissement du niveau bas des eaux dans le bassin (se traduisant par l'extension, au sein du faciès à *Melinna palmata*, du sous-faciès d'appauvrissement soumis à dessalure et/ou exondation à la périphérie du bassin) ;
3. du début de la prolifération du mollusque *Crepidula fornicata* (responsable du développement d'un faciès des sédiments hétérogènes dans la partie centrale du bassin).

En réponse à ces évènements, la richesse spécifique a diminué dans le secteur amont estuarien (110 espèces en 1976 contre 70 en 1995), suite à une homogénéisation de l'habitat induit par les dépôts de pélites ainsi que dans les secteurs désormais exondés, et a augmenté dans les secteurs où la crépidule, en se développant, a induit (pour le moment) une hétérogéneisation des fonds. En dépit d'une diminution générale des abondances entre 1976 et 1995 résultant vraisemblablement, comme le suggère le suivi mensuel réalisé à la station du Chatelais, de conditions hivernales 1994-1995 rudes (**Desroy & Retière, 2001**)[12], la structure des assemblages benthiques apparaît très stable dans le temps à l'échelle du bassin. Ces derniers sont dominés par des espèces à stratégie k dont le renouvellement est assuré par des patrons de recrutement modéré suivi de faibles taux de mortalité (**Desroy & Retière, 2001**)[12].

Le nouvel équilibre écologique atteint aujourd'hui ainsi que le devenir du bassin est entièrement dépendant des modalités d'exploitation du bassin : en maîtrisant le cycle de marée dans le bassin, il est possible de privilégier l'extension des domaines intertidal ou subtidal et de satisfaire le développement d'intérêts plutôt écologiques, socio-économiques (maintien d'activités traditionnelles, production d'électricité…) ou récreationnels (pêche, navigation…) pour les usagers du bassin (**Desroy & Retière, 2004**)[13]. Il est également dépendant du développement que connaissent actuellement deux espèces invasives : les mollusques *Crepidula fornicata* dans la partie marine du bassin et *Ruditapes philippinarum* (palourde japonaise) dans le secteur estuarien. Ces deux espèces sont en effet susceptibles de modifier durablement les habitats benthiques à l'échelle du bassin. L'étude de l'effet de la présence de la palourde japonaise dans le secteur amont du bassin a d'ailleurs été réalisée en 2010-2011 dans le cadre du projet Interreg MArine REnewable Energies (MAREN) et du post-doctorat de J.R. Trigui que j'ai co-encadré avec E. Thiébaut (Station Biologique de Roscoff – Université Pierre et Marie Curie). Les résultats, qui seront disponibles prochainement, permettront de juger des modifications induites sur la composition, la structure et le fonctionnement des communautés benthiques en place.

3.2. L'embouchure de la Seine

La Seine, seul grand fleuve se jetant dans la Manche, permet aux complexes industriels des régions rouennaise et havraise d'avoir une connexion directe avec les réseaux maritimes de la Manche et de l'Atlantique. Pour ce faire, de nombreux aménagements ont été réalisés autour de ce fleuve, dont son endiguement jusqu'à son débouché vers la mer et la création d'un vaste complexe industrialo-portuaire autour du Havre. C'est avec le double objectif de fournir les connaissances nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème estuarien et d'aider aux prises de décision pour une restauration de la qualité des eaux et des habitats dans l'estuaire et la vallée de Seine que s'est mis en place le programme Seine-Aval. L'ensemble des connaissances acquises en matière de fonctionnement des communautés benthiques lors de la phase I ont été résumées par Dauvin *et al.* (2002) et

Dauvin & Desroy (2005)[14]. Dans le cadre des phases II et III de ce programme et de la thèse d'A.L. Janson que j'ai co-encadré avec J.P. Dupont (Université des sciences et techniques de Rouen), j'ai étudié :

1. l'évolution des peuplements benthiques à différentes échelle d'espace et de temps, afin de définir l'échelle temporelle d'observation la plus pertinente ;

2. le fonctionnement de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba – Lagis koreni* pour juger des effets de l'envasement de l'embouchure de la Seine.

3.2.1. Etude des patrons de distribution de la faune à différentes échelles spatio-temporelles

3.2.1.α Echelle pluri-annuelle

Contemporaine du début des travaux d'extension du port du Havre (entamés en 2002 dans le cadre du projet « Port 2000 »), cette étude a volontairement ciblé le secteur nord de l'embouchure, les travaux et les nouveaux aménagements portuaires ayant de potentielles incidences sur la couverture sédimentaire et l'organisation de la macrofaune. Ce sont ainsi 14 stations (Benne Smith Mac-Intyre, trois réplicats pour l'analyse de la macrofaune, un réplicat pour définir la granulométrie, tamisage sur maille circulaire de 1 mm) qui ont été échantillonnées en septembre 2000 (données acquises par la Cellule de Suivi du Littoral Normand), 2002 et 2003 (Figure 25). La variabilité temporelle et l'hétérogénéité spatiale des peuplements macrobenthiques et des paramètres édaphiques ont été étudiées à l'aide d'une méthode synthétique proposée par Souissi *et al*. (2002) permettant de régionaliser un secteur en sous-secteurs homogènes d'un point de vue biologique ou édaphique. Cette analyse, basée sur des calculs de similarités globales entre stations, permet de visualiser les divergences apparaissant entre stations au cours du temps.

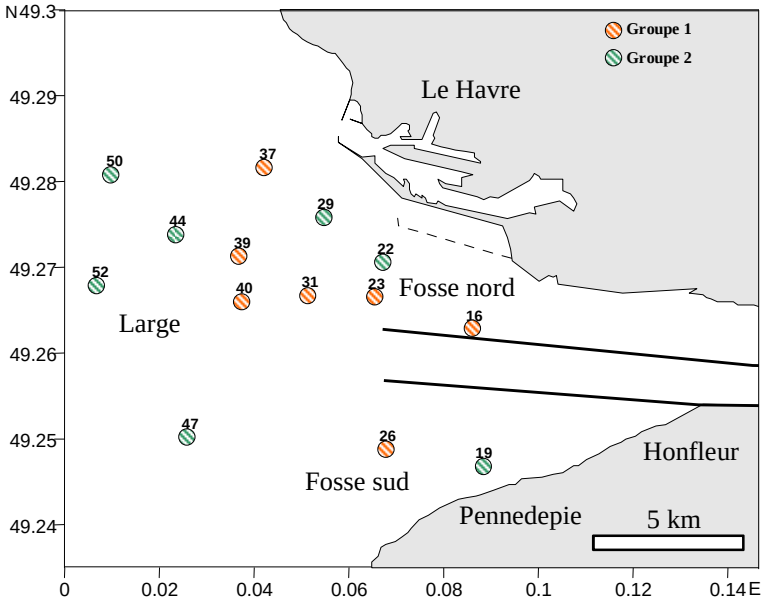


Figure 25 : Localisation des stations échantillonnées aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 et des groupes de stations issus de la régionalisation sur la base des paramètres faunistiques. Des assemblages macrobenthiques proches peuvent évoluer différemment au cours du temps et des assemblages localisés en zones amont et aval ou dans les fosses nord et sud peuvent co-évoluer (Janson, 2007). - - - digue « Port 2000 » (achevée en 2004).

[14] Dauvin J.C. & **Desroy N.**, 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540: 13-27.

Si les caractéristiques sédimentaires moyennes ne varient pas de manière significative entre 2000 et 2003 en raison d'une forte variabilité spatiale intra-annuelle, le suivi granulométrique des sédiments met en évidence la dominance, en fin d'été, des sables fins à moyens à partir de 2002, au détriment des pélites. L'absence de faciès vaseux francs et l'omniprésence de sables propres ou légèrement envasés à l'embouchure est à relier aux cycles hydrologiques de la Seine durant la période considérée (année 2000 humide avec une crue longue et des débits élevés - années 2002 et 2003 sèches avec une crue courte et des débits peu élevés, Figure 26). Lesourd (2000), Lesourd *et al*. (2003) et Garnaud (2003) précisent en effet que l'envasement de l'embouchure est conditionnée par la crue (durée et intensité) et la quantité de matériel fin intra-estuarien remobilisable. La couverture sédimentaire reste toutefois très hétérogène et la régionalisation révèle que **l'embouchure est caractérisée par une juxtaposition de zones de superficie restreinte au fonctionnement sédimentaire distinct** (Janson, 2007). Cette forte hétérogénéité peut être une des explications (les vecteurs d'introduction étant multiples) de l'implantation récente (2002) et paradoxale d'espèces caractérisant un envasement, telle l'annélide polychète *Melinna palmata* (**Dauvin *et al.*, 2007b**)[15]

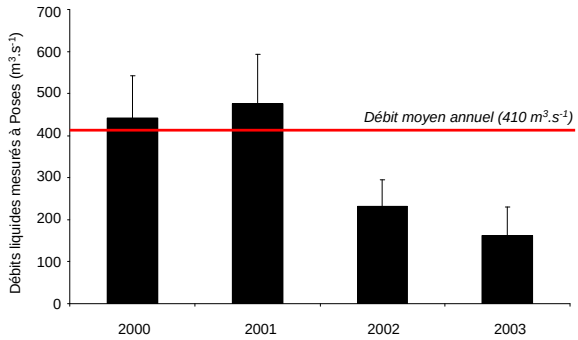


Figure 26 : Débits liquides moyens calculés pour la période juin-septembre, de 2000 à 2003 (Janson, 2007).

Richesse spécifique, abondance et biomasse se distribuent selon un gradient amont-aval, moyennant une hétérogénéité non négligeable à l'origine de valeurs très différentes en stations géographiquement proches. En dépit de la répartition hétérogène de la macrofaune benthique, son organisation reste, quelle que soit l'année considérée, structurée autour de trois assemblages :

1. le faciès type de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba – Lagis koreni* [situé au large et dont les valeurs de biomasse peuvent être jusqu'à dix fois plus élevées que dans d'autres secteurs de la Manche ou de la mer du Nord (Dauvin *et al.* (2002)] ;

2. le faciès des sables fins à *Donax vittatus*, localisé sur les bancs sableux au débouché de la Seine ;

3. le faciès des sables fins plus ou moins envasés à *Cerastoderma edule – Macoma balthica*, assurant une transition progressive avec les vases estuariennes à *Macoma balthica* localisées plus en amont (**Dauvin & Desroy, 2005**)[14].

Malgré la pérennité de ces unités biosédimentaires déjà mise en évidence par Thiébaut *et al.* (1997), la régionalisation isole globalement deux groupes de stations dont la macrofaune a évolué distinctement au cours du temps (Figure 25). Leur organisation spatiale n'obéit pas à un gradient amont-aval, mais reflète au contraire une imbrication des

[15] Dauvin J.C., Ruellet T., Thiébaut E., Gentil F., **Desroy N.**, Janson A.L., Duhamel S., Jourde J. & Simon S., 2007b. The presence of *Melinna palmata* (Annelida : Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca : Bivalvia) related to sedimentary changes in the bay of Seine (English Channel, France). *Cahiers de Biologie Marine* 48: 391-401.

assemblages entre eux. De par leur évolution pluri-annuelle, ces assemblages ne respectent pas, à la période considérée, le cloisonnement physique de l'estuaire en trois entités (fosse nord, fosse sud et large) décrit par **Dauvin & Desroy (2005)**[14]. Les modifications observées suite au début des travaux d'aménagement « Port 2000 » restent néanmoins du **même ordre de grandeur** que celles liées à la variabilité naturelle existant à l'embouchure de la Seine (**Dauvin *et al.*, 2006**)[16].

Les régionalisations appliquées indépendamment aux paramètres sédimentaires et faunistiques soulignent leur évolution discordante. L'asynchronisme entre couverture sédimentaire et structuration des assemblages benthiques observé à l'embouchure de la Seine vient conforter les résultats obtenus par Seiderer & Newell (1999) le long de la côte est de l'Angleterre ou de Carvalho *et al.* (2005) dans la lagune d'Obidos au Portugal indiquant que la granulométrie n'explique qu'une part mineure de la structuration des communautés benthiques.

3.2.1.β. Echelle annuelle

Afin de caractériser la variabilité saisonnière de la distribution des communautés benthiques, trois campagnes ont été réalisées en mars, mai et septembre 2002, la campagne programmée en décembre 2002 ayant été annulée pour des raisons météorologiques. Un réseau de 23 stations, négligeant délibérément la fosse nord afin de ne considérer que les variations « naturelles » induites par les fluctuations des débits fluviaux, a été prospecté (Figures 27 et 28). La macrofaune a été récoltée à l'aide d'une benne Hamon (0,25m²), à raison de deux réplicats par station tamisés sur une toile d'ouverture circulaire de 2 mm. Un prélèvement supplémentaire a été réalisé pour les analyses sédimentaires (granulométrie et teneur en matière organique).

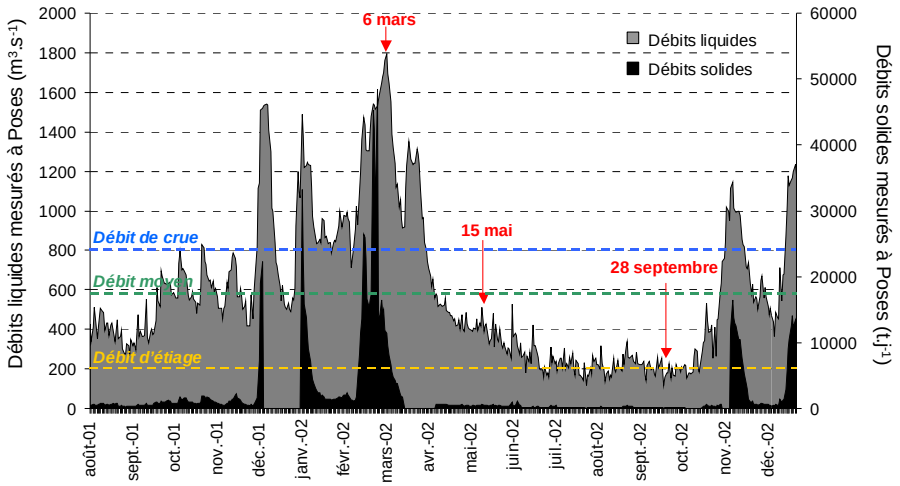


Figure 27 : Historique des débits liquides ($m^3.s^{-1}$ en gris) et solides ($t.j^{-1}$, en noir) mesurés au barrage de Poses du mois d'août 2001 à décembre 2002 (Janson, 2007).

Les analyses granulométriques soulignent, quelle que soit la saison considérée, le clivage entre la partie marine de l'estuaire (caractérisée par des faciès sableux propres ou légèrement envasés pérennes) et les fosses (caractérisées par la prédominance des particules fines). L'absence de dépôts pélitiques sur les fonds du large peut s'expliquer par :

[16] Dauvin J.C., **Desroy N.**, Janson A.L., Vallet C. & Duhamel S. 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.

1. la durée relativement courte de la crue et l'expulsion limitée du bouchon vaseux (Garnaud *et al.*, 2002) ;

2. la moindre quantité de matériel sédimentaire stocké dans l'estuaire amont, suite à l'absence en 2001 d'un étiage suffisamment long permettant de reconstituer un stock sédimentaire suffisant.

D'un point de vue sédimentaire, les fosses présentent une juxtaposition de secteurs dont les caractéristiques évoluent de façon asynchrone. *A contrario*, les stations situées au large évoluent de façon similaire.

Les analyses multivariées isolent trois assemblages faunistiques à chacune des saisons, mais contrairement à la situation mise en évidence lors du suivi pluri-annuel, seul le faciès type de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba – Lagis koreni* (localisé au large) est pérenne. Les deux autres assemblages se rattachent, selon la saison considérée, à la communauté des vases estuariennes à *Macoma balthica* ou à un faciès sableux ou appauvri de la communauté à *Abra alba – Lagis koreni*. Les méthodes de régionalisation appliquées indépendamment aux données sédimentaires et biologiques reflètent une évolution saisonnière totalement asynchrone de ces deux descripteurs.

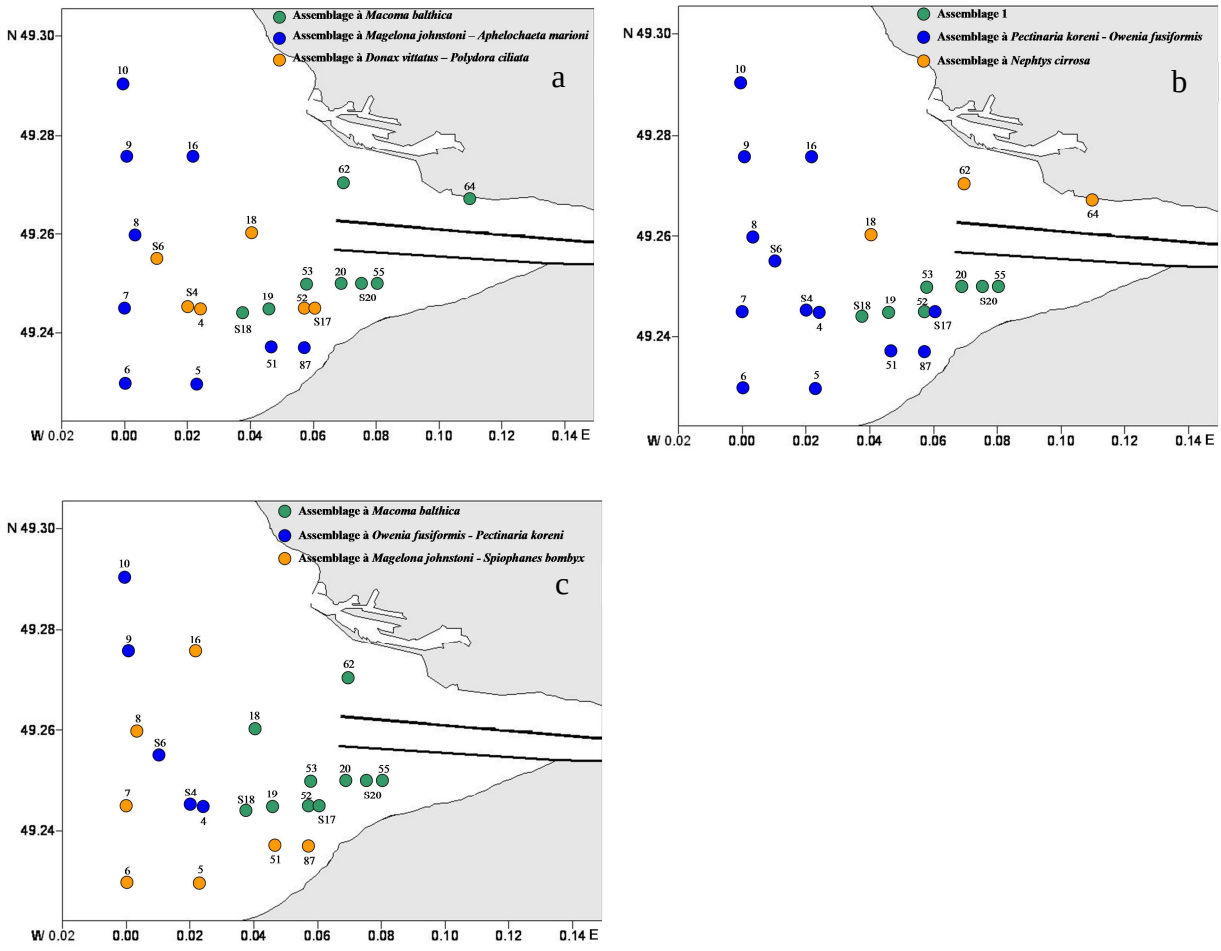


Figure 28 : Localisation des stations échantillonnées en mars (a), mai (b) et septembre (c) 2002 et localisation des assemblages macrobenthiques (Janson, 2007).

La structuration de la macrofaune à l'embouchure présente des fluctuations saisonnières remarquables : la distribution hivernale des assemblages en ceintures (plus ou moins imbriquées en fosse sud) est remplacée au printemps par une répartition cohérente avec la compartimentation physique de l'estuaire (fosses nord et sud, zone externe, Figure 28).

Enfin, leur agencement estival est l'amorce d'un retour vers l'organisation hivernale en ceintures. Ce dernier schéma a déjà été observé par Nonnis Marzano *et al.* (2003) dans la lagune de Lesina. Les changements saisonniers sont prévisibles, en raison des cycles hydrologiques répétitifs. Ceux-ci conditionneraient la réponse de la macrofaune dont les assemblages qu'elles constituent s'éloigneraient de leur point d'équilibre en réponse à la variabilité de la nature sédimentaire, avant d'y retourner après la perturbation [selon un phénomène de « stabilité cyclique » tel que développé par Le Loc'h (2004)]. La dynamique plus variable des particules fines au débouché immédiat de la Seine, qui semble défavorable aux organismes benthiques, correspond à ce qu'Ysebaert *et al*. (2005) ont défini comme un degré supérieur de stress. Plus au large, les assemblages évoluent distinctement de ceux des fosses mais aussi de façon synchrones entre eux, probablement en réponse aux moindres apports estuariens dans ce secteur. Ces observations s'accordent avec celles de Nonnis Marzano *et al*., (2003) faites dans la lagune de Lesina où les assemblages macrobenthiques les mieux structurés sont localisés dans la partie centrale, où les conditions hydrologiques sont les plus stables.

3.2.1.χ. Echelle semi-hebdomadaire à trimestrielle

Afin de juger finement du rôle de l'hydrologie (nécessairement couplée aux influences anthropiques), cinq stations ceinturant l'embouchure de la Seine ont été échantillonnées durant une année hydrologique (*i.e.* d'une crue à la suivante, Figure 29 a et b). Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'une benne Van Veen (0,1 m², cinq réplicats pour l'étude de la faune et un pour l'analyse du sédiment, tamisage sur maille circulaire de 1 mm) et d'un carottier Reineck [étude des lithofaciès à partir de deux sous-carottes (collaboration S. Lesourd, Université du littoral-côte d'Opale)].

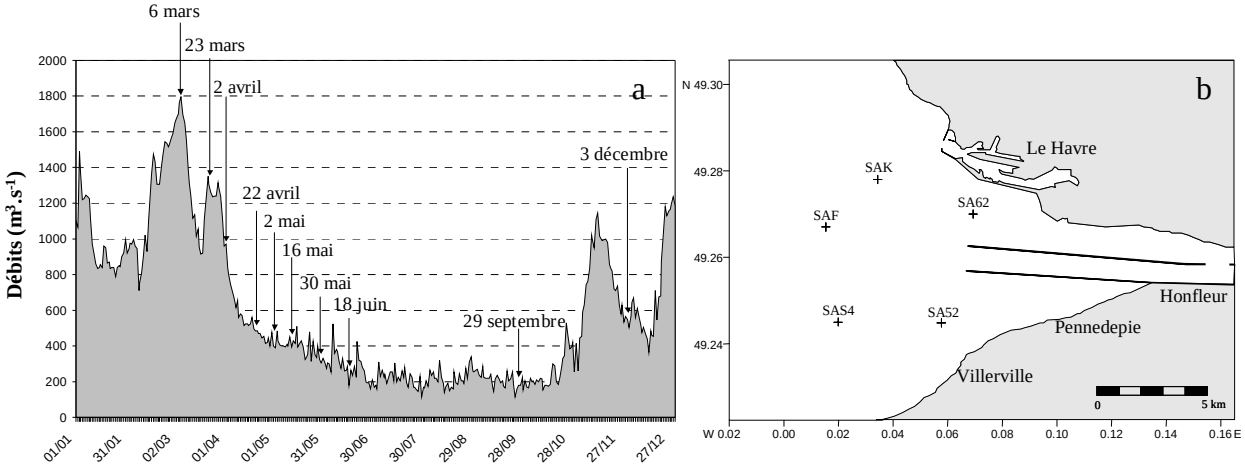


Figure 29 : Evolution des débits de la Seine ($m^3.s^{-1}$) mesurés au barrage de Poses et dates correspondant aux échantillonnages effectués au cours de l'année 2002 (a) et localisation des stations échantillonnées (b, Janson, 2007).

L'étude des lithofaciès met en évidence des environnements sédimentaires évoluant perpétuellement et de façon asynchrone, vraisemblablement en réponse au cloisonnement de l'estuaire. Un exemple flagrant d'instabilité sédimentaire est observé à la station 62, située en fosse nord [Figure 30 (**Desroy *et al.*, 2007**)[17]].

[17] **Desroy N.**, Janson A.L., Denis L., Charrier G., Lesourd S. & Dauvin J.C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588: 173-188.

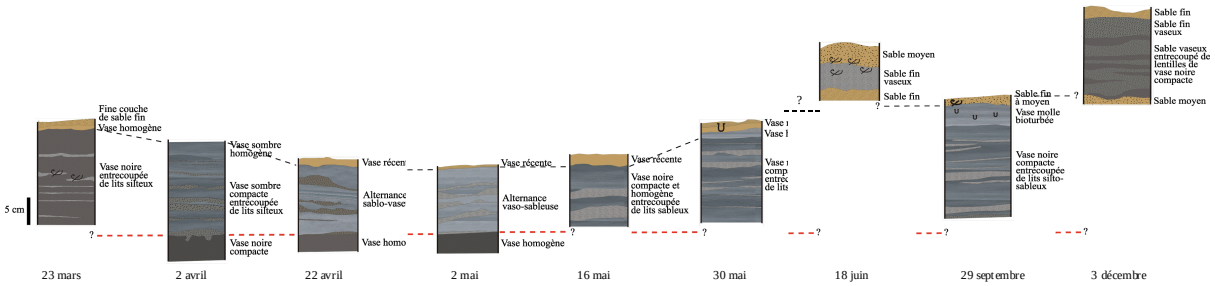


Figure 30 : Evolution des faciès sédimentaires à la station SA62, du 23 mars au 3 décembre 2002 (**Desroy *et al.*, 2007**)[17].

Entre les 30 mai et 18 juin, les vases ont été remplacées par des sables fins et moyens très peu envasés et la composition faunistique de l'assemblage a été modifiée de façon drastique. Si l'on ne peut négliger un déterminisme d'origine anthropique tel un dragage d'entretien, le fait que le nombre d'espèces et les densités aient sensiblement augmenté et, qu'en parallèle les indices de diversité et de régularité ainsi que les courbes abondance-biomasse soient restés stables, suggère d'avantage un transport et une sédimentation simultanée des particules sableuses et de sa macrofaune. La remise en suspension et la dérive par les courants de flot est en effet possible depuis les bancs sableux adjacents. Si les phénomènes de remise en suspension/dépôt de recrues sous contraintes hydrodynamiques fortes sont bien décrits, notamment en baie de Seine (**Olivier *et al.*, 1996**, **Desroy *et al.*, 1997**)[18,19], les charriages d'individus adultes restent méconnus. Quelques observations de transport d'individus adultes sur une distance de plusieurs kilomètres suite à des phénomènes d'arrachement ont toutefois été notées par Ropert & Dauvin (2000) en baie des Veys et Armonies (2000) en mer du Nord.

D'un point de vue biologique, deux périodes s'individualisent sur ce site, l'une de mars (probablement janvier) à mai, durant laquelle la dynamique de la faune est sous influence de dépôts de sédiments fins (et des phénomènes de compaction associés) et l'autre, de juin à décembre, durant laquelle elle dépend des dépôts sableux (Figure 31). La faune en place évolue en conséquence, depuis des espèces caractéristiques de la communauté à *Abra alba – Lagis koreni* (tels le mollusque *Kurtiella bidentata* et l'annélide *Lagis koreni*) vers des espèces affines des sables fins à moyens propres [tels le mollusque *Donax vittatus* et les annélides *Nephtys cirrosa* et *Spio decoratus* (**Desroy *et al.*, 2007**)[17]].

[18] Olivier F., **Desroy N.** & Retière C., 1996. Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida : Polychaeta) post-larval populations : results of flume experiments. *Journal of Sea Research* 36(3/4): 217-226.

[19] **Desroy N.**, Olivier F. & Retière C., 1997. Effects of individual behaviours, inter-individual interactions of *Pectinaria koreni* and *Owenia fusiformis* (Annelida Polychaeta) and hydrodynamism on *Pectinaria koreni* recruitment. *Bulletin of Marine Science* 60(2): 547-558.

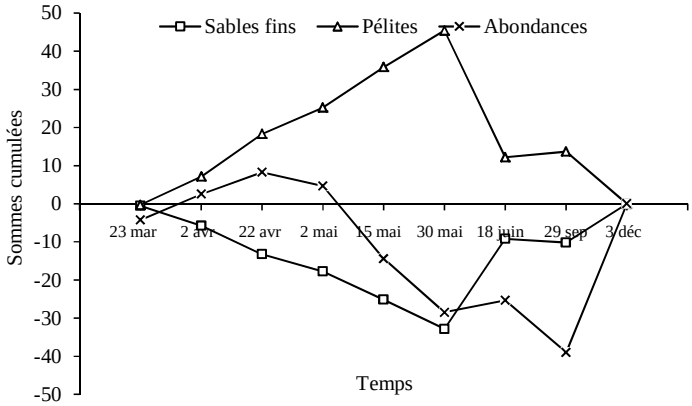


Figure 31 : Sommes cumulées des teneurs en sables fins, pélites et abondances à la station 62.

Plus généralement, richesse spécifique, abondance ou structuration des assemblages montrent des variations prononcées d'une date à l'autre, quelle que soit la station considérée. Il s'avère donc difficile de dégager une règle générale à l'embouchure de la Seine puisqu'aucune relation ne se dessine entre l'amplitude de la fluctuation des paramètres faunistiques, l'intensité/la nature de l'évènement sédimentaire et les paramètres hydrologiques (pic de crue, pic d'étiage, débit moyen ou instantané). Malgré l'absence de corrélation significative, **les épisodes de charriage et dépôts sont certainement un facteur de premier ordre responsable de la structuration des communautés benthiques**. Les effets du vent et de la houle, non pris en compte dans cette étude, pourraient également être majeurs et ceci d'autant plus si l'on considère qu'entre 200 000 et 400 000 tonnes de sédiments sont redistribués dans l'estuaire à l'occasion d'une forte tempête. Il est remarquable de constater qu'en dépit de cette forte variabilité à petite échelle de temps et d'espace, la communauté à *Abra alba* reste stable comparée à d'autres secteurs situés en Manche (baies des Veys et de Morlaix) ou en mer du Nord (Gravelines) caractérisés par des fluctuations beaucoup plus marquées (Dauvin *et al.*, 2002).

Ces résultats, en accord avec ceux de McCarthy *et al.* (2000) acquis sur le littoral hawaïen, montrent que **chaque station suit finalement sa propre trajectoire** et mettent en avant la nécessité de décloisonner l'embouchure de la Seine et de rétablir les échanges dans ce secteur. Cette orientation est d'ailleurs l'une des priorités du plan de gestion globale de l'estuaire de la Seine. Le couplage de l'ensemble des résultats acquis avec ceux issus des campagnes PECTOW (échantillonnage d'environ 80 stations tous les cinq ans (1991-1997-2001-2006-2011) et COLMATAGE, réalisées en automne 2008, 2009 et 2010 (auxquelles j'ai participé), devrait contribuer à mieux comprendre la dynamique complexe des communautés benthiques à l'embouchure et expliquer les mécanismes responsables de la « stabilité cyclique » assurant le ré-équilibrage régulier des assemblages. Cette démarche, dont la finalité est de définir une réelle stratégie d'observation sur le long-terme, se doit d'intégrer les deux autres grands fleuves que sont la Loire et la Gironde afin de définir les effets du changement climatique sur la biodiversité et sa dynamique au sein des écosystèmes estuariens, en y intégrant l'empreinte anthropique qui ne cesse de s'accroître.

PECTOW : Campagnes de prélèvements récurrentes du nom de deux espèces caractéristiques de la baie de Seine orientale : *PECTinaria* (actuellement *Lagis*) *koreni* et *OWenia fusiformis*.

COLMATAGE (action du programme Seine-Aval) : Couplages bio-morpho-sédimentaires et dynamique à long terme des habitats et peuplements benthiques et ichtyologiques en Seine aval.

3.2.2. Effet de l'instabilité sédimentaire

Plusieurs études font état de l'adaptation et de la résistance des organismes benthiques aux mouvements sédimentaires (dépôt ou érosion). Bock & Miller (1995) ont ainsi montré que la faune benthique est, dans une certaine mesure, capable de survivre aux mouvements sédimentaires induits par des violentes tempêtes. De façon surprenante, de nombreuses espèces se révèlent résistantes non seulement à des phases d'érosion du sédiment associées à de fortes houles (Miller *et al.*, 1992 ; Hall, 1994), mais aussi à des phases de dépôts pouvant atteindre jusqu'à 30 cm d'épaisseur (Maurer & Aprill, 1979). Attribuée à leur capacité de déplacement, cette résistance leur permet de se maintenir à l'interface eau-sédiment, au moyen de migrations verticales. Afin de juger de l'influence de dépôts sédimentaires de caractéristiques variées sur la survie des benthontes, j'ai développé une étude expérimentale au laboratoire (collaboration L. Denis, Université des sciences et technologies de Lille). Ces expérimentations en mésocosmes ont été conduites à différentes périodes (mois de mars et de juin) sur des assemblages issus des faciès type et appauvri par la dessalure de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba – Lagis koreni* (Figure 32).

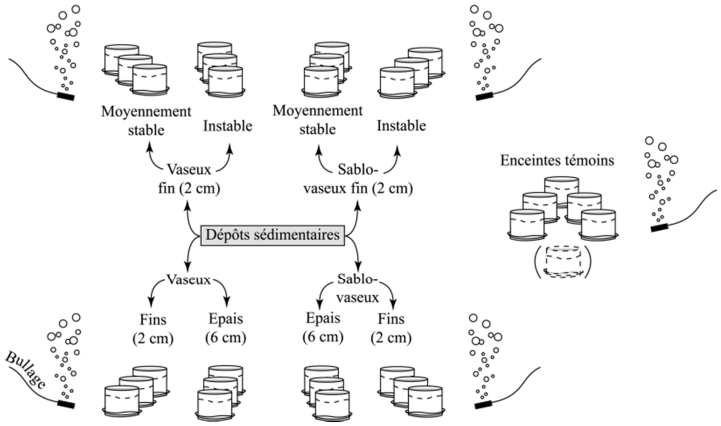


Figure 32 : Protocole expérimental visant à juger de l'influence de la nature des dépôts sédimentaires (vases *vs* sables fins vaseux), de leur épaisseur (2 cm *vs* 6 cm) et de leur stabilité (2 cm stable (pas d'agitation), moyennement stable (une agitation d'une minute par semaine) ou instable [une agitation d'une minute toutes les 12 h (Janson, 2007)] sur la survie des benthontes. Durée : sept jours.

Les résultats mettent en évidence une influence significative des dépôts sédimentaires ($p<0,05$), quelle que soit leur nature (sablo-vaseuse ou vaseuse), leur épaisseur ou leur degré de stabilité sur l'abondance (réduite jusqu'à 65%) et, dans une moindre mesure, sur le nombre d'espèces de la macrofaune au sortir de l'hiver (Figure 33 : effet d'une sédimentation vaseuse). De façon inattendue, la macrofaune, lors de la période printano-estivale n'est pas affectée par les dépôts sédimentaires. Ces réponses, qui confirment les conclusions d'Essink (1999) et Powilleit *et al*. (2006), mettent en évidence que la température est un facteur décisif dans la tolérance de la macrofaune à l'ensevelissement.

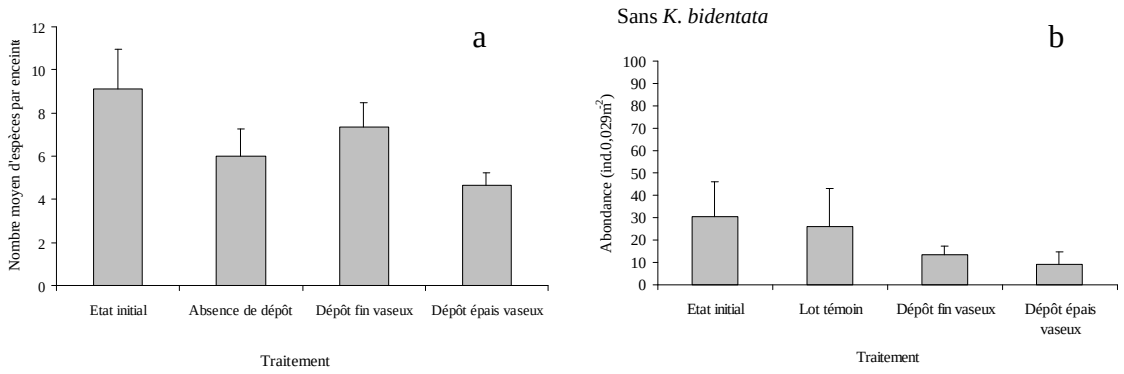


Figure 33 : Effet de dépôts sédimentaires fins (2 cm) et épais (6 cm) de vase (durée : 7 jours) sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (a) et de l'abondance [*Kurtiella bidentata* exclue, (b)] dans les enceintes expérimentales au sein de la communauté à *A. alba-L. koreni* en mars.

Instabilité et épaisseur des dépôts n'ont, pour leur part, aucune influence, ce qui s'oppose aux résultats de Norkko *et al*. (2002) montrant une réduction de la richesse spécifique et des abondances d'autant plus élevée que le dépôt est épais. Des expériences complémentaires menées pendant 20 jours ont montré que les recrues supportent le dépôt d'une couche de sédiment stable d'une épaisseur allant jusqu'à 6 cm sans pour autant souffrir d'asphyxie.

L'ensemble de ces résultats vont à l'encontre de ceux de Tettelbach *et al*. (1998) qui estiment que, compte tenu du fait que les tempêtes les plus violentes surviennent en hiver, les populations sont plus tolérantes aux processus de sédimentation durant leur état hivernal. Ils s'opposent également aux hypothèses de Miller *et al*. (1992) qui suggèrent, sans en apporter de démonstration, que le dépôt d'une couche de 10 cm de sédiment peut avoir un impact important sur la survie des plus jeunes stades benthiques. Il est toutefois envisageable que les évènements subis par les individus au cours de leur existence influencent directement leur capacité à réagir face à des contraintes environnementales fortes et leur confère un niveau de tolérance supérieur (Drew *et al*., 2001). Dernie *et al*. (2003) ont d'ailleurs suggéré que les communautés régulièrement soumises à des perturbations physiques se rétablissent rapidement. D'autres travaux avancent aussi l'hypothèse d'une résistance de la macrofaune et de son aptitude à tolérer les ensevelissements lorsque les évènements sédimentaires sont fréquents (Miller *et al.*, 2002 ; Powilleit *et al.*, 2006). Une **co-évolution** entre les espèces et leur habitat n'est donc pas à exclure dans un estuaire au fonctionnement perturbé comme celui de la Seine.

3.2.3. Contribution de la macrofaune aux processus biogéochimiques

La réduction actuelle de la biodiversité a suscité le besoin de comprendre comment la diversité biologique contribue au fonctionnement des écosystèmes. Initiée au milieu des années 1990 en milieu terrestre (Naeem *et al.*, 1994 ; Tilman & Downing, 1994), l'étude du rôle fonctionnel de la biodiversité s'est étendue progressivement au milieu marin. Une des multiples façons d'aborder cette question fut d'étudier les relations existant entre la macrofaune et les processus géochimiques. Par ses activités, cette dernière est en effet capable de modifier les propriétés du sédiment (*i.e.* perméabilité, teneur en eau), de convoyer la matière organique, de contrôler les échanges d'éléments particulaires et dissous à l'interface eau-sédiment et par la même, de jouer un rôle capital en terme de minéralisation et de stockage/redistribution de la matière organique (Meysman *et al.*, 2005). Les études réalisées en la matière ont toujours été conduites en mésocosmes et à partir d'un nombre réduit d'espèces, souvent combinées artificiellement (Naeem *et al.*, 1994). Beaucoup d'entre elles ont montré logiquement que la présence de la macrofaune augmente significativement la demande en oxygène du sédiment (Michaud *et al*., 2005 ; Norling *et al*., 2007) ainsi que les

flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment (Marinelli & Williams, 2003). Toutefois, ces relations sont complexes : des assemblages constitués de plusieurs espèces peuvent avoir une demande en oxygène moins importante que la somme des valeurs de chacune des espèces prises indépendamment (Waldbusser *et al.*, 2004 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005). Afin de préciser la relation existant entre biodiversité benthique et flux d'oxygène, j'ai développé, en collaboration avec L. Denis et dans le cadre de la thèse d'A.L. Janson, une approche expérimentale au laboratoire à partir d'assemblages benthiques appartenant à la communauté à *Abra alba-Lagis koreni*. L'échantillonnage a été réalisé autour de l'embouchure de la Seine, à deux périodes différentes [février 2004 (neuf stations) et septembre 2004 (huit stations)] afin de considérer l'influence saisonnière (**Janson *et al.*, 2012**) [20]. La mesure des échanges de substances dissoutes entre l'eau surnageante et le sédiment abritant la macrofaune a été réalisée en utilisant la méthode d'incubations de carottes [voir Denis *et al.*, (2001) et **Janson *et al.* (2012)**[20] pour la description détaillée]. Elle permet de calculer :

1. les flux totaux (TOU – Total Oxygen Uptake), qui reflètent l'ensemble des processus liés à la fois à la minéralisation de la matière organiqueet à l'activité biologique (soit la somme des flux diffusifs et d'irrigation [Glud *et al.*, 1994)]. Ceux-ci ont été déduits par comparaison entre les différences de concentrations mesurés dans l'eau surnagante des carottes en incubation et les poches d'eau de fond témoins.

2. les flux diffusifs (DOU – Diffusive Oxygen Uptake), liés aux gradients de concentration de l'oxygène dans les sédiments superficiels. Ils ont été quantifiés à partir de profils réalisées avec des micro-electrodes à oxygène [voir Berg *et al.* (1998) pour le détail].

3. les flux d'irrigations (FOU – Fauna-mediated Oxygen Uptake), liés à la présence et l'activité d'organismes. Il semble que l'influence de la macrofaune sur la demande en oxygène du sédiment soit plutôt déterminée par ses activités de bioturbation et de bio-irrigation que de respiration (Nizzoli *et al.*, 2007 ; Braeckman *et al.*, 2010). Etant bien conscients que ce postulat n'est pas exact, l'effet de la présence de la macrofaune a été estimé comme étant la différence entre les flux totaux et diffusifs (Wenzhöder & Glud, 2004). Les flux d'irrigation ne sont en effet qu'une estimation un peu grossière et non une quantification exacte des processus géochimiques associés à la macrofaune. Ces valeurs de flux d'irrigation ont été interprétées à la lumière des paramètres d'état de la macrofaune (richesse spécifique, abondance et biomasse) mais aussi de ses caractéristiques fonctionnelles (guilde trophique et type de bioturbation).

Les flux totaux moyens varient en février et septembre, de 172 à 1200 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ et de 293 à 1542 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ respectivement, sans répondre à aucun gradient spatial. Contrairement à ce qui est généralement décrit dans la littérature, le lien entre teneur en matière organique du sédiment, température de l'eau de fond et demande benthique en oxygène n'apparaît pas clairement. En revanche, cette dernière est fortement influencée par les activités biologiques, les flux d'irrigations moyens contribuant à 89% des flux totaux moyens, à chacune des saisons considérées. Cette valeur est comparable à celle de 77±8% obtenue par Tous-Rius (2012) sur la communauté des sables fins à *Abra alba* présente en baie de Seine et à Gravelines. Bien que la relation entre flux d'irrigation et paramètres d'états moyens de la macrofaune soit teintée d'une forte variabilité (Figure 34a, b et c), des corrélations de Spearman positives et significatives existent avec la richesse spécifique ($r=0,840$ – $p=0,0003$), l'abondance ($r=0,758$ – $p=0,0027$), la biomasse ($r=0,885$ – $p=0,001$) et quelques-uns des groupes trophiques et de bioturbation.

[20] Janson A.L., Denis L., Rauch M. & **Desroy N.**, 2012. Macrobenthic biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: example of the Seine estuary. *Journal of Soils and Sediments* 12:1568-1580.

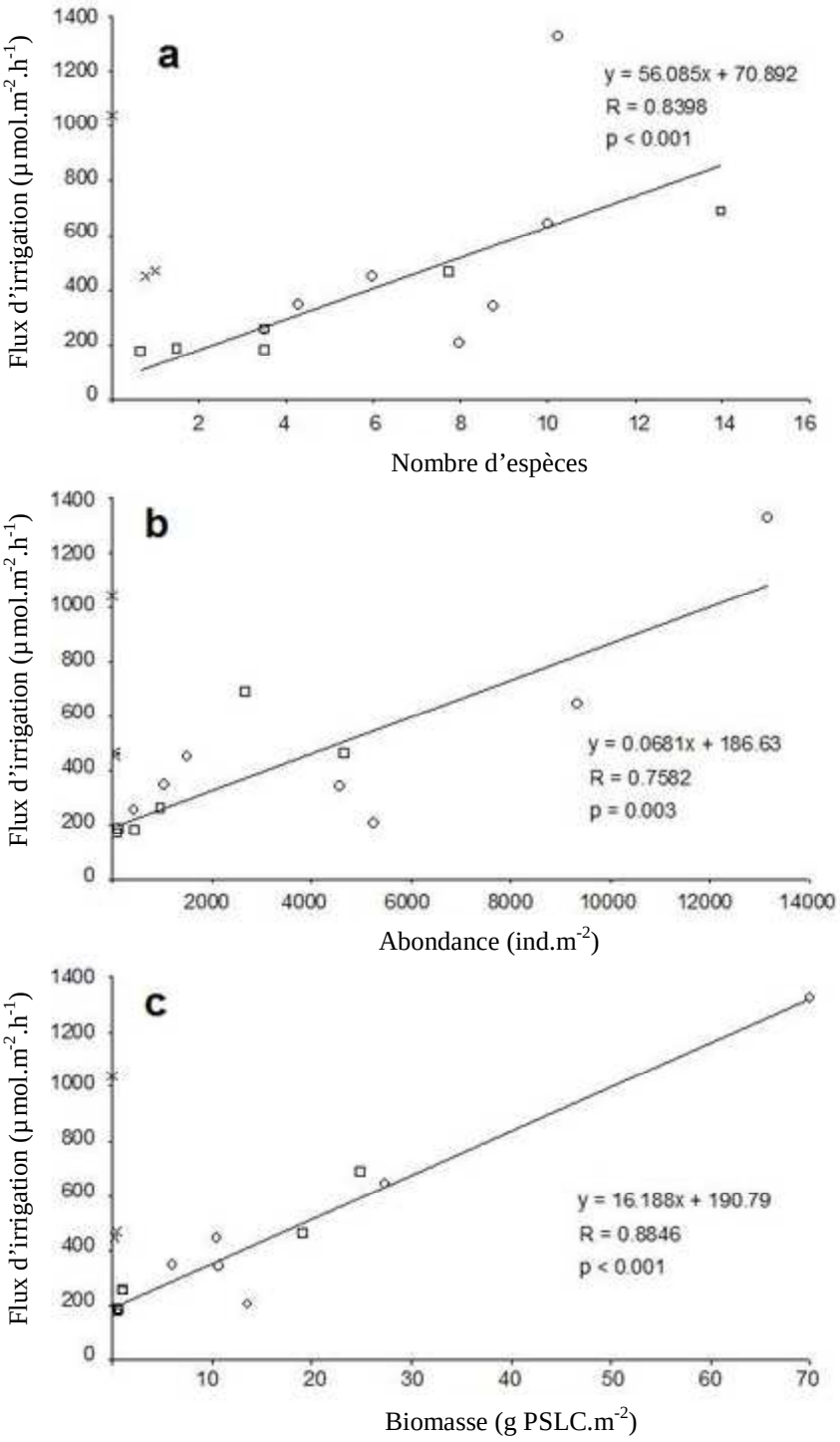


Figure 34 : Relation entre flux d'irrigations et nombre d'espèces moyen (a), abondances moyennes (b) et biomasses moyennes (c) mesurés en février (carré) et en septembre (cercle). Les croix représentent les données exclues des calculs de corrélation.

Plusieurs des corrélations obtenues tantôt s'accordent, tantôt s'opposent avec les résultats issus de la littérature. Dans le détail, ces corrélations sont toutefois loin d'être parfaites. Elles ont notamment nécessité d'exclure deux stations (proches des zones de navigation et soumises à des dragages récurrents) caractérisées par des valeurs de flux d'irrigations très élevées alors que la macrofaune est très peu abondante à l'une des stations et totalement absente à l'autre. Il est probable que dans de tels environnements hétérogènes, les processus de minéralisation ne se déroulent qu'en quelques « points chauds » et que des mesures (même répliquées) réalisées avec un système de microélectrodes soient faussées car

ne permettant pas de rendre compte de la forte hétérogénéité spatiale des flux diffusifs. La participation d'autres compartiments biologiques aux processus de minéralisation, tels que ceux des bactéries et de la méiofaune, pourrait également expliquer la difficulté à dégager une relation claire.

Ces résultats montrent la difficulté de passer d'approches expérimentales basiques s'appuyant sur l'association de quelques espèces, à une approche intégrant à l'ensemble des espèces d'une communauté. Dans le cadre de cette étude, il s'est avéré impossible d'étudier l'influence de chaque groupe fonctionnel, aucune carotte ne contenant un assemblage d'espèce identique. Même si l'utilisation de la richesse spécifique comme indicateur de diversité ne peut être suffisant pour résumer le fonctionnement d'un écosystème (Giller *et al.*, 2004), les corrélations positives entre flux d'irrigation et richesse spécifique (sous réserve d'exclusion de stations au fonctionnement « atypique ») tendent à supporter l'hypothèse de diversité-stabilité développée par Mc Arthur (1955). Cette hypothèse stipule que l'efficacité d'un système et sa stabilité augmentent linéairement avec le nombre d'espèces. A l'instar de la variété de réponses issue de la littérature ou des travaux récents de Tous-Rius (2012), **l'établissement d'une loi unique de fonctionnement reste complexe** en raison d'une certaine irrégularité des relations entre les flux de substances dissoutes et les paramètres faunistiques. Ces relations vont en effet être modulées par les conditions de l'environnement et les caractéristiques intrinsèques des individus et des espèces macrobenthiques. Ainsi, des espèces appartenant à un même groupe fonctionnel peuvent agir différemment sur le fonctionnement du système selon leur répartition spatiale (François *et al.*, 1999 ; Michaud *et al.*, 2006) ou l'intensité et la périodicité de leur activité (Gilbert *et al.*, 2003 ; Welsh, 2003). En tout état de cause, la question du « si » et du « comment » la biodiversité du macrobenthos affecte le fonctionnement du compartiment benthique reste à développer plus précisément.

Chapitre II – La macrofaune benthique : un élément structurant du réseau trophique

Caractériser les communautés macrobenthiques (richesse, structure) ainsi qu'étudier leurs évolutions temporelles permettent d'apprécier leurs fonctionnalités biologiques au sein d'un écosystème, notamment en terme de chaîne trophique (Boero & Bonsdorff, 2007). Le macrobenthos y est un maillon indiscutable : puisant son énergie dans les maillons inférieurs, il est à son tour utilisé comme source par le (les) maillon(s) supérieur(s), le tout constituant le réseau trophique. La macrofaune benthique est une ressource importante notamment pour les poissons. De nombreuses baies et estuaires, secteurs très productifs, sont reconnus à ce titre comme favorables au séjour prolongé des juvéniles de nombreuses espèces. Ces sites privilégiés constituent autant de nourriceries côtières dont le fonctionnement est un maillon essentiel du renouvellement des stocks exploitables. Zone d'abri ou de refuge contre les prédateurs, ces secteurs sont propices à la nutrition grâce à la disponibilité en proies benthiques et chaque espèce de poisson y trouve des espèces proies préférentielles (Morin *et al.*, 1999). Le Pape *et al.* (2007) ont démontré que la description des nourriceries réalisée à partir de descripteurs physiques du milieu (bathymétrie, couverture sédimentaire et panaches fluviaux) pouvait être considérablement améliorée en intégrant la macrofaune benthique collectée lors des chalutages. Des travaux préliminaires couplant prélèvements de la macrofaune benthique et chalutages des juvéniles de soles dans l'estuaire de la Vilaine ont mis en avant la similitude entre les distributions des juvéniles de sole et des invertébrés benthiques, notamment les suspensivores (Nicolas *et al.*, 2007). Une étude a donc été conduite pour éclaircir la contribution de la macrofaune benthique au sein du réseau trophique sur les sites de la baie du Mont Saint-Michel et, secondairement, de l'estuaire de la Vilaine. Ce travail s'est inscrit dans un objectif plus large d'identification, quantification et analyse de la dynamique spatio-temporelle des sources de matières organiques incorporées dans le réseau trophique benthique des juvéniles de poissons plats. Il s'est appuyé sur l'analyse des contenus stomacaux des juvéniles de poissons plats, qui reflète la qualité et la quantité des proies ingérées lors de l'échantillonnage et l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, qui révèle, selon l'organe analysé, la fraction assimilée durant une période antérieure à l'échantillonnage de l'organisme (Winemiller *et al.*, 2007). La signature isotopique de l'azote ($\delta^{15}N$) a permis de distinguer les niveaux trophiques alors que celle du carbone ($\delta^{13}C$) a servi à identifier l'origine de la matière organique assimilée dans le réseau trophique estuarien, des invertébrés benthiques jusqu'aux juvéniles de soles.

L'attractivité des fonds n'est toutefois pas homogène sur l'intégralité d'une nourricerie et peut varier notamment en fonction de la disponibilité des proies benthiques et des abris (Katsanevakis *et al.*, 2009). La présence de certaines espèces benthiques dites structurantes de l'environnement est susceptible, en modifiant la structure de l'habitat et les caractéristiques des communautés benthiques, d'agir sur la répartition ou la densité des juvéniles de poissons plats et *de facto* sur la dynamique du réseau trophique. Afin de déterminer en quoi un changement de la structure de l'habitat peut modifier son attractivité, l'influence de deux espèces « ingénieures », l'annélide polychète *Lanice conchilega* et le mollusque gastéropode *Crepidula fornicata*, a été étudiée.

L'étude de l'influence de l'espèce tubicole *L. conchilega* s'est appuyée, pour sa part, sur une double approche, l'une de terrain en baie du Mont Saint-Michel et en mer des Wadden et l'autre, expérimentale en canal hydrodynamique, afin de prendre en compte le forçage hydrodynamique et compléter les observations de Rabaut *et al.* (2010) montrant une préférence des post-larves de plies pour les zones à *L. conchilega*. Cette démarche s'accorde,

de plus, avec celle prônée par Ryer *et al*. (2004), qui suggèrent d'intégrer la présence de structures benthiques épigées comme un paramètre à part entière lors de l'élaboration des modèles d'habitat pour les poissons plats.

L'effet de la prolifération de *C. fornicata* a été déterminé par une analyse comparative de l'extension des nourriceries de quatre espèces de poissons plats en baie du Mont Saint-Michel (sole, plie, barbue et flet) et des fonds à *C. fornicata* entre la fin des années 1970 et les années 2000 en baie du Mont Saint-Michel. Ces travaux font suite aux observations de Le Pape *et al*. (2004), qui attribuent les réductions de densités de juvéniles de soles au sein des nourriceries côtières du golfe de Gascogne à la présence de *C. fornicata*. Compte tenu des connaissances acquises en baie du Mont Saint-Michel dans le cadre Chantier soutenu par le Programme National d'Environnement Côtier, le rôle de cette espèce a pu être appréhendé au sein du réseau trophique global, grâce au modèle Ecopath développé par Christensen *et al.* (2000). Cet exercice, qui s'appuie sur la définition des caractéristiques physiologiques (production, consommation, mortalité…) des différentes espèces composant l'écosystème et regroupées au sein de compartiments de même fonction trophique, a permis de définir les groupes fonctionnels clés et leurs contributions aux principaux flux de matière au sein du réseau trophique.

1. Contribution de la macrofaune benthique à l'écologie trophique des juvéniles de poissons plats au sein des nourriceries estuariennes : cas de la baie du Mont Saint-Michel

1.1. Invertébrés benthiques consommés par la sole et la plie

La qualité d'une nourricerie est déterminée par divers paramètres et particulièrement la disponibilité des ressources trophiques liée à la densité des invertébrés benthiques, proies des juvéniles de poissons plats. Avec pour objectif final la possibilité d'estimer la fonctionnalité des nourriceries à partir d'indicateurs basés sur les communautés benthiques, le régime alimentaire des deux espèces de poissons plats les plus abondantes en baie du Mont-Saint-Michel (la sole *Solea solea* et la plie *Pleuronectes platessa*) a été décrit et les interactions trophiques inter et intra-spécifiques au sein de la nourricerie, analysées (**Kostecki *et al.*, 2012**)[21]. De façon complémentaire, une éventuelle correspondance spatiale entre les distributions des invertébrés benthiques et des juvéniles de poissons plats a été recherchée. Cette étude a été réalisée dans le cadre de l'Action Thématique NOCES (NOurriCeries Estuariennes pilotée par O. Le Pape d'Agrocampus Ouest) et de la thèse de C. Kostecki (co-encadrement O. Le Pape et N. Desroy).

Les prélèvements de juvéniles de poissons plats ont été réalisés en août 2008 en 42 stations, à l'aide d'un chalut à perche équipé d'une poche terminale avec une maille étirée de 10 mm (voir Figure 35a pour la localisation des traits). Un total de 40, 14 et 15 taxa ont été collectés respectivement dans les estomacs des plies G0, des soles G0 et des soles G1. L'analyse des contenus stomacaux révèle logiquement des différences de régimes alimentaires entre les espèces de poissons plats et les cohortes (G0 et G1) et atteste, à l'instar des observations de Beyst *et al.* (1999) et Amara *et al*. (2001) effectuées dans d'autres nourriceries d'Europe, l'absence de compétition trophique. Compte tenu de leur diamètre de bouche plus large, les juvéniles G0 de plies s'alimentent principalement sur les bivalves (*Abra alba* et siphons de *Cerastoderma edule*) et les cumacés (principalement *Pseudocuma longicorne* et *Cumopsis goodsir*). Pour leur part, les juvéniles G0 de soles s'alimentent essentiellement sur des amphipodes (dont *Microprotopus maculatus*) et des cumacés (principalement *Pseudocuma longicorne*) alors que les individus G1 ingèrent essentiellement

[21] Kostecki C., Roussel J.M., **Desroy N.**, Roussel G., Lanshere J., Le Bris H. & Le Pape O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: disentangling the influence of primary production and freshwater organic matter subsidies. *Marine Ecology Progress Series* 449: 221-232.

des bivalves (*Abra alba*) et des polychètes (*Arenicola marina* et *Nephtys* spp.). Ces différences peuvent s'expliquer par les stratégies alimentaires différentes mises en œuvre par la plie qui est un prédateur diurne chassant à vue des proies peu mobiles et la sole qui est un prédateur nocturne s'attaquant à des proies très peu mobiles. En termes de guildes trophiques, les soles du groupe 0 ont principalement consommé des invertébrés nécrophages déposivores/détritivores. Pour leur part, les soles du groupe 1 et les plies du groupe 0 se sont majoritairement alimentées sur les invertébrés déposivores/détrivores.

1.2. Relations spatiales entre invertébrés benthiques et juvéniles de poissons plats

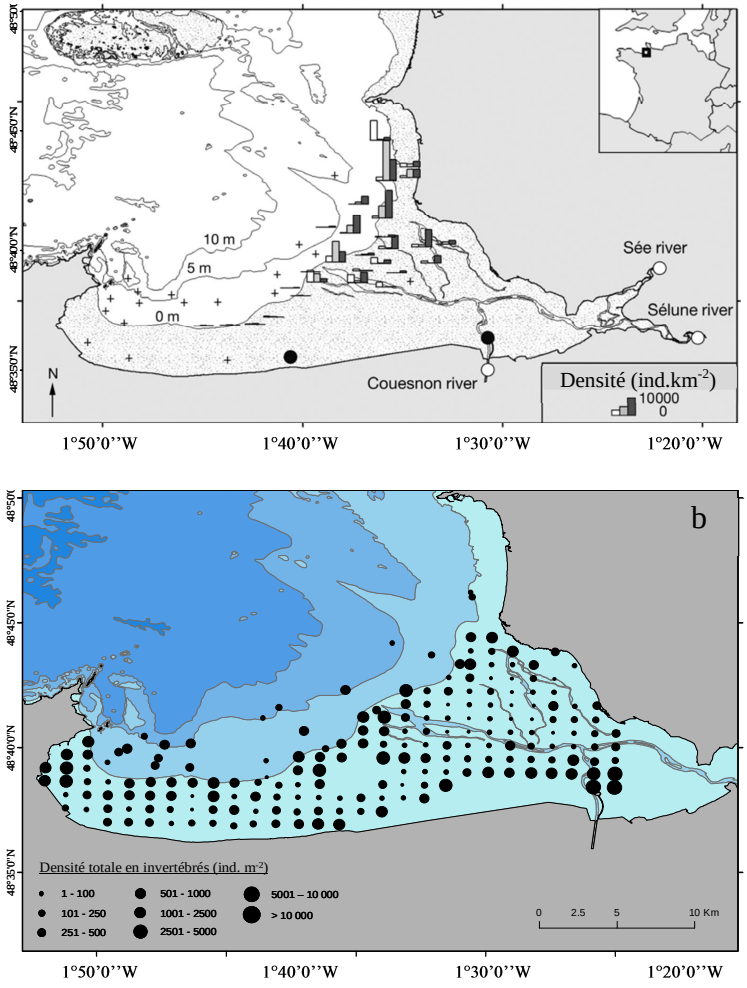


Figure 35 : a- Positions moyennes des traits de chalut pour l'échantillonnage des juvéniles de soles (août 2008) et densités de plies de groupe 0 (rectangles blancs), de soles de groupe 0 (rectangles gris clair) et de soles de groupe 1 (rectangles gris foncé). b- Densité totale des invertébrés benthiques [ind.m^{-2}, échantillonnage avril 2003 et 2004, données Trigui (2009)].

L'échantillonnage des juvéniles de poissons plats, réalisé en août 2008, a mis en évidence **une localisation des juvéniles de soles et de plies exclusivement dans la moitié est de la baie** (Figure 35a). Les juvéniles sont particulièrement présents à hauteur de l'isobathe 0 m. Les données benthiques utilisées furent celles collectées durant le chantier PNEC en avril 2003 et 2004. Un total de 196 stations avait alors été échantillonné en domaine intertidal et subtidal proche, à l'aide d'un carottier à main et d'une benne Smith Mc-Intyre [tamisage sur toile de vide de maille circulaire de 1 mm - voir Trigui (2009) pour le détail] Cet échantillonnage exhaustif met en évidence une répartition des invertébrés très hétérogène (Figure 35b)]. Les noyaux de plus fortes abondances situés à l'ouest et à l'est de la baie.

La répartition spatiale des juvéniles de poissons plats diffère de celle des invertébrés benthiques et **ne peut être expliquée** par la distribution de ces derniers. Bien que présents dans une zone où les invertébrés benthiques sont abondants, les juvéniles n'occupent pas tout la baie et sont absents des zones les plus riches en proies potentielles. L'analyse des contenus digestifs révèle l'importance des amphipodes nécrophages *M. maculatus* pour les soles de l'année, bien qu'aucun individu de cette espèce n'ait été retrouvé dans les prélèvements effectués à la benne. Ceci tient simplement au fait de ces individus ont bien souvent une taille inférieure à 1 mm et ne sont pas retrouvés dans les refus de tamis des

bennes. Ces résultats confirment qu'une telle approche, bien que très lourde à mettre en œuvre, doit nécessairement intégrer la méiofaune benthique, qui constitue l'alimentation des plus jeunes stades de poissons plats (Amara *et al.*, 2001).

A large échelle, plusieurs études ont en effet montré que la distribution des invertébrés benthiques permet d'expliquer la répartition des juvéniles. Ainsi, Wouters & Cabral (2009) ont comparé six estuaires le long de la côte portugaise et ont conclu que la disponibilité et la richesse en invertébrés benthiques coïncide avec les différences d'abondance de juvéniles entre les nourriceries. A méso-échelle, la répartition spatiale est avant tout expliquée par les paramètres physiques. Dans leur étude concernant 22 nourriceries du littoral suédois, Pilh & Van der Veer (1992) ont conclu que la disponibilité alimentaire au sein de la nourricerie n'était pas un facteur déterminant la densité des plies, les paramètres structurant étant la structure et l'exposition de l'habitat. A petite échelle d'espace enfin, les déplacements tidaux des juvéniles sont de nature à dissimuler un lien éventuel. Bien que les déplacements des juvéniles de poissons plats soient restreints dans le temps et dans l'espace (Vinagre *et al.*, 2008 ; Durieux *et al.*, 2010), ils sont suffisants pour que la répartition spatiale des juvéniles varie à petite échelle. Réputées pour être des chasseurs nocturnes (Beyst *et al.*, 1999), il est vraisemblable que les soles soient présentes dans des zones de repos pendant la journée (période de leur capture), différentes des zones d'alimentation fréquentées la nuit. Il en va de même, avec des modalités différentes, pour les autres poissons plats et notamment la plie, ce qui empêche de faire le lien à petite échelle entre leur distribution, leurs contenus digestifs et les peuplements d'invertébrés benthiques. L'absence d'une relation claire peut également s'expliquer par le fait que la ressource trophique n'est pas un facteur limitant la croissance des juvéniles de poissons plats ainsi que par le caractére mégatidal du site à l'origine de déplacements des poissons avec la marée sur des distances importantes.

L'absence de lien entre les invertébrés et les juvéniles de poissons plats rend les indicateurs de qualité des milieux basés sur la macrofaune benthique, classiquement utilisés dans les réseaux de surveillance, inopérant pour estimer la fonctionnalité des nourriceries.

1.3. Effet de la prolifération de *C. fornicata* (**Kostecki *et al*., 2011**)[22]

Les premières observations quantitatives (36 stations échantillonnées à la benne Smith Mc-Intyre) de cette espèce en baie du Mont Saint-Michel datent des années 1978 et 1979 (Aubin, 1979). La présence de la crépidule était alors signalée en deux stations situées sur le banc des Corbières, situé à proximité de Cancale (5 et 24 ind.m^{-2}, Figure 36a). Actuellement, cette espèce occupe la moitié ouest de la baie (Figure 36b) et constitue la plus forte biomasse d'invertébrés filtreurs. Estimée en 2003-2004 par sonar, imagerie sous-marine et prélèvements à la benne Hamon (trois prélèvements par station - 65 stations) à 150 000 tonnes en 2004 (Blanchard, 2009), elle est probablement proche de 200 000 tonnes aujourd'hui (Blanchard, comm. pers)]. Les densités les plus fortes recensées en 2003-2004 excédaient 11 500 g de poids frais.m^{-2}.

[22] Kostecki C., Rochette S., Girardin R., Blanchard M., **Desroy N**. & Le Pape O. 2011. Reduction of flatfish habitats as the consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 154-160.

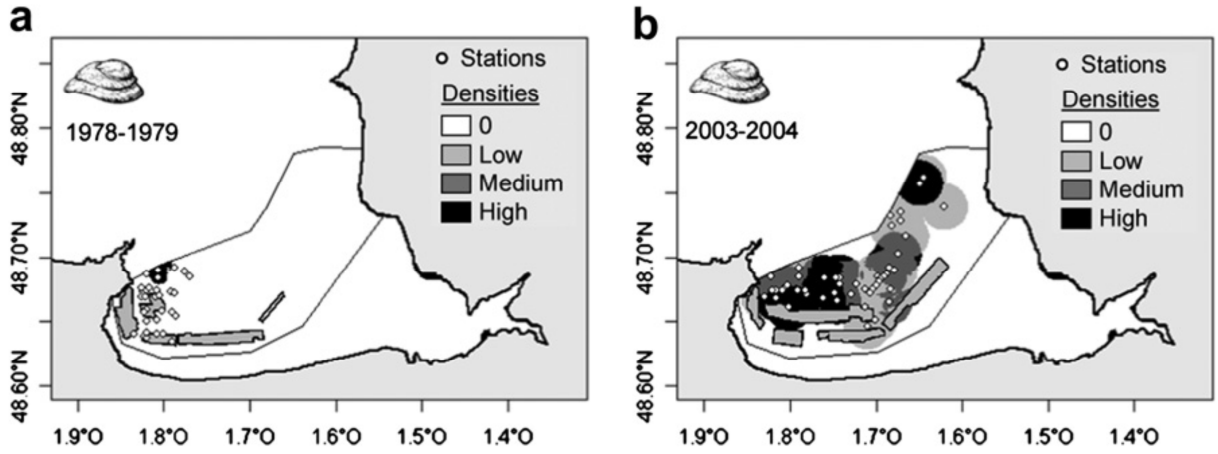


Figure 36 : Distribution semi-quantitative de *C. fornicata* en baie du Mont Saint-Michel en 1978-1979 (a) et 2003-2004 (b). Aucune estimation n'a été faite au sein des zones de conchyliculture (représentées par les polygones).

Comportant plusieurs différences, les protocoles d'échantillonnage des poissons plats retenus en 1979-1980 et 2008 ne permettent pas la comparaison directe des densités de poissons plats. Les biais méthodologiques sont de trois ordres :

1. En octobre 1979 et 1980, l'échantillonnage a été réalisé à l'aide d'un chalut de fond alors qu'en en août 2008, celui-ci a été effectué en utilisant un chalut à perche. Bien que l'efficacité de ces deux engins semble identique vis-à-vis des juvéniles de soles (Dorel *et al*., 1991), seule l'analyse des changements de distribution a été analysée dans le cadre de cette étude selon la méthode géostatistique du krigeage.

2. Les grilles d'échantillonnages adoptées en 1978, 1979 et 2008 comportaient respectivement 43, 15 et 42 stations de localisations différentes. Préalablement au regroupement des données acquises en 1978 et 1979, il fut vérifié que les patrons de distribution obtenus en 1978 et 1979 étaient homogènes.

3. Afin de s'assurer de l'absence d'effet du décalage saisonnier (automne 1978-1979 *vs* été 2008), des données récoltées en août 1978 sur la sole et la plie ont été comparées à celles recueillies en octobre 1979–1980. Celles-ci n'ont révélées aucune variation saisonnière des patrons de distribution.

En conséquence, seule une comparaison des limites de distribution, complétée par des données semi-quantitatives, peut être réalisée.

Lors des deux périodes d'échantillonnage, les juvéniles constituaient la majorité des individus récoltés : 99% en 1979-1980 et 2008 pour la sole, 96% en 1979-1980 et 99% en 2008 pour la plie, 37% en 1979-1980 et 83% en 2008 pour le flet et 74% en 1979-1980 et 100% en 2008 pour la barbue. Les changements de distribution de ces espèces sont notables entre les deux périodes considérées. A la fin des années 1970, les juvéniles des quatre espèces considérées occupaient l'ensemble de la baie. La situation actuelle montre **un cantonnement de la zone de nourricerie dans la partie est de baie** où la crépidule est absente et une augmentation significative du nombre de stations où les juvéniles de poissons plats sont absents dans la partie ouest colonisée par la crépidule (χ^2, $p<10^{-12}$). Le recul vers l'est de la limite ouest de répartition est de 5,6 km pour la sole (Figure 37a, b), 8,9 km pour la plie (Figure 37c, d), 10,0 km pour le flet (Figure 37e, f) et 14,5 km pour la barbue (Figure 37g, h). Un test χ^2 met en évidence, pour les quatre espèces considérées, une relation significative entre biomasse croissante de crépidules et densité décroissante de poissons plats ($p<10^{-12}$).

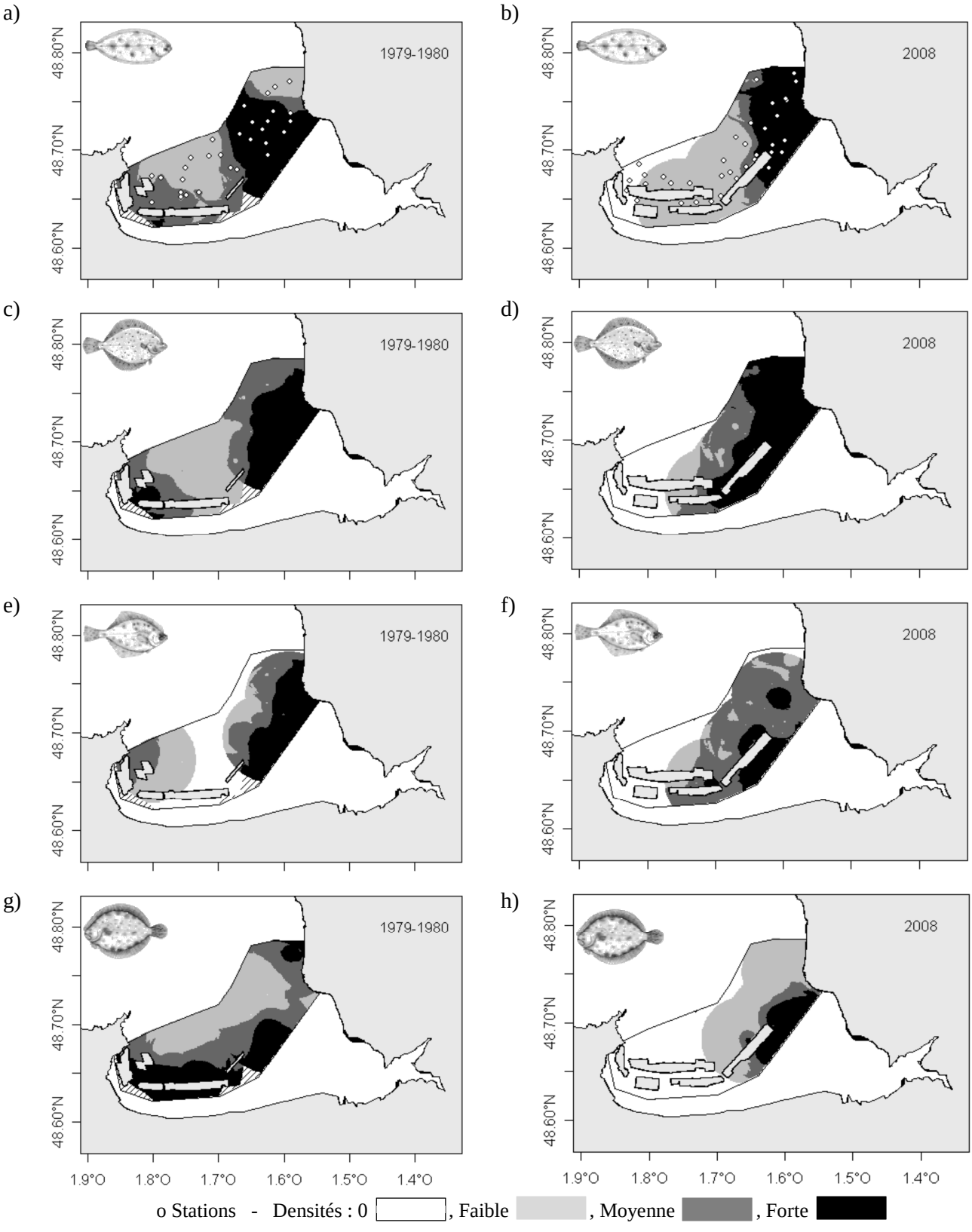


Figure 37 : Distribution en 1979-1980 et 2008 de la sole (a et b), de la plie (c et d), du flet (e et f) et de la barbue (g et h). Aucune estimation n'a été faite au sein des zones de conchyliculture (représentées par les polygones). Le krigeage a été établi à partir d'une grille régulière de stations. La première classe regroupe l'ensemble des stations où les poissons plats sont absents. Les limites des trois autres classes ont été calculées, pour chacune des espèces, à partir des densités interpolées classées selon trois quantiles contenant chacun 33% des stations.

Le principal paramètre à considérer pour expliquer la distribution des poissons plats est donc la densité atteinte par les crépidules. Si selon Gibson (1994), l'attractivité d'un habitat vis-à-vis des poissons plats dépend principalement de la température de l'eau, de la disponibilité trophique et de la pression de prédation, les conclusions de cette étude montrent l'importance que revêt, pour un poisson plat, la possibilité de d'enfouir dans le sédiment. La présence des crépidules, qui modifie profondément le substrat, empêche en effet aux juvéniles et adultes d'accomplir cet acte et les expose *de facto* à une prédation accrue. Une telle prolifération, sur un secteur essentiel au cycle de vie des poissons plats, peut avoir des conséquences sur le renouvellement des populations de poissons plats à large échelle (la Manche occidentale). Elle peut également nuire à d'autres espèces benthiques ou démersales telles les raies, pour lesquelles le fond du golfe normand breton est une vaste nourricerie (Bellois *et al.*, 1979).

1.4. Rôle des apports terrigènes et de la production microphytobenthique dans le réseau trophique

Si au sein des nourriceries estuariennes, le réseau trophique des juvéniles de poissons plats repose sur la matière organique particulaire d'origine terrigène (Le Pape *et al.*, 2003, Pasquaud *et al.*, 2008), dans les zones non estuariennes et notamment les baies, les sources de matière organique restent méconnues. Une baie comme celle du Mont Saint-Michel se distingue en effet par ses apports d'eau douce limités ainsi que par la diversité des sources potentielles de matière organique. Dans ce contexte, l'un des objectif de la thèse de C. Kostecki fut de déterminer l'origine de la matière organique assimilée par les juvéniles (**Kostecki *et al.*, 2012**)[21].

Deux approches complémentaires ont été utilisées à cette fin, l'analyse des contenus digestifs pour identifier les proies ingérées et le dosage des isotopes stables du carbone et de l'azote, afin de tracer la matière assimilée. L'utilisation du modèle de mélange SIAR (module développée sous R) couplée à un modèle bayésien établi par Parnell *et al*. (2010) et une analyse de sensibilité basée sur différents facteurs d'enrichissement trophique a permis de combiner le traçage de différentes six sources utilisées par les différents poissons plats ayant fait l'objet de dosages [microphytobenthos, matière organique particulaire (MOP) marine, MOP d'eau douce provenant des rivières côtières Sée, Sélune et Couesnon et éléments détritiques provenant des halophytes dominants les prés-salés, l'obione *Halimione portulacoides* et l'élyme *Elymus athericus*]. Les valeurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de l'eau de mer ainsi que celles provenant de l'obione et de l'élyme ont été mesurées par Riera (2007) en baie du Mont Saint-Michel en 2002. Pour leur part, les espèces benthiques sélectionnées pour les analyses isotopiques furent celles dominantes en abondance et biomasse, connues pour être des proies potentielles des juvéniles de sole et de plie et présentes dans les contenus stomacaux.

Les invertébrés benthiques se caractérisent par des signatures en isotopes stables distinctes (Figure 38). Comparativement aux polychètes (*A. marina* et *Nephtys* spp.), les bivalves (*A. alba* et *C. edule*) ont une signature appauvrie en ^{15}N. Des distinctions sont également visibles au travers du ^{13}C, *C. edule* étant l'espèce dont la signature est la plus appauvrie. Les signatures des juvéniles G0 de plies, G0 de soles et G1 de soles sont similaires pour le ^{13}C, mais significativement différentes pour le ^{15}N.

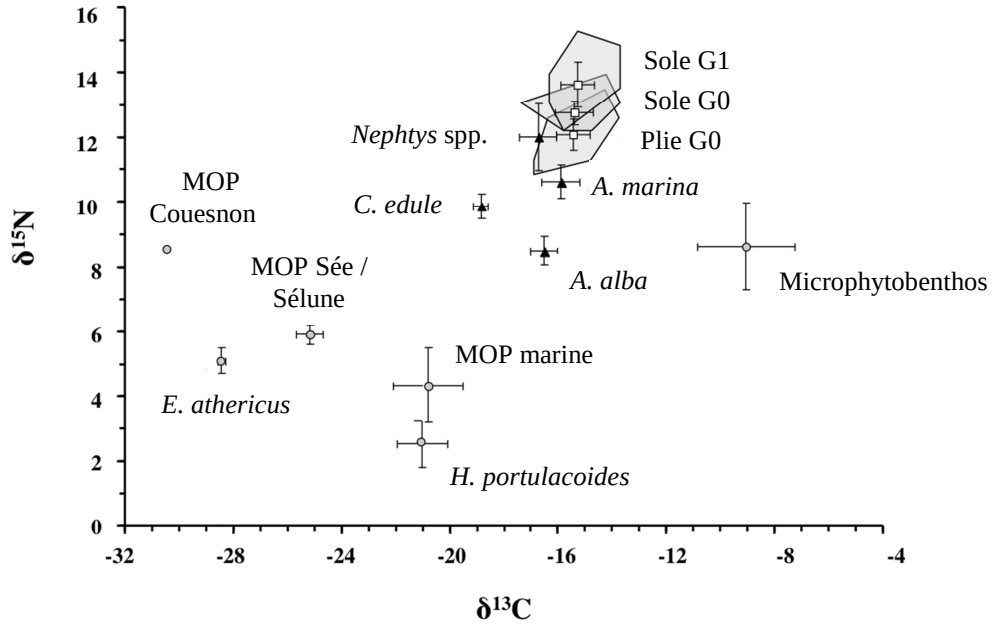


Figure 38 : Signatures (± ET) des sources de matière organique intégrées au réseau trophique des juvéniles de plies et de soles. Les enveloppes grisées englobent tous les individus d'une même espèce et d'une même cohorte.

L'application du modèle de mélange montre que **la base du réseau trophique au sein de la nourricerie repose sur le microphytobenthos**. Seule source trophique très enrichie en ^{13}C avec, dans une moindre mesure, les MOP d'origine marine et dulcicole, le microphytobenthos constitue à lui seul un peu moins de 60% des apports de carbone pour les juvéniles de soles et de plies (Figure 39). Les diatomées benthiques, après remise en suspension dans la colonne d'eau et sédimentation sur le fond sont consommées par les organismes filtreurs et déposivores, eux même consommées en tant que proies. Les analyses de sensibilité effectuées avec plusieurs facteurs d'enrichissement trophique confirment l'importance de ce compartiment, en lui accordant une contribution toujours supérieure à 40%. Le fondement du réseau trophique des juvéniles de poissons plats contraste donc avec celui des bivalves (moules/huîtres cultivées et crépidules) décrit en baie du Mont Saint-Michel par Riera (2007) qui se base essentiellement sur le phytoplancton marin. A titre de comparaison, en estuaire de Vilaine, les apports terrigènes jouent, en plus du microphytobenthos, un rôle central dans le réseau trophique benthique et déterminent, en fonction des conditions hydrologiques (années sèches *vs* années humides) l'étendue de la nourricerie sous emprise estuarienne (**Kostecki *et al.*, 2010**)[23]. Dans l'estuaire du Tage, c'est en revanche la MOP marine qui est à la base du réseau trophique.

[23] Kostecki C., Le Loc'h F., Roussel J.M., **Desroy N.**, Huteau D., Riera P., Le Bris H. & Le Pape O., 2010. The dynamic of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64(1-2): 54-60.

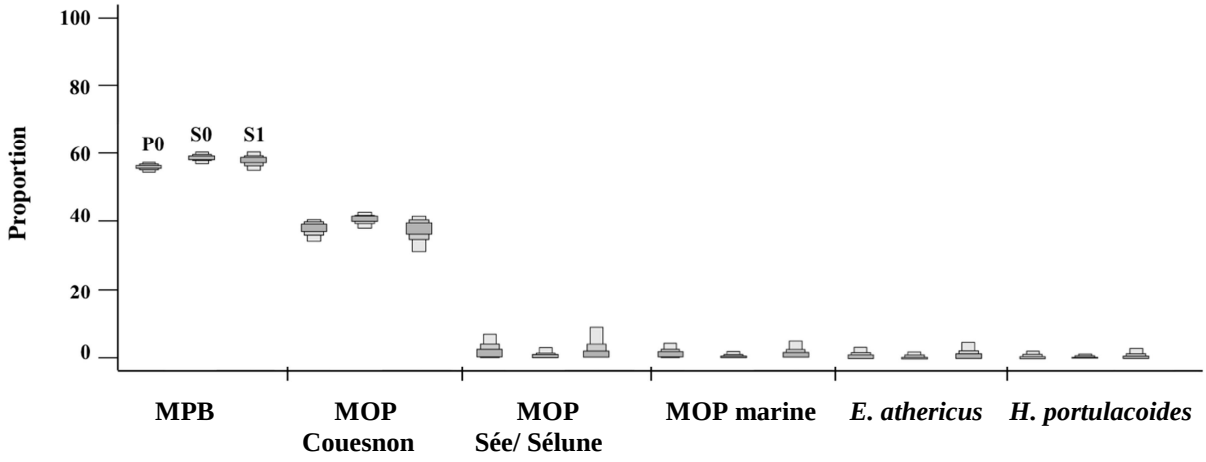


Figure 39 : Diagrammes en boites présentant les contributions estimées des six sources testées (MPB : microphytobenthos, MOP : matière organique particulaire) au sein du réseau trophique des soles de groupes 0 (S0) et 1 (S1) et des plies de groupe 0. Les facteurs d'enrichissement trophique issus de cette étude sont détaillés dans **Kostecki *et al.* (2012)**[21].

Si la part attribuée à la MOP issue du Couesnon est également élevée (environ 40%), les contributions des autres sources sont marginales (Figure 39). Les faibles surfaces de prés-salés, comparativement à la superficie couverte par le domaine intertidal, peuvent expliquer la contribution mineure des apports organiques d'origine végétale. L'importance relative des apports terrigènes en baie, malgré des arrivées d'eaux douces faibles, est à relier à la localisation de la nourricerie à proximité de la zone de confluence de la Sée, de la Sélune et du Couesnon. Les futurs plans de gestion appliqués à ce secteur devront tenir compte de l'importance de ces apports et assurer le maintien de débits d'eau douce compatibles avec le bon fonctionnement de la nourricerie.

1.5. Deux réseaux trophiques pour une seule baie

D'un point de vue trophique, la baie du Mont Saint-Michel peut être scindée en deux parties : **une partie occidentale sous influence maritime et une partie orientale sous influence estuarienne**. Cette dichotomie spatiale s'explique notamment par la dynamique hydro-sédimentaire et par la diversité en sources d'apports nutritifs. Si les sources de matière organique dans la partie occidentale de la baie sont essentiellement marines (phyto et zooplancton), celles irriguant la partie orientale de la baie proviennent des trois fleuves côtiers que sont la Sée, la Sélune et le Couesnon, des nombreux échanges entre vasières intertidales et zones tidales assurés par les forts courants de marées (remise en suspension du microphytobenthos). La baie orientale bénéficie de plus de l'export de matière organique de marées salées vers l'estran. Il en résulte ainsi deux réseaux trophiques distincts (Figure 40 et 41).

Fortement anthropisée, la baie occidentale soutient une forte production conchylicole et est massivement envahie par les crépidules qui représentent à ce jour la plus forte biomasse d'invertébrés filtreurs de la baie (Blanchard, 2009). Les communautés benthiques y sont constituées principalement d'invertébrés filtreurs : les espèces natives de la baie (mollusques bivalves et annélides poychètes), les espèces cultivées (moules et huîtres) et l'espèce invasive qu'est la crépidule. Les poissons plats sont absents de cette partie de la baie. Le phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) est, dans ce secteur, la base du régime alimentaire [Figure 40 (Riera, 2007 ; Cugier *et al.*, 2010b)]. Contrairement à d'autres baies ou bassins (Riera *et al.*, 1999), le microphytobenthos des vasières intertidales ne contribue pas significativement, en

baie du mont Saint-Michel occidentale, au régime alimentaire des organismes filtreurs de la baie, qu'ils soient sauvages ou d'élevage. Une très forte pression est exercée sur le phytoplancton marin par le mollusque gastéropode *C. fornicata* (voir 1.6.). Les crépidules n'ayant pas ou peu de prédateurs naturels, elles constituent un puits biologique avec peu de transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs.

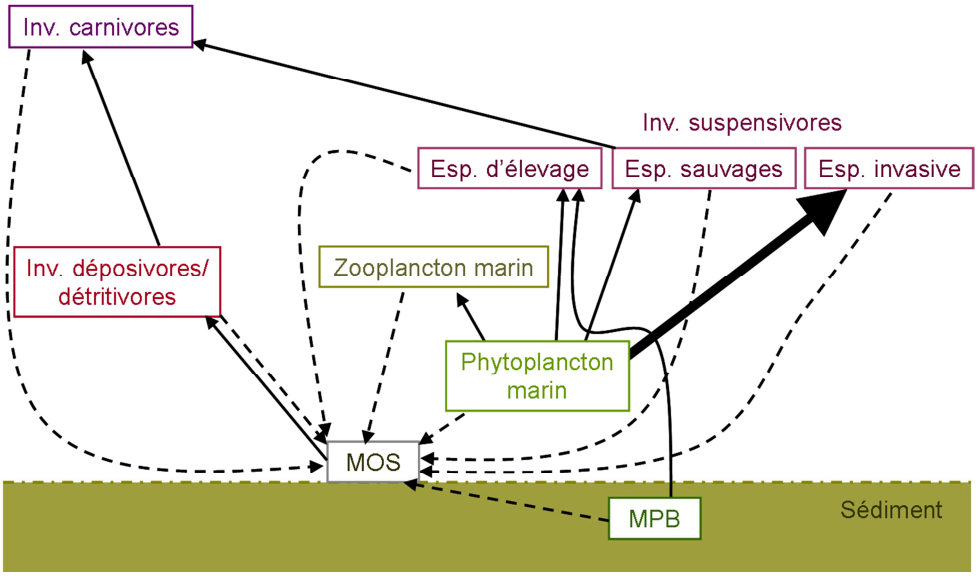


Figure 40 : Schéma simplifié du réseau trophique benthique dans la partie occidentale (d'après Kostecki, 2010). L'épaisseur des flèches renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts

La baie orientale, malgré les apports d'eau douce de la Sée, la Sélune et du Couesnon (86% des apports), est dominée par la marée. La forte turbidité observée dans les fleuves limite la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau, ce qui atténue la production primaire. Toutefois, la faible production microphytobenthique est compensée par de fortes biomasses en diatomées benthiques, rendant ce compartiment particulièrement important au sein du réseau trophique (Davoult *et al.*, 2009). Dans ce secteur de la baie, les invertébrés benthiques filtreurs sauvages sont largement majoritaires. La base du régime alimentaire des organismes filtreurs est essentiellement composée de microphytobenthos et, dans une moindre mesure, de matière organique d'origine terrigène (Figure 41). L'utilisation de marqueurs lipidiques confirme l'ingestion des diatomées benthiques et de la matière organique en provenance des marais salés par le macrobenthos (Meziane *et al.*, 1997). Ces invertébrés benthiques sont ensuite consommés par la macro- et la mégafaune carnivore dont les poissons plats font partie.

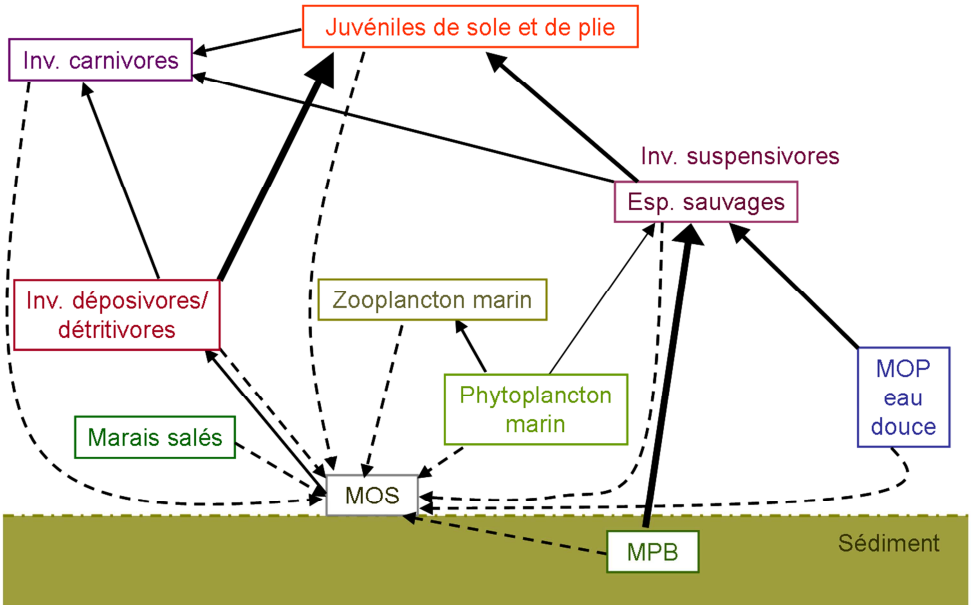


Figure 41 : Schéma simplifié du réseau trophique benthique dans la partie orientale (d'après Kostecki, 2010). L'épaisseur des flèches renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts

1.6. Modélisation du fonctionnement trophique de la baie du Mont Saint-Michel

A l'issue du chantier PNEC (2002-2007), le fonctionnement trophique de la baie du Mont Saint-Michel a été modélisé par une approche Ecopath [Collaboration O. Le Pape, Agrocampus Ouest (**Arbach Leloup *et al.*, 2008**)[24]]. Cette approche, basée sur la résolution de systèmes d'équations résultant de l'équilibrage du bilan global, présente l'avantage de considérer l'écosystème dans sa totalité plutôt que par compartiments. L'objectif général était d'établir les termes d'un bilan de consommation et de production au sein du réseau trophique de la baie du Mont Saint-Michel, en s'appuyant sur une représentation schématique du réseau trophique en compartiment, depuis les producteurs primaires jusqu'aux échelons supérieurs, en incluant les prélèvements par l'homme. Dans le détail, il s'agissait d'affiner les connaissances sur la contribution des différentes sources de nourritures à la croissance des filtreurs et le niveau de compétition trophique des différentes espèces de filtreurs ainsi que leur rôle sur les flux de matière.

Le modèle de réseau trophique a été développé sur une échelle annuelle, à partir de 21 compartiments (voir **Arbach Leloup *et al.*, 2008**)[24] pour lesquels il a été possible de spécifier la biomasse, le ratio Production/Biomasse, le ratio Consommation/Biomasse et/ou l'efficacité écotrophique ou d'estimer, lorsque cela était possible, les facteurs manquants *via* Ecopath. Avec une valeur de production totale estimée à 4600 tonnes de poids frais.km^{-2}.an^{-1}, la baie du Mont Saint-Michel est une zone fortement productive. La représentation, selon une pyramide écologique, des distributions de biomasses par niveau trophique montre l'importance des filtreurs (65% de la biomasse totale dont 51% constituée par les crépidules) et les faibles biomasses caractérisant les niveaux trophiques supérieurs (3 et 4+, Figure 42a). Cette même représentation, appliquée aux productions, montre un fort niveau de production primaire (essentiellement supportée par le phytoplancton) mais un taux de transfert faible entre les niveaux trophiques 1 et 2 (6%, Figure 42b). Si le fort hydrodynamisme contribue à soutenir cette production élevée en permettant l'apport de nutriments dans la zone photique, il

[24] Arbach Leloup F., **Desroy N.**, Le Mao P., Pauly D. & Le Pape O., 2008. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 111-120.

contribue également à son exportation (Le Pape & Menesguen, 1997) et à sa faible intégration dans les niveaux trophiques supérieurs (Le Pape *et al.*, 1999). La différence entre les représentations écologiques de la biomasse et de la production vient des productivités très différentes des niveaux trophiques, le turn-over étant d'autant plus rapide que l'organisme est de petite taille.

Entre les niveaux trophiques 2 et 3, le taux de transfert est supérieur (18%). Il correspond aux fortes valeurs d'efficacité écotrophique des filtreurs sauvages et cultivés, dont la production est absorbée par l'activité d'aquaculture (qui est responsable de la mortalité de 70% des moules et huîtres) ou consommée par prédation (qui représente 89% de la mortalité des filtreurs sauvages). A titre de comparaison, ce même taux de transfert est inférieur à 2% dans l'estuaire de la Canche (Selleslagh *et al.*, 2012). Cette faible valeur illustrerait, en Canche, un surplus de production au niveau trophique 1 (producteurs primaires et compartiment détritique).

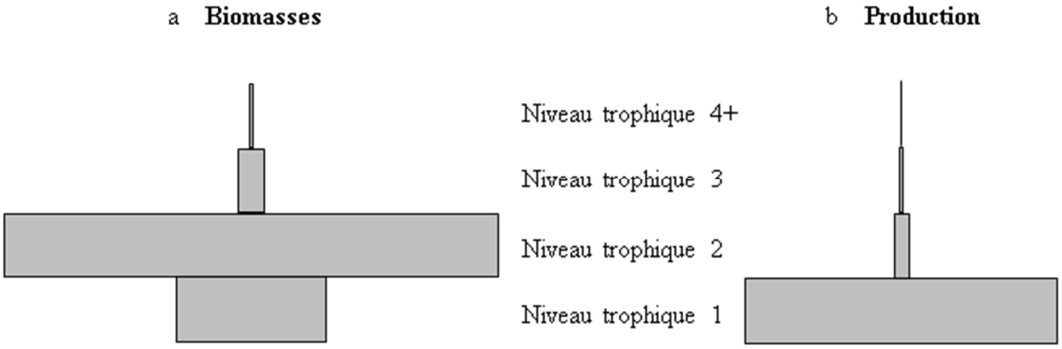


Figure 42 : Pyramides de biomasses (a) et de production (b) caractérisant l'écosystème de la baie du Mont Saint-Michel.

Deux processus « écrêtent » une partie du réseau trophique au niveau 2 : la récolte des filtreurs cultivés et la prolifération de la crépidule qui représente une biomasse inexploitée (Figure 43). La crépidule joue un rôle prépondérant en baie du Mont Saint-Michel : alors qu'elle consomme à elle seule 41% de la production primaire, seule 14% de sa production est restituée aux niveaux trophiques supérieurs (*via* principalement les activités de dragage destinées à limiter sa prolifération dans les zones d'élevage). Si l'on écarte la part liée aux dragages d'entretien, l'efficacité écotrophique associée à cette espèce n'est que d'environ 3%. A ce titre, **la crépidule est un cul de sac trophique majeur au sein du réseau trophique**. Des bouleversements similaires du réseau trophique ont été observés en baie de San Francisco, où la prolifération de la crépidule est responsable du détournement d'environ 40% de la production primaire.

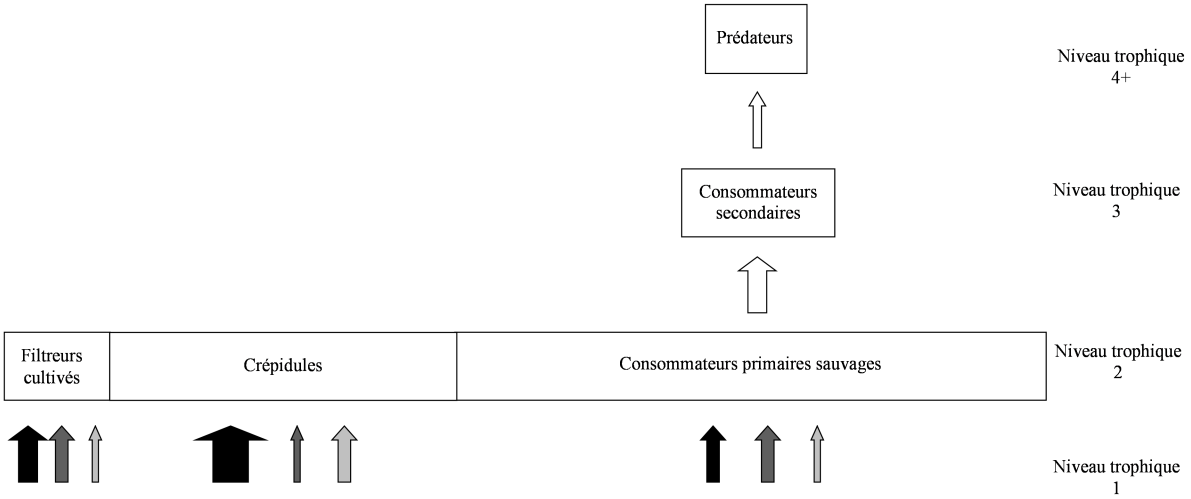


Figure 43 : Pyramides des consommations, avec détails du niveau trophique 2 (la taille des flèches illustre l'importance des différentes sources trophiques). Flèches noires : production primaire phytoplanctonique, flèches grises claires : production détritique et flèches grises foncées : production micro-phytobenthique.

Les captures s'élèvent, en baie du Mont Saint-Michel, à 15,9 tonnes de poids frais.km^{-2}.an^{-1} (ce qui correspond à 15% de la production primaire nette) et se situent à un niveau trophique moyen de 2,11 en raison de la très forte contribution de l'aquaculture. Les indicateurs issus de la modélisation s'accordent tous pour montrer que la baie du Mont Saint-Michel est un système immature. Les indices d'omnivorie globale et de recyclage de Finn sont respectivement de 0,06 et 0,64%, ce qui témoigne d'un **réseau trophique simple** et de fait **vulnérable**. Selon Heymans et Baird (2000), l'indice de Finn fluctue entre 4 et 15% dans les écosystèmes côtiers. A titre de comparaison, il est de 0,8% en baie de Canche (Sellesllagh *et al.*, 2012) 12% en baie de Somme (Rybarczyk *et al.*, 2003). Cette simplicité du réseau trophique est confirmée par les fortes valeurs des ratios Production primaire totale/Biomasse totale (25.an^{-1}) et Production primaire totale/Respiration (6). Le faible niveau de maturité, lié à une limitation du transfert de la production primaire, caractérise également la baie de Somme (Rybarczyk *et al*., 2003) ou l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003) et semble être un trait commun aux systèmes estuariens soumis à un régime mégatidal.

Différents indicateurs permettent de juger de l'état de maturité d'un écosystème. Une fois le modèle équilibré, des indices permettant une analyse fonctionnelle du système peuvent être calculés par compartiment. Il s'agit notamment de l'indice d'omnivorie (variance du niveau trophique des proies d'un compartiment prédateur), de l'indice d'omnivorie global [représentant la distribution des interactions trophiques qui doit, selon Odum (1969) est d'autant plus forte que le un système est mature] et des rapports Production/Respiration et Respiration/Biomasse.

Une seconde catégorie d'indices est liée à l'analyse du réseau trophique («network analysis »). Cette analyse consiste en une série d'indicateurs issus des théories écosystémiques d'Ulanowicz (1986 et 1993). Ces indices sont principalement l'ascendance (qui mesure la complexité des relations trophiques dans un écosystème), la capacité de développement (limite supérieure de l'ascendance) et l'indice de recyclage de Finn (Finn, 1976), qui correspond à la fraction des flux totaux d'un système qui est recyclée.

Compte tenu des activités anthropiques développées en baie du Mont Saint-Michel et de la présence d'une espèce invasive, le réseau trophique est segmenté en trois sous-réseaux déconnectés :

1. un réseau court lié aux filtreurs cultivés et dont l'influence trophique est réduite ;

2. un réseau court centré exclusivement sur la crépidule, dont l'impact sur la production primaire planctonique est majeur ;

3. un réseau « résiduel » typique de système exploité, avec une forte efficacité de transfert.

Un tel système, présentant une chaîne alimentaire courte basée sur les bas niveaux trophiques, est peu efficace et vulnérable. Cet écosystème présente la caractéristique d'être régi par un contrôle de type « bottom-up ». La production primaire, provenant essentiellement du phytoplancton pélagique, est difficilement accessible du fait des échanges hydrodynamiques importants qui ont lieu avec la mer ouverte. La forte biomasse de crépidules et l'exploitation intensive des filtreurs limitent le transfert de la production secondaire aux échelons trophiques supérieurs et n'occasionnent pas de contrôle de ce réseau par la prédation. Ce diagnostic général, qui s'applique à l'ensemble de la zone modélisée, présente toutefois des disparités spatiales. Un fort contraste existe en effet entre la zone subtidale sur laquelle la production primaire, bien qu'importante, n'est que très peu utilisée et la zone intertidale, moins productive, mais d'avantage exploitée par le réseau trophique. L'utilisation du module Ecosim, qui permet de déduire un modèle dynamique de simulation du modèle à l'état stable développé avec Ecopath, aurait permis d'envisager l'effet de scenarii d'accroissement de la biomasse des mollusques (dont les crépidules) afin de juger de leur possible répercutions sur l'écosystème ainsi que sur les activités de pêche et de conchyliculture. Ce choix n'a pas été fait, sur la base des résultats de Christensen & Walters (2004), qui montrent que pour les écosystèmes de type bottom-up, les simulations effectuées sont très sensibles aux coefficients de vulnérabilité introduits par l'utilisateur. Ces scénarii ont néanmoins été testés dans le cadre d'une modélisation numérique de l'écosystème de la baie du Mont Saint-Michel, dans le cadre du projet Liteau III IPRAC (Cugier *et al*., 2010a). Un des résultats majeurs est que l'augmentation de la biomasse de crépidules impacte très fortement la croissance des coquillages élevés.

2. Rôle des espèces ingénieures : cas de l'annélide polychète *Lanice conchilega*

Tel que défini par Jones *et al.* (1994) et Lawton (1994), un organisme « ingénieur de l'écosystème » modifie par sa présence la structure physique et la qualité de l'habitat. En milieu marin, Reise (2002) définit les espèces « ingénieures » comme les organismes impliqués dans les bio-constructions, la bioturbation, la stabilisation ou la déstabilisation du sédiment et les processus de facilitation ou d'inhibition. Les structures biogéniques, telles les tubes d'annélides polychètes, s'inscrivent pleinement dans cette acception. Ils constituent une structure tridimensionnelle modifiant l'écoulement en couche limite de fond (Friedrichs *et al*., 2000), stabilisant ou déstabilisant le sédiment (Eckman *et al.*, 1981 ; Luckenbach, 1986), influençant l'intensité des apports en oxygène dans le sédiment (Forster & Graf, 1995), accroissant l'hétérogénéité et la complexité de l'habitat à micro-échelle (Eckman *et al.*, 1981), abritant une faune endogée spécifique ou plus abondante (Zühlke, 2001), ou encore s'apparentant à une zone refuge pour différentes espèces (Callaway, 2003). Les espèces « ingénieures » principales naturellement présentes en baie du Mont Saint-Michel sont les annélides polychètes *Sabellaria alveolata*, à l'origine de la constitution des récifs d'hermelles et *Lanice conchilega*, responsable de la formation de banquettes. Si les effets de la présence des emblématiques récifs d'hermelles de la baie du Mont Saint-Michel ont été bien étudiés (voir Holt *et al*., 1998 ; Dubois *et al.*, 2002 ou Dubois, 2003), tel n'a pas été le cas de la banquette à *Lanice conchilega*, qui présente pourtant des caractéristiques remarquables (structure exclusivement intertidale, vaste (entre 112 et 213 ha au cours de la dernière décennie), et a abrité des densités allant jusqu'à plusieurs milliers d'individus par mètre carré.

Elle n'a d'équivalent en France que la banquette implantée en baie des Veys et en Europe, que celle de la partie allemande de la mer de Wadden. L'étude de cette banquette, menée en collaboration avec L. Godet et J. Fournier (CNRS – UMR BOREA) s'individualisait de celles conduites jusqu'alors, qui n'ont concerné que des structures subtidales (Rabaut *et al.* 2007), de superficies restreintes [généralement inférieures à 10 ha (Zülke *et al.* 1998 ; Callaway, 2006 ; Rabaut *et al.*, 2008)] ou présentant des densités d'annélides relativement faibles [<1000 ind.m^{-2} (Zülke *et al.* 1998 ; Callaway 2006)].

2.1. Stabilité des banquettes à *L. conchilega*

Avant d'étudier finement le rôle fonctionnel des banquettes à *L. conchilega*, il était important de s'interroger sur leur stabilité temporelle. La pérennité de ces structures a donc été testée à différentes échelles de temps et d'espace, sur des sites intertidaux situés en France (baie du Mont Saint-Michel, Chausey), en Allemagne (mer des Wadden) et au Royaume-Uni (baie de Swansea, **Callaway *et al.*, 2010**)[25]. Seuls seront présentés les résultats obtenus en baie du Mont Saint-Michel, sur une période de 35 ans et une surface de 258 ha (**Godet *et al.*, 2011**)[26].

Différents types de stabilité peuvent caractériser un système écologique donné (**Callaway *et al.*, 2010**)[25] : la constance (période pendant laquelle le système reste inchangé), la résistance (capacité d'un système à demeurer inchangé en dépit d'une perturbation), la résilience (potentialité, pour un système dégradé suite à une perturbation, de retourner à un état similaire à celui précédant la perturbation) et la persistance (possibilité, pour un système, de se maintenir durant de longues périodes malgré, contrairement à la constance, l'existence d'absences intermittentes).

La stabilité (au sens « persistance ») de la banquette à *L. conchilega* a été étudiée à partir de photographies aériennes au 1/10 000 acquises en 1973 1982, 2002 et 2008. Une telle méthode permet en effet de détecter la présence de *L. conchilega* dès que la densité excède 250 ind.m^{-2}. La superposition, *via* un système d'information géographique, des cartes photo-interprétées a permis de distinguer **sept niveaux de stabilité** (Tableau 4) et de dresser une carte de persistance de la banquette (Figure 44, Tableau 4).

[25] Callaway R., **Desroy N.**, Dubois S., Fournier J., Frost M., Godet L., Hendricks V.J. & Rabaut, M., 2010. Ephemeral bio-engineers or reef building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integrative and comparative biology* 50: 237-250.

[26] Godet L., Fournier J., Jaffré M. & **Desroy N.**, 2011. Influence of stability and fragmentation of a worm-reef on benthic macrofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 472-479.

Tableau 4 : Modalités de calcul du niveau de persistance de la banquette à *L. conchilega* (x : présence de la banquette) et surfaces correspondantes.

1973	1982	2002	2008	Niveau de stabilité	Surface totale
x				1	107,0 ha
	x			1	
		x		1	
			x	1	
x			x	2	3,2 ha
x		x		3	38,8 ha
	x		x	3	
x	x			4	41,3 ha
	x	x		4	
		x	x	4	
x	x		x	5	23,6 ha
x		x	x	5	
x	x	x		6	23,3 ha
	x	x	x	6	
x	x	x	x	7	21,3 ha

Au maximum de son extension, la banquette couvrait une surface de 258 ha. La zone pérenne, située au centre de la banquette, couvre 21 ha, soit 8% de la surface totale. Le niveau de persistance décroit avec l'éloignement du cœur de la banquette, la zone périphérique étant caractérisée par une présence occasionnelle (niveau 1 – environ 50% de la surface totale). Une nouvelle prospection conduite en 2012 (données non publiées) montre une régression importante de la banquette qui n'occupe plus aujourd'hui qu'une surface de quelques hectares, localisée sur l'ancien secteur central.

La carte de persistance a été divisée en 362 mailles carrées d'un hectare et pour chacune des mailles, un indice de persistance a été calculé en combinant la surface, exprimée en pourcentage, d'une maille caractérisée par un niveau de persistance donné par la valeur du niveau de persistance considéré. Ainsi, l'indice de persistance (borné entre 0 et 700) d'une maille dont respectivement 20% et 80% de la surface est caractérisée par des niveaux de persistance de 2 et 5, sera de 20x2 + 80x5, soit 440.

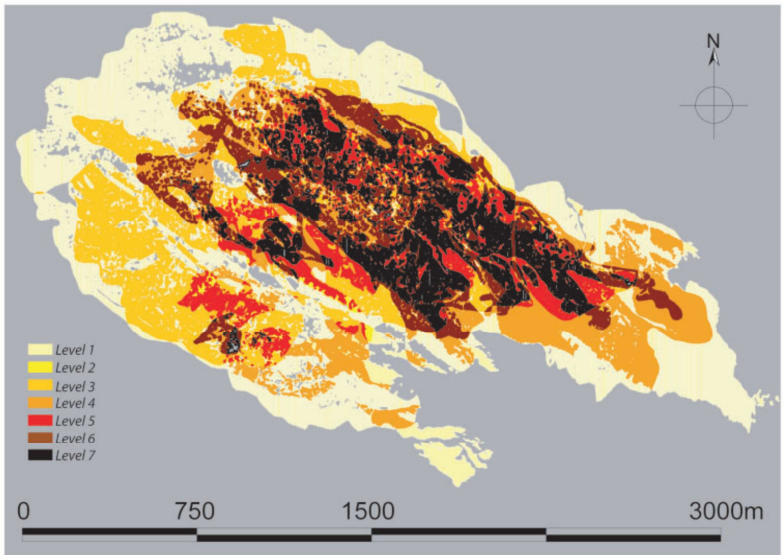


Figure 44 : Persistance de la banquette à *L. conchilega* entre 1973 et 2008 (1972 : 134 ha, 1982 : 68 ha, 2002 : 193 ha and 2008 : 105 ha).

2.2. Les banquettes à *L. conchilega* : simple oasis temporaire ou véritable récif ?

Au-delà de la simple étude de la pérennité de cette structure, l'objectif était également de tester les effets de la densité de *L. conchilega*, de la persistance de la banquette et des structures spatiales associées [au travers d'indices tels l'aire totale, la densité d'agrégats (*i.e.* mesure de la fragmentation du récif), l'indice de dimension fractale aire-périmètre (*i.e.* mesure du degré de complexité de la forme des agrégats) et l'indice de cohésion des agrégats [*i.e.* mesure des relations physiques entre agrégats, voir **Godet *et al.* (2011)[26]**] sur :

1. la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse de la macrofaune associée ;
2. la structure des communautés macrobenthiques.

Un décompte des densités de *L. conchilega* a donc été effectué en 2005, 2006, 2007 et 2008 à partir de la photographie de trois quadrats de 0,25m² disposés aléatoirement au centre de chacune des mailles d'un hectare, l'erreur entre la présence d'un annélide en profondeur et l'existence d'un tube en surface n'excédant pas 3% (Ropert, 1999). De façon complémentaire, la macrofaune benthique a été échantillonnée en 2008 en 80 stations [une carotte (1/40 m² - 30 cm de profondeur) au sein d'une maille sur deux dans les secteurs caractérisés par une simple présence de *L. conchilega* et dans chacune des mailles où la densité de *L. conchilega* était supérieure à 200 ind.m^{-2}].

La densité moyenne de *L. conchilega* entre 2005 et 2008 était de 1311,7±1411,8 ind.m^{-2}. La persistance de la banquette est positivement corrélée à la densité de *L. conchilega* (R^2 : 0,33, 316 ddl, *p<0,0001*), elle-même positivement corrélée aux valeurs de richesse spécifique, d'abondance, de biomasse et de diversité de Shannon de la faune associée. La banquette n'abrite pas une faune particulièrement diversifiée [11,8 esp.0,025 m^{-2} au sein de la banquette *versus* 13,2 esp.0,3 m^{-2} dans la baie (données PNEC non publiées)], mais celle-ci est très abondante (6903 ind.m^{-2} au sein de la banquette *versus* 1580 ind.m^{-2} dans la baie). Les abondances relevées correspondent à une biomasse moyenne élevée (49,7±50,4 g PSLC.m^{-2} avec *L. conchilega* et 26,8±36,2 g PSLC.m^{-2} après exclusion de *L. conchilega*). La faune se structure en un assemblage unique dominé par les mollusques bivalves *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule* d'une part et les annélides polychètes *Nephtys hombergii* et *L. conchilega* d'autre part. Parmi les conclusions essentielles ressortent :

1. un effet positif de la persistance de la banquette sur la richesse spécifique et négatif sur la biomasse ;
2. un effet négatif de la densité des tâches de *L. conchilega* (pouvant être assimilée à une forme de fragmentation) sur la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse de la faune associée.

Si l'effet « oasis » de la présence de *L. conchilega* sur les valeurs de richesse spécifique, d'abondance ou de biomasse de la faune associée n'est plus à démontrer (Zühlke *et al*., 1998 ; Zühlke, 2001 ; Callaway, 2006 ; Rabaut *et al*., 2007 & Van Hoey *et al*., 2008), cette étude révèle que la stabilité (au sens « persistance » du terme) de la banquette a un effet plus structurant encore sur les assemblages benthiques que la densité de *L. conchilega* elle-même. Ainsi, **les secteurs dont les densités de *L. conchilega* sont les plus stables dans le temps, les plus denses et les plus cohésives abritent les assemblages faunistiques les plus homogènes**. Cette étude montre également l'intérêt de l'application du concept de « benthoscape ecology » développé par Zajac (2008) sur des habitats structurés, la persistance, seul paramètre détéctable par télédétection, étant dans le cas de cette présente étude utilisée comme un proxy de la stabilité.

Le concept de « benthoscape ecology » est une application de l'écologie du paysage au compartiment benthique utilisant des outils tels que le sonar, les photographies aériennes ou l'imagerie satellite pour délimiter les unités de paysages marines (intertidales ou subtidales). Les unités spatiales ainsi définies peuvent alors être quantifiées par des indices géométriques ou topologiques (McGarical *et al*., 2002) et reliées à des patrons de distributions écologiques ou des processus. Cette approche ne peut toutefois s'appliquer que sur des habitats structurés présentant des entités pouvant être aisément quantifiées.

De telles structures stables, épigées et structurantes vis-à-vis de la faune benthique peuvent-elle être considérées comme des récifs biogéniques ? Au-delà du simple exercice intellectuel, cette question est d'importance puisque le statut de récif est reconnu par la Directive Européenne « Habitat » et renvoie à des obligations de conservation de la part des états. Plusieurs types de récifs biogéniques, menacés ou en déclin, sont ainsi listés tels par exemple les biohermes à *Sabellaria spinulosa*, à *Sabellaria alveolata*, à *Serpula vermicularis* ou encore à *Modiolus modiolus.* Les banquettes à *L. conchilega* répondent *pro parte* à la définition d'un récif compte tenu de leurs caractéristiques morphologiques (structures épigées entraînant des modifications des propriétés du sédiment en place) et biologiques [présence d'assemblages benthiques différents par rapport au milieu environnant (**Callaway *et al*., 2010**)[25]. Leur effet est ainsi comparable à ceux générés par les récifs à *S. alveolata*, dont l'unicité de la communauté benthique associée n'est pas liée à la présence d'espèces inféodées mais à la juxtaposition d'espèces appartenant aux communautés environnantes (Dubois *et al*., 2002), ou à *Ficopomatus enigmaticus*, qui jouent également un rôle attractif vis-à-vis de la faune environnante (Schwindt & Iribarne, 2000).

L'une des autres caractéristiques des récifs biogéniques est de rendre des services reconnus au sein du milieu marin, ceci d'autant plus que ces structures sont stables dans temps (Holt *et al*., 1998 ; Thrush & Dayton, 2002). Comme l'ont démontré Godet *et al*. (2008b) et Rabaut *et al*., (2010), les oasis faunistiques créées par la présence de *L. conchilega* ont des répercutions majeures sur les niveaux trophiques supérieurs (avifaune et ichyofaune).

Bien que les modifications physiques et biologiques imputables à la présence de *L. conchilega* correspondent pleinement à la définition d'un récif, ces effets ne sont pas pérennes. L'étude menée en baie du Mont Saint-Michel montre que les noyaux d'abondances de *L. conchilega* ne sont pas stables dans le temps et dépendent du succès ou de l'échec du recrutement. La reconduction du suivi en 2012 a d'ailleurs révélé la présence d'une banquette résiduelle, avec des densités faibles et des services d'accueil de l'avifaune quasi-inexistant (données non publiées). Cette évolution inter-annuelle est-elle due à un phénomène naturel ou une conséquence du déplacement des parcs mytilicoles en baie du Mont Saint-Michel au début des années 2000 ? Quelle qu'en soit la raison, la capacité de résilience des agrégats de *L. conchilega* est toutefois forte et des banquettes denses peuvent se reconstituer en un délai de un à quatre ans (Beukema, 1990 ; Zühlke, 2001). Il en va de même pour la faune associée qui, selon Rabaut *et al*. (2008) fait même preuve d'une meilleure capacité de résilience. Une telle flexibilité face aux perturbations, qu'elles soient naturelles ou anthropiques, est de nature à expliquer la persistance de ces structures. Sur l'exemple de la baie du Mont Saint-Michel, le caractère temporaire des banquettes rend leur qualification de récif peu pertinente. Ce type de structure devrait toutefois bénéficier, en certains secteurs et au regard de leur étendue et de leur pérennité, de mesures conservatoires. Une solution pourrait être une révision de la définition des récifs pour y intégrer les espèces agrégatives, à forte persistance et reconnues pour les services de type « reef-like » qu'elles rendent.

2.3. Les banquettes à *L. conchilega* : zones de refuge et/ou d'alimentation pour les juvéniles de poissons plats ?

Bien que présumées être de nature purement trophique (Wouters & Cabral, 2006), les raisons de l'attractivité des banquettes à *L. conchilega* pour les juvéniles de poissons plats restent méconnues : ces secteurs sont-ils d'un réel intérêt trophique ou de simples zones refuges face aux prédateurs ? Pour répondre à cette question, j'ai complété l'approche de terrain conduite par M. Rabaut (Université de Gent, Belgique) par une approche expérimentale au laboratoire (**Rabaut *et al.*, sous presse**)[27].

Les observations *in situ* ont été menées sur deux sites localisés sur les côtes allemandes de la mer du Nord et caractérisés par des densités élevées 242±90 ind.m^{-2}) et faibles (12±1 ind.m^{-2}). Elles montrent une présence significativement supérieure des juvéniles de plie et de sole (mais en effectif faible pour ces dernières), au sein des secteurs colonisés par *L. conchilega*. L'analyse du taux de remplissage des estomacs et de leur contenu suggère une présence des juvéniles liée à la disponibilité et l'abondance de la ressource trophique. De fait, les juvéniles de plies capturés au sein des banquettes présentent de meilleurs indices de conditions que ceux capturés en dehors.

La fonction de refuge des banquettes a été abordée au laboratoire *via* une expérimentation en canal hydrodynamique[28] à la station marine MNHN de Dinard, sur l'exemple des juvéniles de soles (taille < 4 cm, N=200 individus par expérimentation). Afin de s'affranchir de toute influence trophique, les expérimentations ont été conduites avec du sable fin inerte (125 µm) et des tubes artificiels disposés aléatoirement au sein des différentes compartiments (D=0, 500 et 3000 ind.m^{-2}, Figure 45). Deux vitesses d'écoulement ont été testées (3 et 15 cm.s^{-1} à 5 cm au dessus du fond, mesures effectuées à l'aide d'un vélocimètre à ultrason de type Vectrino+), chaque expérimentation ayant été répliquée trois fois avec permutation des habitats afin d'éviter tout biais lié à d'éventuels effets de bords.

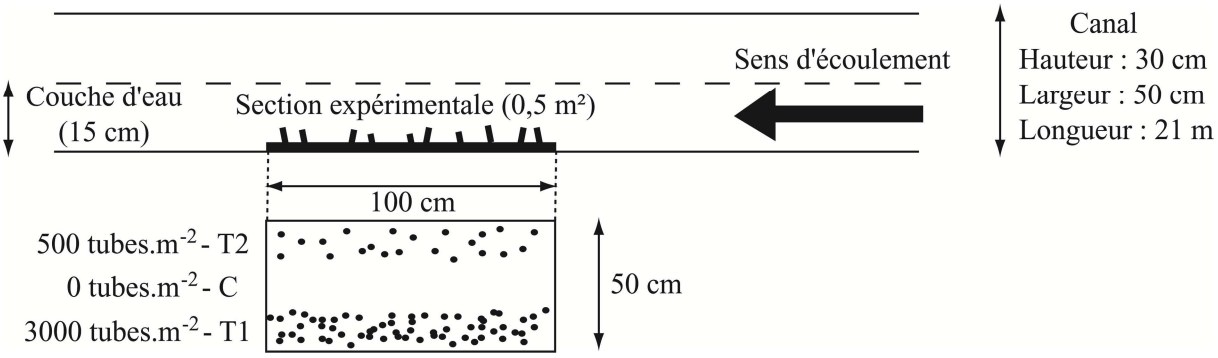


Figure 45 : Protocole expérimental : haut - coupe du canal hydrodynamique, bas - section expérimentale. Des lots de 200 juvéniles de sole ont été placés pendant 20h dans le canal et soumis à des vitesses d'écoulement de 3 et 15 cm.s^{-1}, puis dénombrées au sein de chacun des trois habitats (C, T1 et T2).

Aucune différence significative n'a pu être observée entre les sédiments sans (C) et avec tubes (T1 et T2, $p<0,05$). Si aucune sélection ne s'opère à une vitesse de 3 cm.s^{-1}, à une vitesse de 15 cm.s^{-1}, les juvéniles de soles montrent une préférence significative pour le lot T2 (500 tubes.m^{-2}, Figure 46).

[27] Rabaut M., Audfroid Calderon M., Van de Moortel L., Van Dalfsen J., Vincx M., Degraer S. & **Desroy N.**, *sous presse*. The role of structuring benthos for juvenile flatfish. *Journal of Sea Research*.

[28] Décrit par Olivier (1997) dans son ancienne configuration (13 m de longueur développée), ce canal a été récemment allongé pour améliorer la qualité de l'écoulement. Il accuse aujourd'hui une longueur développée de 21 m. En forme d'hippodrome, il a la particularité de fonctionner en circuit fermé.

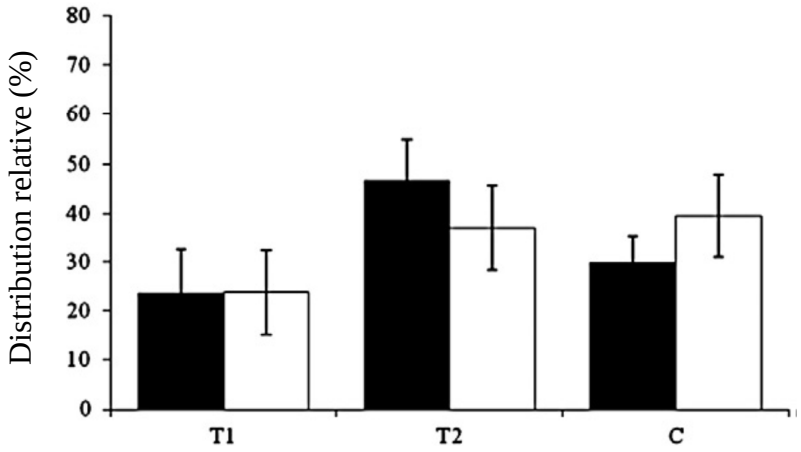


Figure 46 : Distribution relative des juvéniles de sole au sein des différents habitats (T1 : 3000 tubes.m^{-2}, T2 : 50 tubes.m^{-2} et C : aucun tube). En noir : vitesse d'écoulement de 15 cm.s^{-1}, en blanc : vitesse d'écoulement de 3 cm.s^{-1}.

Ces résultats suggèrent que la présence de structures épigées, en plus de concentrer la faune endogée, est susceptible de jouer un rôle de refuge pour les juvéniles de poissons plats, vis-à-vis de l'hydrodynamisme et/ou des prédateurs. Ils s'accordent avec divers travaux, dont ceux de Gibson (1994) soutenant l'idée que le choix de l'habitat dépend, pour les poissons plats, *pro parte* de leur capacité à s'enfouir dans le sédiment. Il est ainsi logique, compte tenu de leur taille, que les juvéniles aient sélectionné un sédiment avec une densité intermédiaire de tubes et que ce choix évolue, au fur et à mesure de leur croissance, vers des milieux plus ouverts.

2.4. Intérêt trophique pour l'avifaune

Les décomptes d'oiseaux (21) effectués lors des périodes de vive-eaux sur la banquette à *L. conchilega* entre les mois de février 2009 et janvier 2010, ont permis de recenser la présence de 22 espèces (**De Smet *et al.*, 2013**)[29]. Les espèces dominantes sont le bécasseau variable, l'huîtrier-pie, le pluvier argenté, le courlis et la barge rousse. Les densités obtenues (effectif moyen de 25810±14500 individus) ont été comparées aux valeurs issues des décomptes globaux effectués à l'échelle de la baie aux mois de janvier, mars, mai et septembre 2009 et janvier 2010. La densité d'oiseaux au sein de la banquette est ainsi en moyenne 47 fois supérieure à celle observée dans la baie. Bien que la banquette ne soit émergée, donc accessible, en moyenne que 46% du temps, la consommation liée à la fréquentation par les oiseaux est forte, estimée à 34 g PSLC.m^{-2}.an^{-1}, soit **environ 13 fois plus** qu'ailleurs en baie. L'analyse des fécès montre que si les oiseaux ont un comportement alimentaire opportuniste et s'alimentent sur la totalité de la faune associée, *L. conchilega* reste la proie dominante.

Le cas des banquettes à *L. conchilega* en Europe est donc très particulier. Alors que l'espèce peut être considérée comme une nuisance dans certains secteurs, dont la baie des Veys en raison des difficultés qu'elle occasionne aux conchyliculteurs (Ropert, 1999), les banquettes qu'elle constitue, lorsqu'elles sont suffisamment vastes et perennes, peuvent présenter un enjeu de conservation non négligeable pour les limicoles à l'échelle de l'Europe occidentale lors de leur hivernage et de leurs haltes migratoires (Godet *et al*., 2008b). Elles mériteraient à ce titre des mesures conservatoires adaptées.

[29] De Smet B., Godet L., Fournier J., **Desroy N.**, Jaffré M., Vincx M. & Rabaut M., 2013. Feeding grounds for waders in the bay of the Mont Saint-Michel (France) : *Lanice conchilega* serves as an oasis in the tidal flats. *Marine Biology* 160: 751-761.

Chapitre III – Surveiller pour mieux gérer

La recherche sur le domaine benthique doit aussi s'adapter à des enjeux plus opérationnels. De ce point de vue, il est aujourd'hui plus que temps, alors que nous vivons la sixième crise d'extinction des espèces (Barnosky *et al.*, 2011), d'initier une surveillance des écosystèmes marins d'une échelle locale à une échelle globale, de façon à anticiper les changements potentiels, voire les éviter (Pereira & Cooper, 2006).

Définir la cause réelle de la modification d'une communauté n'est toutefois pas aisé tant les interactions entre les différents phénomènes peuvent être fortes, notamment en zone côtière (Planque *et al.*, 2009). Le lien entre recherche, observation et surveillance doit donc être très intime et ces trois démarches, en perpétuelle interaction. L'expérience acquise dans le cadre de l'observation, qui peut se définir comme l'acquisition de connaissances scientifiques en lien avec la recherche, peut être réinvestie dans la mise en œuvre de réseaux de surveillance, dont les problématiques sont dictées par des contraintes réglementaires associées à des chaînes de décisions administratives. Ainsi, le Rebent (REseau BENThique) Bretagne, mis en place suite à la marée noire de l'Erika et au sein duquel les scientifiques se sont basés sur leur expertise pour définir une stratégie d'observation idéale, a servi de base de réflexion pour la mise en œuvre d'un réseau de surveillance benthique dans le cadre de la Directive européenne Cadre sur l'Eau (DCE). Le volet réglementaire de la DCE permet, et pour la première fois, d'assurer la pérennité d'un réseau de surveillance benthique alors que la mise en œuvre de l'observation se heurte, généralement rapidement, à des difficultés de financement et connaît des phases d'interruption. Cette directive fixe, à l'échelle de l'Europe, un objectif de qualité environnementale permettant un développement (ou le maintien) des ressources aquatiques et un fonctionnement satisfaisant de l'écosystème. Elle peut générer, compte tenu de l'état des milieux, des programmes de restauration ou de protection de l'intégrité biologique. L'idée de « qualité » des communautés benthiques implique la définition de conditions de références qui vont servir de standard pour détecter des causes et des niveaux de dégradation des communautés étudiées (Bellan *et al.*, 2002). Cette démarche est raisonnablement applicable dans les masses d'eau côtières (*sensu* DCE), bien que d'aucun considère qu'il n'existe plus de secteurs indemnes d'influence anthropiques (Muxika *et al*., 2007). Elle n'est pas envisageable cas dans les écosystèmes de transition, tous sous très forte influence des activités humaines (Dauvin *et al*., 2012). De plus, d'appliquer à ces milieux de transition, naturellement variables, des conditions de référence uniques relève de l'hérésie et nécessitera des approximations et de longs développements méthodologiques. Malheureusement, le temps de la recherche n'est pas toujours celui de la demande sociétale et de la prise de décisions administratives.

La caractérisation de l'état des communautés benthiques et le diagnostic prédictif de leur évolution spatio-temporelle nécessite la mise au point de méthodes d'évaluation. Cette démarche s'appuie, *via* la recherche et l'expertise, sur l'utilisation d'indicateurs biologiques, d'indices biotiques ou mieux d'approches multimétriques ou multicritères, qui rendent les évaluations plus pertinentes (Dauvin *et al.*, 2010). En Europe, beaucoup d'états membres ont développé et testé leurs propres métriques (Anonyme, 2007). Les intercalibrations effectuées au sein du Groupe d'Intercalibration Géographique Nord-Est Atlantique (GIG-NEA) ont montré toutefois que les tendances décrites par ces différentes méthodes sont similaires (Borja *et al*., 2007), ce qui a confirmé les propos de Diaz *et al.* (2004) qualifiant la prolifération des nouveaux indices de redondante et souvent injustifiée. Si la tendance est à vouloir résumer un ensemble de données témoignant de l'état écologique d'un écosystème sous la forme d'un indice global de type SMART [Simple, Measurable, Achievable, Realistic and Time-limited

(Dauvin, 2007)], de plus en plus de scientifiques considèrent qu'il s'agit d'une simplification excessive et que la majeure partie des informations qui ont conduit à cette valeur est ignorée. La démarche à suivre doit progressivement se structurer autour de l'établissement d'un diagnostic reposant sur un ensemble de métriques, dont certaines exprimant la fonctionnalité des systèmes [en particulier estuariens, Elliott & Quintino (2007)].

L'expertise que j'ai acquise par la recherche m'a naturellement amené à intervenir, pour le compte de l'Ifremer, lors de toutes les étapes de la mise en œuvre de la DCE à des niveaux régional, national et européen. Au niveau régional, il s'est agi de mettre en place le protocole de surveillance sur les côtes Normande, Picarde et du Nord-Pas de Calais. Au niveau national, mon action a porté sur le choix d'une méthode d'évaluation de la qualité biologique des communautés benthiques dans les masses d'eaux côtières (la démarche pour les eaux de transition étant en cours) ainsi qu'à la définition de la qualité des masses d'eaux côtières des façades Manche et Atlantique. Au niveau européen enfin, j'ai assuré l'intercalibration du M-AMBI avec les autres états membres.

1. Cadre institutionnel de la Directive Cadre sur l'Eau et objectifs

L'application de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) nécessite la mise en place de contrôles pour évaluer l'état écologique des Masses d'Eau Côtières (MEC) et de Transitions (MET) avec comme objectif l'atteinte du bon état en 2015 (CE, 2000). Le bon état est atteint si à la fois le bon état écologique et le bon état chimique sont atteints. L'ensemble des eaux côtières (dont la limite extérieure s'établit à un mille de la ligne de base et qui se réfèrent au type NEA 1/26) et des eaux de transitions (correspondant aux eaux de surfaces situées près des embouchures de rivières/fleuves et partiellement salines mais influencées par les eaux douces, se référant au type NEA 11), a fait l'objet d'un découpage en masses d'eau. Ces masses d'eau ont été définies en fonction de leurs caractéristiques physiques ainsi que des pressions qui s'y exercent.

Différents types de contrôles peuvent être exercés sur les masses d'eau :

1. le **contrôle de surveillance**, appliqué sur une sélection de masses d'eau considérées comme représentatives en se référant à la typologie préétablie. Les objectifs de cette surveillance sont de « *(...) concevoir de manière efficace et valable les futurs programmes de surveillance, évaluer les changements à long terme des conditions naturelles, évaluer les changements à long terme résultant d'une importante activité anthropique.* » (CE, 2000) ;
2. le **contrôle opérationnel**, appliqué sur les masses d'eau présentant un Risque de Non Atteinte du Bon Etat Ecologique (RNABE) d'ici 2015, afin d'en dresser l'état et d'en évaluer les changements dus aux programmes de mesure mis en place ;
3. le **contrôle additionnel**, requis pour les zones protégées (notamment les zones de protection d'habitat et/ou d'espèces résultant des directives européennes "Oiseaux" et "Habitats"), risquant de ne pas répondre à leurs objectifs environnementaux) ;
4. le **contrôle d'enquête**, appliqué aux Masses d'Eau présentant un RNABE pour des raisons inconnues, ainsi qu'aux zones touchées par des pollutions accidentelles, pour lesquelles le benthos est un indicateur privilégié de l'ampleur et de l'incidence des contaminations.

La DCE impose par ailleurs que les résultats soient exprimés sous la forme d'un "Ecological Quality Ratio" (EQR), correspondant au rapport entre la valeur prise par un indice biotique benthique (dont le choix incombe à chaque Etat Membre) au moment de l'observation et la condition de référence. L'EQR, qui varie généralement entre 0 (mauvais état) et 1 (très bon état) se décline en cinq classes ou EcoQ ("Ecological Quality") correspondant à des états mauvais, médiocre, moyen, bon et très bon.

2. Indices biotiques benthiques

2.1. Définitions

Il existe une confusion terminologique en ce qui concerne les concepts d'indicateurs et d'indices. Quelques précisions s'avèrent donc indispensables à ce sujet. Selon la définition de Blandin (1986, *in* **Dauvin *et al*. 2002**)[30], un **indicateur biologique** est un organisme ou un ensemble d'organismes qui (par référence à des variables biochimiques, éthologiques ou écologiques) permet de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un éco-complexe et de mettre en évidence aussi précocement que possible, leur modifications, naturelles ou provoquées. Il peut être rapproché de la notion d'**espèce indicatrice**, dont la présence et l'abondance relative alertent quant à l'existence de déséquilibres au sein du milieu ou dans le fonctionnement de la communauté. Levrel (2007) signale que cette sonnette d'alarme peut quelquefois fonctionner à mauvais escient, l'évolution des espèces indicatrices pouvant être liée à des effets aléatoires. Ainsi, l'effondrement d'une espèce indicatrice suite à l'apparition d'un virus ne traduira pas un dysfonctionnement de l'écosystème mais simplement l'apparition d'une épizootie.

Lorsque plus d'un indicateur est employé pour interpréter un phénomène, ils peuvent être combinés sous formes d'**indices**, généralement qualifiés de biotiques. Un indice idéal, c'est-à-dire résumant en une valeur unique représentative d'une somme importante d'informations écologiques sur les communautés benthiques, doit répondre à deux conditions (Grall & Coïc, 2005) :

1. être indépendant des facteurs externes (il doit être indépendant de la taille de l'échantillonnage, du type d'habitat, du degré d'identification taxonomique) ;
2. être capable de refléter les différences entre les communautés, en relation avec les facteurs de perturbation, qu'il s'agisse de la richesse spécifique, de l'équitabilité de la distribution des espèces ou du caractère sensible ou tolérant des espèces. C'est ce qui définit son pouvoir discriminant.

Pour être validé, un indice doit, en plus, répondre à deux critères : être pertinent et efficace (Beliaeff & Pelletier, 2011). La pertinence d'une métrique s'appuie sur son pouvoir discriminant et l'existence de valeurs de références quantitatives alors que son efficacité, ou capacité à déceler un type de perturbations défini, repose sur sa précision, sa puissance statistique et la faisabilité de sa mise en œuvre (réalisation technique facile, coût peu élevé, rapidité de mise en œuvre, interprétation facile).

Si la transformation de jeux de données complexes (espèces/abondances) en indices simples traduisant l'état d'une communauté est séduisante, Washington (1984) insiste sur le fait qu'elle peut toutefois se révéler trompeuse par l'extrême simplification de situations complexes. En réponse à un souci de meilleure objectivité se sont donc développé les **approches multicritères**. Elles ont pour but de combiner la mesure de plusieurs paramètres (indices biotiques et/ou indicateurs biologiques) pour évaluer de façon plus pertinente l'intégrité biologique des communautés étudiées. Cette technique d'évaluation, adoptée initialement par les Etats-Unis, intègre généralement trois critères relatifs à la santé des populations, à la structure et la composition des communautés et à la structure trophique (voir Bellan *et al*., 2002 pour plus de détails). L'idée de qualité sous-entend l'existence de sites exempts de stress anthropiques où les conditions de vie sont optimales (dites de références). Cette ligne de base doit permettre de détecter l'ampleur de la dégradation et de caractériser tout écart aux conditions « normales». Cependant, l'association de différentes métriques dans un indice unique masque les variations des différentes composantes. Certains auteurs considèrent qu'il s'agit d'une simplification à outrance, la majeure partie des informations

[30] Dauvin J.C. (coord.), 2002. Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. *Patrimoines Naturels* 57: 346 p.

ayant conduit à cette valeur étant ignorée. L'utilisation de ces indices ne doit pas faire oublier les informations qui permettent l'évaluation.

Indicateurs et indices ont fait l'objet de critiques, notamment de Warwick (1993), qui considèrent que ces notions sont trop empiriques et ne s'appuient pas assez sur des concepts d'écologie théorique. Si ce point ne peut être totalement contesté, il n'en demeure pas moins que ces méthodes sont déclarées opérationnelles mais dans un contexte très standardisé. L'attente des gestionnaires étant toujours plus pressante en matière d'évaluation de la qualité de l'environnement, ils ne peuvent attendre les résultats de la recherche. De fait, les méthodes proposées ne peuvent être validées et restent sujettes à controverses. En réponse à cela, l'empirisme ne peut donc être évité, aussi critiquable [voire « irritant » selon les termes de Blandin (1986)] que cela puisse être.

2.2. Etat de l'art succinct

La thématique visant à évaluer la qualité des milieux benthiques n'est pas nouvelle, mais la mise en place de politiques ambitieuses (DCE en Europe, Clean Water Act aux Etats-Unis ou National Land and Water Ressources Audit en Australie) a catalysé les recherches en la matière. Ainsi, environ 1900 publications scientifiques relatant des travaux menés en lien avec l'application de la DCE sur les eaux de surface européennes pouvaient être recensées dans la base SCOPUS à la date du 4 décembre 2009 (Hering *et al*., 2010). Les communautés macrozoobenthiques, notamment de substrats meubles, constituant un support particulièrement intéressant pour le développement d'indices biologiques, de nombreux outils ont été développées afin de les utiliser pour évaluer la qualité des masses d'eau côtières. Dès le début des années 2000, Diaz *et al*. (2004) recensait déjà **64 indices dédiés au benthos**, dont 32 s'appliquant exclusivement aux communautés macrozoobenthiques. Cette multiplication des nouveaux indices biologiques, que Diaz *et al*. (2004) n'hésitent pas à qualifier de redondante et d'injustifiée, souligne toutefois l'impossibilité d'appliquer une métrique unique à l'ensemble des communautés benthiques de substrats meubles.

Les indices couramment utilisés peuvent être classés, selon leur nature en quatre catégories : les méthodes univariées, multivariées, multimétriques et fonctionnelles (voir Grall & Coïc, 2005 pour une synthèse plus exhaustive).

2.2.1. Méthodes univariées

Du fait de leur simplicité, les méthodes univariées ont longtemps été privilégiées pour caractériser les tendances générales des communautés. Cependant, ne prenant pas en compte les espèces, elles ne permettent pas d'étudier les évolutions de la composition spécifique des communautés. Trois types d'indices se distinguent :

1. les descripteurs statistiques permettant de décrire quantitativement les peuplements benthiques ;
2. les indices de diversité illustrant la complexité des peuplements benthiques ;
3. les méthodes graphiques et distributionnelles permettant d'étudier la structure des peuplements benthiques à partir de l'analyse de courbes de dominance k ou d'abondance et de biomasse.

2.2.2. Méthodes multivariées

Généralement plus sensibles que les analyses univariées, les méthodes multivariées visent principalement à définir des groupes de stations ou d'espèces biologiquement homogènes et leur relation avec les caractéristiques environnementales. Les résultats peuvent ensuite être expliqués finement par les données environnementales afin d'identifier les mécanismes reliant les peuplements aux conditions du milieu [procédure BIO-ENV (Clarke & Ainsworth, 1993)]. Ces outils permettent également d'attribuer, à l'instar du Benthic Response

Index [BRI, Smith *et al*., 2001)], des valeurs objectives à certains paramètres difficiles à quantifier comme la sensibilité des espèces à la pollution.

2.2.3. Méthodes multimétriques

Les méthodes multimétriques intègrent plusieurs paramètres représentatifs de l'état du peuplement benthique afin d'en avoir une vision globale. Sensibles aux variations de plusieurs paramètres, elles ont l'avantage de mettre en évidence une modification globale des conditions environnementales. Ces outils permettent :

1. de comparer une richesse spécifique ou une abondance théorique aux données mesurées [principe du Coefficient de Pollution ou CoP (Satsmadjis, 1982)] ;

2. de mesurer l'expression globale d'une perturbation sur la base de l'étude de plusieurs paramètres [toxicité du milieu, contamination chimique/métallique et altération de la structure des peuplements benthiques pour l'infauna Ratio-To-Reference of sediment quality triad [RTR (Long & Chapman, 1985)] et divers attributs biologiques dont la diversité des espèces, leurs abondances et biomasses ainsi que l'abondance (exprimée en pourcentage) de taxa indicateurs de pollution pour le Benthic Index of Biotic Integrity ou B-IBI (Weisberg *et al.*, 1997)]. Si le développement de cette dernière méthode semble lourd, puisqu'il s'appuie sur des mesures robustes et représentatives de l'état de pollution d'un milieu, il permet de dégager une bio-classification de la qualité des eaux moins réductionniste en considérant la complexité des écosystèmes.

2.2.4. Méthodes fonctionnelles

Ces méthodes, de loin les plus intéressantes, s'appuient sur l'idée, développée par Pearson & Rosenberg (1978) que l'étude d'un milieu doit s'adosser sur des groupes d'espèces indicatrices. Elles sont construites sur le fait que les espèces, classées en cinq groupes écologiques depuis les plus sensibles aux plus tolérantes à la pollution, se succèdent selon un modèle constant de répartition (pouvant être modulé par les conditions du milieu et notamment la nature du substrat) le long d'un gradient de pollution. Elles se subdivisent en quatre catégories :

1. les méthodes basées sur les espèces indicatrices, à l'image de l'indice annélidien de pollution (rapport entre les sommes des dominances des espèces « indicatrices de pollution » (Bellan, 1980) et des espèces « indicatrices de la pureté de l'eau » ou l'Indicator Species Index [ISI (Rygg, 2002)] et le Benthic Quality Index [BQI (Rosenberg *et al*., 2004)]. Ces deux dernières méthodes s'appuient sur l'idée que les espèces sensibles sont plus souvent présentes dans les échantillons ayant une forte diversité alors que les espèces tolérantes seront prépondérantes dans les échantillons ayant une faible diversité. Leur intérêt est que, contrairement aux autres indices, en se basant sur la méthode de raréfaction de Hulbert (Hulbert, 1971) et le calcul d'un ES100 (ISI) ou d'un ES50 (BQI), elle offre une définition objective de la sensibilité et de la tolérance des espèces.

2. les méthodes basées sur les groupes écologiques dont le tableau 5 rappelle la définition. Selon le gradient de pollution, les cinq groupes écologiques vont se succéder selon quatre grandes étapes entre lesquelles s'intercalent des phases de transition.

Tableau 5 : Groupes écologiques et trophiques 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 déposivores 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	- déposivores tubicoles de surface profitant du film superficiel de chargé de MO
IV	Opportunistes de second ordre	- cycle de vie court (souvent <1 an) proliférant dans les sédiments réduits	- déposivores de subsurface
V	Opportunistes de premier ordre	- prolifèrent dans les sédiments réduits sur l'ensemble de leur épaisseur jusqu'à la surface	- déposivores

Cette approche est pénalisée par des attributions parfois incertaines d'espèces aux groupes écologiques du fait du manque de connaissances sur certains taxa ou de désaccord entre scientifiques. Ces méthodes regroupent l'indice biotique (Glemarec & Hily, 1981), l'Indice d'Evaluation de l'Endofaune Côtière [I2EC, dont l'un des avantages est de bien illustrer la réponse des peuplements aux polluants organiques et métalliques (Grall & Glémarec, 2003)], le Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods index [BOPA qui, pour s'affranchir de l'incertitude liée à la classification des espèces au sein de groupes écologiques, met en avant le principe de suffisance taxonomique en ne considérant que deux groupes zoologiques bien connus, l'un opportuniste (polychètes) et l'autre sensible (les amphipodes, Dauvin & Ruellet, 2007)] ou l'AZTI Marine Biotic Index [AMBI (Borja *et al*., 2000) et le Bentix (Simboura & Zenetos, 2002) pondérant le pourcentage de chaque groupe écologique (cinq pour l'AMBI et deux pour le bentix) présent par le poids de sa contribution dans la représentation du niveau de perturbation.

3. les méthodes basées sur les groupes trophiques représentées par l'Infaunal Trophic Index [ITI (Mearns & Word, 1982)] qui considère que des communautés en bon ou mauvais états sont dominées respectivement par des organismes filtreurs ou déposivores de sub-surface.

4. les méthodes synthétiques, dont la principale illustration est le Multivariate-AMBI [M-AMBI Muxika *et al.*, 2007)] qui combine dans une analyse factorielle puis une analyse discriminante les valeurs de l'AMBI, de la diversité de Shannon-Wiener et de la richesse spécifique. Certains auteurs suggèrent également des méthodes combinant différents indices et auxquels sont attribués des scores tel le Macrobenthic Index of Sheltered Systems ou MISS (Lavesque *et al.*, 2009).

3. Surveillance des masses d'eau côtières des façades Manche-mer du Nord et Atlantique

3.1. Choix et validation d'une méthodologie

3.1.1. Sélection d'une métrique

Pour mener à bien cette tâche qui incombait à l'Ifremer au regard de la convention signée, à l'époque, avec le soutien de l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA), j'ai piloté à partir de 2006 un groupe de réflexion restreint [composé de Hugues Blanchet (Station Biologique d'Arcachon – Université de Bordeaux), J. Grall (Institut Universitaire Européen de la Mer – Université de Brest) et P.G. Sauriau (CNRS-UMR LIENS)]. Ce travail, en cours de valorisation, n'a pour le moment n'a fait l'objet que de rapports internes ou de notes à destination de l'ONEMA, dont le contenu est synthétisé ci-dessous.

Le choix d'une méthode permettant de répondre aux exigences de la DCE en milieu côtier a été rendu complexe par la profusion d'indices existant. Tous les indices proposés dans le cadre de la DCE reposent sur la classification (objective ou subjective) des espèces selon leur tolérance à l'enrichissement en matière organique et ne mettent pas ou très mal en évidence les dysfonctionnements associés à d'autres types de pollutions telles les contaminations chimiques (organiques et métalliques) ou l'acidification et le niveau d'eutrophisation des eaux ou de perturbations associées à la dégradation des habitats ou la prolifération d'espèces non-indigènes. L'urgence de la situation imposait le choix d'une métrique déjà existante, même imparfaite, et son analyse critique. Deux des métriques les plus utilisées en Europe (le M-AMBI et le BQI) ont été retenues et testées sur des jeux de données variés [*i.e.* les communautés benthiques côtières de sables fins plus ou moins envasés que la DCE recommande de cibler, localisées entre la frontière belge et le cap d'Antifer **(Desroy *et al.*, 2003)**[1], en baie de Seine orientale (Janson, 2007), en Rance maritime **(Desroy & Retière, 2004)**[13], en Rade de Brest (données non publiées, J. Grall), dans le bassin de Marennes-Oléron et les pertuis Charentais (données non publiées, P.G. Sauriau) et dans le bassin d'Arcachon (hors herbier, données non publiées H. Blanchet]. Le choix de ces métriques, dont aucune ne s'avérait entièrement satisfaisante, a été partiellement guidé par le fait que la quasi-totalité des états membres du Groupe d'Intercalibration Géographique Nord-Est Atlantique (GIG-NEA) aient, à l'époque, adopté des méthodes basées sur au moins un de ces deux indices.

Le choix s'est porté vers le **M-AMBI**, méthode robuste déjà éprouvée sur de nombreux jeux de données provenant de zones géographiques différentes (Borja *et al.*, 2008) pour diverses raisons.

La capacité de cette méthode à mettre en évidence un état de perturbation a été testée le long de gradients de perturbation situés sur cinq sites différents (Borja *et al*., 2011). Un total de 14 pressions associées aux types de pollutions et au nombre de sources, aux pertes d'habitats, au niveau et au type d'industrialisation et aux activités maritimes ont été référencées et indexées [de 1 (faible) à 3 (élevée)] à dire d'experts de façon à définir un indice de pression sur 42 stations retenues pour cette étude. Les régressions les plus significatives sont obtenues avec le Benthic Assessment Tool ou BAT (Marques *et al*., 2009), le Norvegian Quality Index ou NQI (Borja *et al*., 2007) et le M-AMBI (Figure 47). Tout en tenant compte du caractère arbitraire que peut constituer le dire d'experts pour l'attribution d'un niveau de pression, le coefficient de détermination attribué au M-AMBI est supérieur à celui du BQI, qui n'est que de 0,41. A contrario, le BQI se révèle mieux corrélé au carbone organique dans les sédiments que le M-AMBI (Labrune *et al*., 2012).

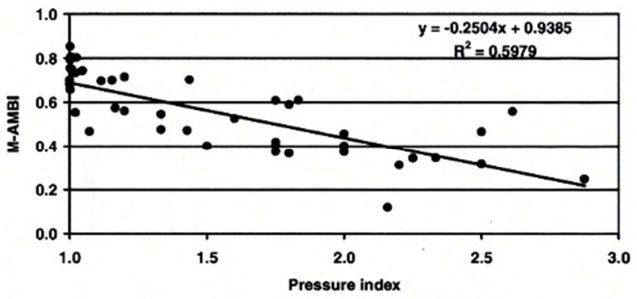


Figure 47 : Régression entre le M-AMBI et l'index de pression (d'après Borja *et al.*, 2011).

Le M-AMBI intègre en outre un indice, l'AMBI, capable de réagir à quelques perturbations autres que la simple surcharge en matière organique. Des corrélations significatives ont pu être mises en évidence avec plusieurs métaux tels le cadmium, le chrome, le cuivre, le nickel et le plomb ($p<0,01$), mais pas l'arsenic et le mercure (Figure 48),

ainsi que les composés polychlorobiphényles (Borja *et al*., 2000). Aucune relation n'apparaît en revanche avec les hexachlorocyclohexanes, les hydrocarbures poly-aromatiques et le dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT), autres substances couramment rencontrées. Malgré tout, et bien que Grall *et al*. (2003) et Simboura *et al*. (2007) défendent l'existence de relations entre l'appartenance à un groupe écologique et la tolérance aux métaux lourds ou contaminants organiques, la capacité à détecter l'impact de pollutions autres que celles liées à un enrichissement non-naturel en matière organique reste faible. Conscients des limites de cet indice, Borja & Muxika (2005) préconisent, dans ce cas, l'utilisation d'autres métriques pour un meilleur diagnostic. Ce « défaut » pourrait être corrigé par la nouvelle version de l'AMBI intégrant la biomasse et la production, actuellement en cours d'élaboration par Muxika *et al*. (2012).

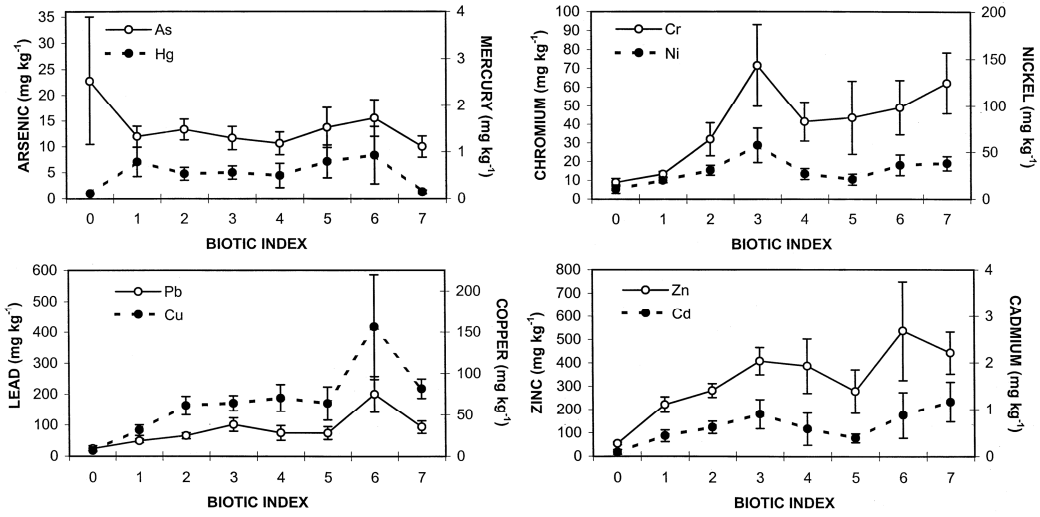


Figure 48 : Valeurs moyennes (±ET) de l'indice biotique (AMBI) prises en présence de différentes teneurs en métaux lourds (d'après Borja *et al.*, 2000).

Le M-AMBI permet également de contourner partiellement la difficulté à définir les conditions de références qui imposeront les seuils de caractérisation de la qualité du milieu. Cette métrique supporte en effet que des stations étudiées puissent présenter une faune plus diversifiée et/ou abondante que les conditions de référence prédéfinies. L'analyse multivariée associant les indices de richesse spécifique et de diversité et l'AMBI, normalise les conditions rencontrées par rapport aux conditions de références qui correspondent aux très bon et très mauvais états écologiques (Muxika *et al*., 2007). La possibilité d'automatiser aisément le calcul sous R (collaboration D. Soudant – Ifremer Nantes) permet de plus une inter-opérabilité avec la base de données Quadrige², référentiel officiel de saisie des données acquises dans le cadre de la DCE et un calcul direct.

Cette métrique a été préférée au BQI[31], bien que celui-ci attribue sur une base statistique et donc très objectivement (en s'affranchissant des éventuels biais liés aux dires d'experts), un taux de sensibilité à chacune des espèces. Ce taux de sensibilité est obtenu en considérant la répartition des espèces sur un gradient de stations non perturbées à perturbées, la valeur de tolérance d'une espèce ($ES50_{0,05}$) étant donnée à partir de la répartition de l'espèce

[31] La philosophie de cette méthode est qu'à une faible richesse spécifique correspond une perturbation maximale et qu'à une richesse spécifique importante correspond un état non perturbé. Ce postulat s'oppose au paradigme de Pearson & Rosenberg (1978) stipulant qu'un enrichissement modéré peut stimuler la diversité biologique et la production au sein d'une communauté. Cette notion a été formalisée par Connell (1978) dans sa théorie intitulée "Intermediate Disturbance Hypothesis" qui considère qu'une faible perturbation a pour effet de dynamiser une communauté benthique et d'éviter son "vieillissement".

selon son ES50 (voir Rosenberg *et al*., 2004 pour plus de détails). La mise en œuvre de cet indice nécessite toutefois un jeu de données assez conséquent pour définir des valeurs d'$ES50_{0.05}$ pertinentes pour chacune des espèces. Les auteurs utilisent en effet un jeu de données de plus de 1000 échantillons pour un type sédimentaire et une province donnée, équivalence dont on ne dispose pas dans le cadre de la DCE.

Le M-AMBI est pourtant loin d'être la méthode idéale. Basée sur les groupes écologiques, elle souffre d'une méconnaissance de l'écologie des espèces. L'attribution de certaines espèces à un groupe écologique est parfois incertaine ou sujette à désaccord entre scientifiques du fait d'un manque de connaissances. L'affectation à un groupe de ces espèces à la biologie méconnue, se fait en effet souvent à partir des connaissances disponibles sur la base d'espèces taxonomiquement proches. La résolution taxonomique nécessaire étant l'espèce, la nomenclature doit évidemment être la plus être à jour possible. De plus, certains auteurs recommandent d'ajuster ces affectations à l'écorégion concernée (Zettler *et al*., 2007). Une alternative, pour minimiser les erreurs de classification, est de réduire le nombre de groupes comme l'ont proposés Simboura & Zenetos (2002) pour le Bentix, qui ne s'appuie que sur deux classes. Le corollaire direct est alors une détection moins pertinente des niveaux intermédiaires entre très bon et mauvais états écologiques (Borja *et al.*, 2004). La liste affectant un groupe écologique à une espèce étant réactualisée au fil des connaissances ou de l'évolution des avis d'experts, il devient délicat de comparer des états définis à des années différentes (et donc basés sur des listes différentes). Ainsi, une espèce telle l'annélide polychaete *Pectinaria koreni* déclassée du groupe I (espèces sensibles) vers le groupe IV (espèces opportunistes de second ordre) à simples dires d'expert entraîne des déclassements, quelquefois sévères, des masses d'eau où elle est présente **(Nebout *et al*., 2010)**[32]. Il serait tentant de disposer d'une liste de référence figée, mais elle ne pourrait *de facto* plus intégrer les avancées des connaissances sur la biologie des espèces.

Le choix de cette méthode alimente le débat concernant la **suffisance taxonomique**, préconisée par Dauvin *et al*. (2003). La nécessité d'une détermination au niveau spécifique n'est pas sans poser problème puisqu'elle est souvent source d'erreurs comme le montrent certaines études d'intercalibration entre laboratoires, dont celle de Schilling *et al*. (2006). Cette dernière étude met en évidence que, sur 22 espèces tests, 25% des laboratoires participants ont un taux d'erreur supérieur à 20%.

D'un point de vue analytique enfin, du fait de l'intégration d'une analyse factorielle des correspondances dans le processus de calcul, l'état écologique d'une même station est susceptible d'évoluer (de façon très mineure) selon le jeu de données initial (Dauvin & Ruellet, 2008). Dans le cadre de l'application pour la DCE, l'application de cette méthode doit donc se faire selon des règles strictes et notamment la définition d'une liste de stations officielle.

Tel que le définit Ellis (1985), le principe de suffisance taxonomique s'appuie sur la détermination des taxa au niveau suffisant pour permettre la détection de changements au sein de communautés benthiques sous contraintes. En termes de bio-évaluation, l'application de cette méthode nécessite toutefois le développement d'indicateurs adaptés (Grant *et al.*, 1995). Si cette méthode peut s'avérer séduisante pour estimer rapidement la « biodiversité » sur de grandes superficies ou son évolution au sein de milieux très bien connus, elle n'est toutefois pas sans risques (Terlizzi *et al.*, 2003). Si dans certains cas, la détermination à un niveau spécifique ou supérieur n'engendre pas de différences majeures sur la définition des patrons de distribution des assemblages, cette option peut entraîner la non-détection d'espèces à rôle(s) fonctionnel(s) essentiel(s) ou endémiques. Sur le fond, la suffisance

[32] Nebout T., **Desroy N.** & Le Mao P., 2010. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2009. District Seine-Normandie. *Rapport Ifremer RST.DOP-LER/FBN-09-015*. 80 p.

taxonomique est incompatible avec le concept de biodiversité. Si limiter la disparition d'espèce est l'un des enjeux de la biologie de la conservation, il est illusoire de penser agir efficacement sans considérer l'espèce. Enfin, le côté le plus obscur de cette approche est sans doute, qu'alors que nous entrons dans « l'ère de la biodiversité », de contribuer à la crise de la taxonomie (Pimm & Lawton, 1998).

3.1.2. Définition des conditions de références

La procédure inhérente au M-AMBI impose la définition de valeurs de références, relatives à un très bon et un mauvais état, pour les trois paramètres qu'elle intègre : la richesse spécifique, la diversité de Shannon-Wiener et l'AMBI. La DCE autorise quatre méthodes pour définir les conditions de référence applicables à un site :

1. la comparaison avec un site non perturbé ;
2. l'utilisation de données historiques ;
3. l'utilisation de modèles mathématiques ;
4. le jugement d'expert.

Il existe malheureusement peu d'écosystèmes exempts de perturbations anthropiques et si certaines masses d'eau ont fait l'objet de suivis réguliers, elles demeurent peu nombreuses. Ces données, lorsqu'elles sont disponibles, étant souvent trop récentes, les conditions de références ont dues été définies sur la base de jugements d'experts.

L'idée initiale fut, à partir de l'analyse de jeux de données, de définir des conditions distinctes pour les façades Manche et Atlantique. Furent ainsi considérées les communautés benthiques côtières de sables fins plus ou moins envasés intertidales et subtidales localisées entre la frontière belge et le cap d'Antifer (Desroy *et al*., 2003), en baie de Seine orientale (Janson, 2007), en Rance maritime (Desroy & Retière, 2004), en Rade de Brest (données J. Grall), dans le bassin de Marennes-Oléron et les perthuis Charentais (données P.G. Sauriau) et dans le bassin d'Arcachon [hors herbier (données H. Blanchet)] ainsi que les sables fins de la baie d'Audierne (données J. Grall) et de la côte landaise (données H. Blanchet). Une analyse des données, suivies de plusieurs simulations, a permis d'une part de montrer que les valeurs des trois paramètres requis différaient peu d'une façade à l'autre et, d'autre part, de définir des valeurs de référence pour trois types d'habitats : les sables fins plus ou moins envasés subtidaux, les sables fins plus ou moins envasés intertidaux et les sables fins battus (majoritaires ou exclusifs dans certaines masses d'eau, Tableau 6). La zone intertidale mérite en effet d'être suivie si elle est bien représentée dans la masse d'eau (>30% de la surface) ou lorsque l'échantillonnage du milieu subtidal est difficile (limitation de l'accès, houle, type de substrat…). Au sein des substrats meubles, la priorité est donnée aux sédiments fins (vases, sables vaseux, sables fins et éventuellement sables moyens). Les valeurs relatives au très bon état pour les trois paramètres intégrés dans le calcul du M-AMBI, correspondent au percentile 95 des valeurs observées.

Tableau 6 : Conditions de référence applicables aux communautés de sables fins plus ou moins envasés des côtes de la Manche et de l'Atlantique, pour le calcul du M-AMBI (TBE : très bon état. ME : mauvais état).

Sables fins plus ou moins envasés subtidaux			
Référence	Richesse spécifique	Diversité de Shannon-Wiener	AMBI
TBE	58	4	1
ME	1	0	6
Sables fins plus ou moins envasés intertidaux			
Référence	Richesse spécifique	Diversité de Shannon-Wiener	AMBI
TBE	35	4	1
ME	1	0	6
Sables fins battus			
Référence	Richesse spécifique	Diversité de Shannon-Wiener	AMBI
TBE	15	3,5	1
ME	1	0	6

A titre de comparaison, les valeurs retenues pour les côtes espagnoles sont, pour la définition du très bon état de référence, une richesse spécifique de 42, une diversité de Shannon-Wiener de 4 et une valeur d'AMBI de 1.

La notion d'état de référence fait débat. Pour les scientifiques, la quête d'une référence passée permettant de comparer les états présents et à venir est utopiste. C'est de plus une erreur de s'appuyer sur un repère fixe dans une nature en perpétuelle évolution. S'il y a des invariants à trouver, ils sont plutôt à rechercher du côté des fonctions écologiques assurées et des services rendus que des espèces (Lévêque *et al.*, 2011). Sur un plan juridique, la notion de référence est utilisée lorsqu'un dommage environnemental est porté devant les tribunaux pour compensation financière. Cet état représente la situation avant dommage pour indemniser les victimes. Enfin, d'un point de vue social et sociétal, la référence est un principe très ancré, faisant appel à nos souvenirs d'enfance et nos emprises sur nos milieux de vie.

La référence *sensu* DCE, approche conservationniste, est considérée comme une sorte d'étalon pour décliner, sur tous les milieux, une même gestion de routine : identifier les causes d'impacts, corriger ces impacts par des réponses adaptées [modèle DPSIR (Driving forces, Pressions, States, Impacts, Responses)]. Le succès de cette notion doit beaucoup à la logique du gestionnaire, de l'évaluation et de l'optimisation économique. Elle permet une comparaison des options dans une logique de restauration (Lévêque *et al.*, 2011).

3.1.3. Intervalle de confiance

Il est indispensable que la valeur calculée pour une station donnée soit accompagnée d'un **intervalle de confiance**. Tel est déjà le cas pour des paramètres comme l'oxygène dissous ou la teneur en chlorophylle. En ce qui concerne le paramètre « invertébrés benthiques », la démarche est actuellement en cours. Les intervalles de confiance et les probabilités d'appartenance à chacune des classes des valeurs sont obtenus par l'application de la méthode de ré-échantillonnage du bootstrap (Davidson & Hinkley, 1997), en calculant une distribution de probabilité des abondances par espèces à partir des réplicats. Cette étape est destinée à contourner le fait que, généralement, le bootstrap ne doit pas être appliqué sur des échantillons de taille inférieure à trente observations (Chernick, 2007). En dessous de ce seuil, c'est en effet la représentativité de l'échantillon qui est en question et avec elle, la pertinence des estimations.

3.1.4. Intercalibration et définition des EQR (Ecological Quality Ratio)

Chaque Etat membre étant libre de choisir l'indicateur benthique qui lui convient, il était nécessaire d'ajuster les seuils retenus et d'harmoniser la classification de l'état écologique des peuplements benthiques. J'ai assuré cette tâche pour la métrique retenue par la France au sein d'un groupe d'intercalibration regroupant des représentants des différents états membres. Compte tenu du retard accumulé depuis 2000 dans l'application de la DCE et comme d'autres états membres, la France n'a pu participer *sensu stricto* à cet exercice d'intercalibration.

Les comparaisons effectuées entre les indices retenus par le Royaume-Uni, l'Espagne, le Danemark et la Norvège montrent que les tendances décrites sont similaires [similarité comprise entre 67 et 83% (Figure 49, Borja *et al*., 2007)]. Les divergences portent essentiellement sur les sédiments fins dont certains peuvent être naturellement riches en matière organique et donc en espèces tolérantes.

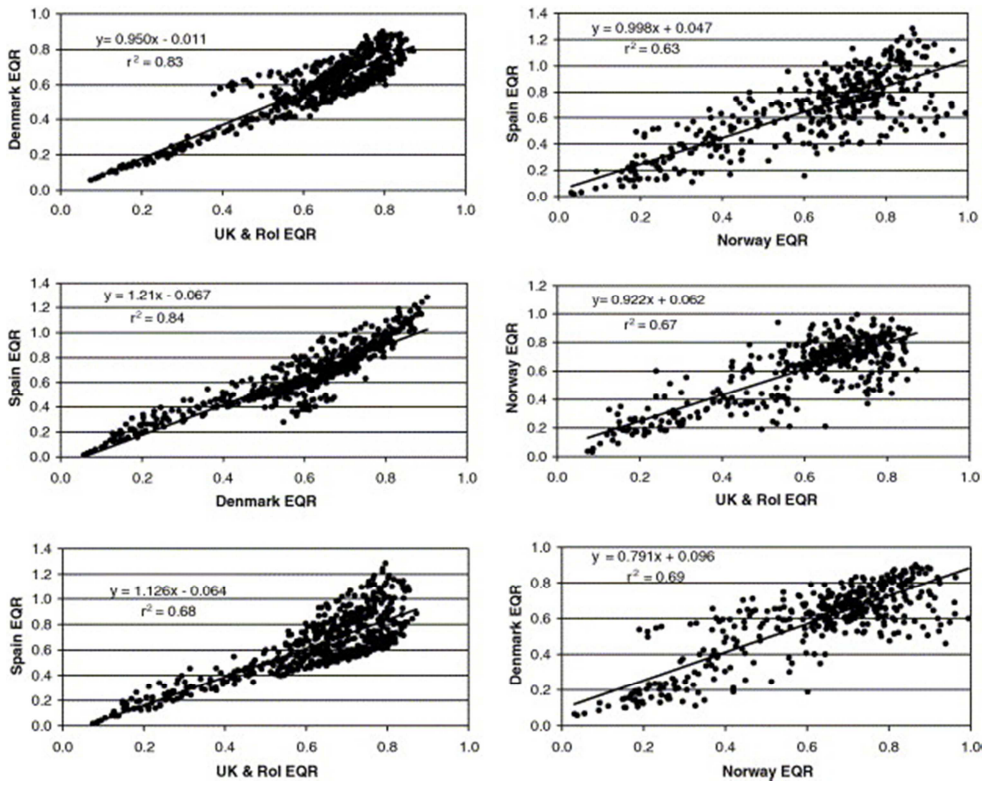


Figure 49 : Régression entre les EQR obtenus à l'aide des métriques adoptées par le Royaume-Uni (UKI – United Kingdom Index), l'Espagne (M-AMBI), le Danemark (DKI – Danish Quality Index) et la Norvège [NQI – Norwegian Quality Index (Borja *et al*., 2007)].

Les valeurs seuils retenues pour la France, après validation des simulations par dires d'expert, furent finalement calquées sur celles de l'Espagne (Tableau 7). La limite entre le « bon état » et « l'état moyen » est ténue, se situant entre le « légèrement » et le « modérément » perturbé.

Tableau 7 : Seuils retenus pour les masses d'eau côtières françaises.

Classes	[0-0,20]	]0,20-0,39]	]0,39-0,53]	]0,53-0,77]	]0,77-1]
Etat écologique	Mauvais	Médiocre	Moyen	Bon	Très bon

Le bilan présenté par le groupe d'intercalibration n'a toutefois pas été validé par l'aréopage ECOSTAT mandaté par l'Union Européenne, considérant que les relations entre pressions et impact (ou réponse des indices) ne sont pas suffisamment probantes dans tous les sites considérés. Cette critique pointe la véritable difficulté associée à la validation d'indices, qui est de définir, au regard des données dont on dispose actuellement, leur réponse aux différents types de pressions et à leur ampleur. La démarche doit donc être prolongée par des travaux complémentaires. La non-désignation de stations de référence (approche de type « benchmarking ») est également pointée du doigt par l'Union Européenne. Pourtant, quel scientifique peut aujourd'hui encore croire à l'existence de secteur indemne (« pristine ») sur le littoral français (et plus généralement européen) ?

Quoi qu'il en soit et malgré les moyens mis en œuvre, de nombreux scientifiques considèrent que l'objectif d'atteinte du bon état écologique pour l'ensemble des eaux de surface d'ici 2027 est trop ambitieux et irréalisable dans le temps imparti. Hering *et al*. (2010) affirment qu'il est **illusoire, après plus d'un siècle de dégradation, d'envisager une restauration complète des écosystèmes aquatiques dans un délai de 15 voire même 30 ans**.

L'évaluation de l'état écologique des eaux littorales repose sur un ensemble de paramètres physico-chimiques et d'éléments de qualité biologique. Le déclassement des masses d'eau est notifié par la règle « *one out, all out* ». En même temps, le classement écologique définitif de la qualité des masses d'eau nécessite, au-delà de la règle invoquée précédemment, une analyse plus fine relevant du dire d'experts.

Toutefois, le concept de bon état n'a pas de bases scientifiques bien établies, il s'inscrit plutôt dans la lignée du concept de «bonne santé» des écosystèmes au sens des anglo-saxons (voire synthèse de Lévêque *et al.*, 2011). La notion de « santé des écosystèmes» s'appuie sur le principe que les activités humaines entrainent des dysfonctionnements (ou des effets considérés comme tels) dans les écosystèmes fortement anthropisés (Rapport *et al.*, 1998). En lien avec la perception sociale, ce concept intègre des aspects écologiques mais aussi sociétaux (usages et aménités) introduisant alors les notions de biens et de services rendus par les écosystèmes (Boulton, 1999).

3.2. Stratégies d'échantillonnages spatiale et temporelle : de l'idéal au confus

La réflexion pour la définition d'une stratégie d'échantillonnage du littoral français a été initiée en 2004 sous la coordination de B. Guillaumont (Ifremer Brest). Elle a été conduite avec l'appui d'un groupe de travail constitué d'une vingtaine benthologues, auquel j'ai participé. Il en a résulté une série de recommandations, tant en terme de stratégie que de protocole d'échantillonnage, pour répondre aux objectifs de la DCE. Il était notamment préconisé un échantillonnage semestriel, en fin d'hiver et en fin d'été (Guillaumont & Gauthier, 2005). Suite aux arbitrages ministériels, il a été décidé de répondre à la DCE *a minima*, c'est-à-dire de n'échantillonner les peuplements benthiques qu'une fois tous les trois ans, au début du printemps (soit deux données par plan de gestion de six ans) et à raison, en

moyenne, d'une à deux stations par masse d'eau [voir **Desroy *et al*. (2008a, b)** [33,34] pour le protocole). Ces deux états doivent permettre de qualifier l'état du milieu pour un plan de gestion. Le risque avec un pas de temps aussi lâche est de ne pouvoir distinguer une évolution naturelle d'une communauté pouvant survenir à une échelle au moins régionale (accident climatique, changement de régime…) d'une réponse plus locale due à une perturbation de nature anthropique et d'initier inutilement un contrôle opérationnel (donc un surcoût). J'ai donc milité pour compléter la stratégie minimaliste initialement retenue par l'intégration de 12 stations supplémentaires (ou « sites d'appui ») suivies annuellement et réparties le long des façades Manche et Atlantique. Cette proposition a été validée au niveau ministériel.

La volonté d'une lecture minimaliste de la DCE par le ministère a conduit à la mise en œuvre de protocoles distincts en Bretagne (REBENT Bretagne) et dans les autres régions. Alors qu'en Bretagne, l'objectif était de prendre en compte au mieux l'hétérogénéité de l'habitat (en subdivisant chaque station en trois sous-stations distantes d'environ 100 m), dans les autres régions, chaque station est un lieu unique. En Bretagne, les stations subtidales sont ainsi échantillonnées à raison de neuf coups de benne de 0,1m² (trois prélèvements à chaque sous-station) contre cinq dans les autres régions. Une telle différence de protocole, dont les conséquences sur le résultat final n'ont pourtant pas été testées, est négligée lors de l'analyse des résultats.

Certaines agences de l'eau ont enfin souhaité étoffer le réseau de surveillance en place au sein de leur district et ont proposé la prise en charge financière de prélèvements annuels (agence de l'eau Seine-Normandie) ou semestriels (agence de l'eau Adour-Garonne) sur toute ou partie des stations.

3.3. Mise en œuvre de la DCE sur les communautés de substrats meubles des eaux côtières de la frontière belge à la baie du Mont Saint-Michel

Une partie de mon activité à l'Ifremer est dédiée à la coordination de la mise en œuvre du volet benthique (invertébrés benthiques, macroalgues et herbiers de zostères) de la DCE sur les côtes orientale *sensu lato* (*i.e.* du Couesnon à la frontière belge) de la Manche. Ce travail se fait en relation avec les agences de l'eau Seine-Normandie et Artois-Picardie. Seul sera développé, dans le cadre de ce paragraphe, l'aspect relatif aux invertébrés benthiques de substrats meubles.

Sur les côtes normandes, la stratégie d'échantillonnage, initialement modeste, s'est progressivement intensifiée au fil du temps sous l'impulsion de l'agence de l'eau, désireuse de construire un réseau étoffé, et de l'Ifremer. La grille d'échantillonnage propre à ce secteur compte aujourd'hui 22 stations (12 stations subtidales - 10 stations intertidales), dont 12 sont suivies annuellement (contre quatre à l'origine, Figure 50a). Sur les côtes de l'Artois et de la Picardie, l'agence de l'eau a souhaité que le réseau de surveillance reste minimaliste. Il ne compte à ce jour que cinq stations (trois stations subtidales - deux stations intertidales, Figure 50b), dont une suivie annuellement.

[33] **Desroy N.**, Guerin L. & Le Mao P., 2008a. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2007. *District Seine-Normandie. Rapport Ifremer RST DOP-LER FBN 08-009-sm*. 54 p.
[34] **Desroy N.**, Guerin L. & Le Mao P., 2008b. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2007. *District Artois-Picardie. Rapport Ifremer RST DOP-LER FBN 08-011-sm*. 43 p.

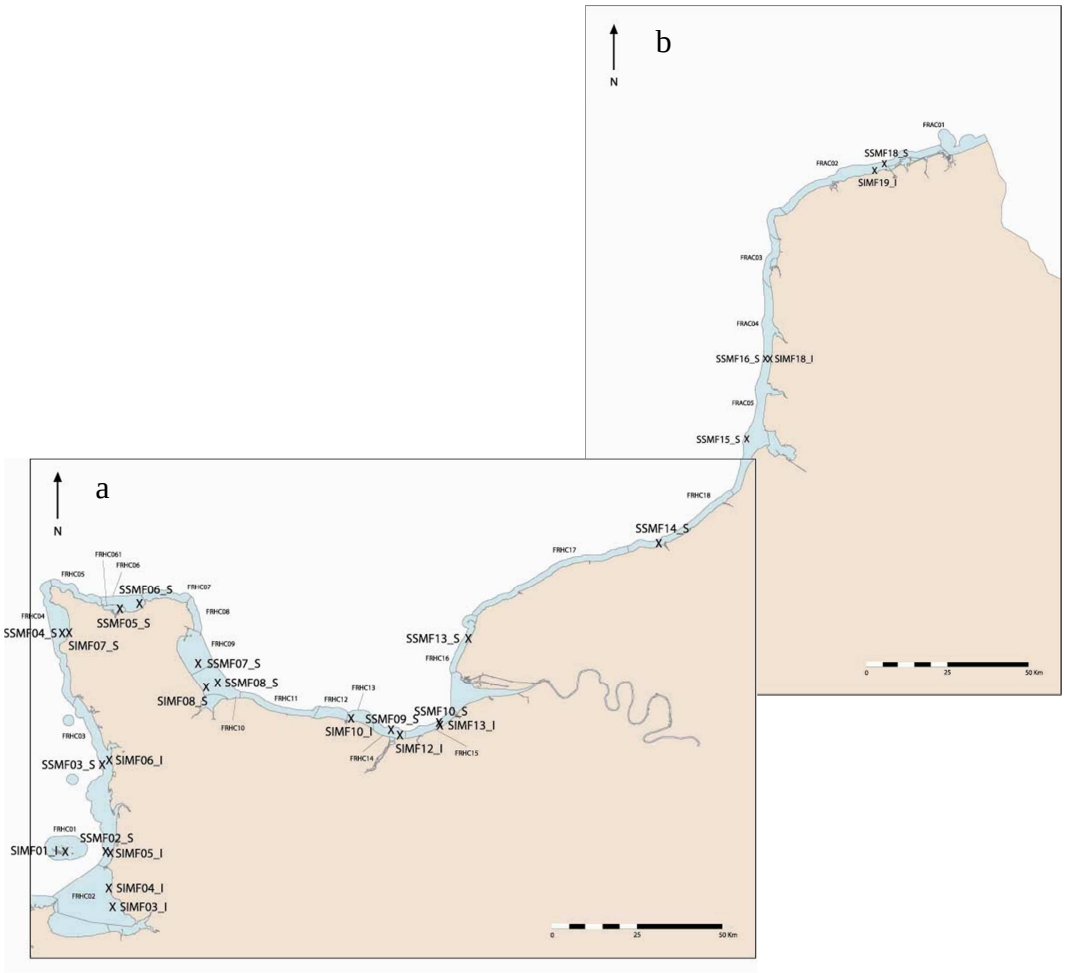


Figure 50 : Localisation des stations échantillonnées dans le cadre du contrôle de surveillance, dans les districts Seine-Normandie (a) et Artois-Picardie (b). SIMF : stations intertidales, SSMF : stations subtidales.

La vie de ce réseau s'appuie, sous coordination du laboratoire environnement et ressources Ifremer de Dinard, sur différents acteurs [la station marine de Wimereux (Université des sciences et technologies de Lille), le Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux (GEMEL) – Picardie, la Cellule de Suivi du Littoral Normand (CSLN), le Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux (GEMEL) – Normandie et la station marine du Muséum national d'histoire naturelle de Dinard], intervenant sur la portion de littoral où leur compétence est optimale.

3.4. Etat des masses d'eau côtières des façades Manche – mer du Nord et Atlantique selon le paramètre « invertébrés benthiques »

L'état des masses d'eau côtières selon le paramètre « invertébrés benthiques » étant susceptibles de différer légèrement en fonction du jeu de données utilisé (du fait de l'intégration d'une analyse factorielle des correspondances dans l'élaboration de l'indice), le calcul du M-AMBI sera effectué par façades : Manche – mer du Nord d'une part et Atlantique d'autre part. L'état est défini selon une liste figée de 35 stations (22 stations intertidales et 17 stations subtidales, voir **Desroy *et al.*, 2009**[35]) pour la façade Manche - mer du Nord et de 42

[35] **Desroy N.**, Soudant D., Dewarumez J.M., Meirland A., Jourde J., Hacquebart P., Olivier F., Nebout T., Gentil F. Hily C. & Le Mao P., 2009. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : état écologique des masses d'eau (façade Manche) - Année 2007. *Rapport Ifremer*, 18 p.

stations (19 stations intertidales et 23 stations subtidales, voir **Desroy *et al.*, 2010**[36]). Celles-ci ont été prises en charge par différents partenaires, en fonction de leur localisation géographique et échantillonnées à l'aide de benne Van Veen ou Smith Mac-Intyre en domaine subtidal [neuf prélèvements en Bretagne, cinq dans les autres régions (à l'exception de la station SSMF05 évaluée sur la base de trois prélèvements)] et de carottier à main en domaine intertidal (nombre de prélèvements dépendants de la taille du carottier).

La valeur du M-AMBI retenue pour une masse d'eau donnée correspond à celle observée à la station échantillonnée dans cette masse d'eau lorsqu'elle est unique ou à la moyenne des valeurs obtenues aux différentes stations, lorsqu'il y en a plusieurs. En Manche – mer du Nord, seule la masse d'eau FRGC01 (baie du Mont-Saint-Michel) est dans un état moyen, les autres se référant toutes à des états bon ou très bon (Figure 51).

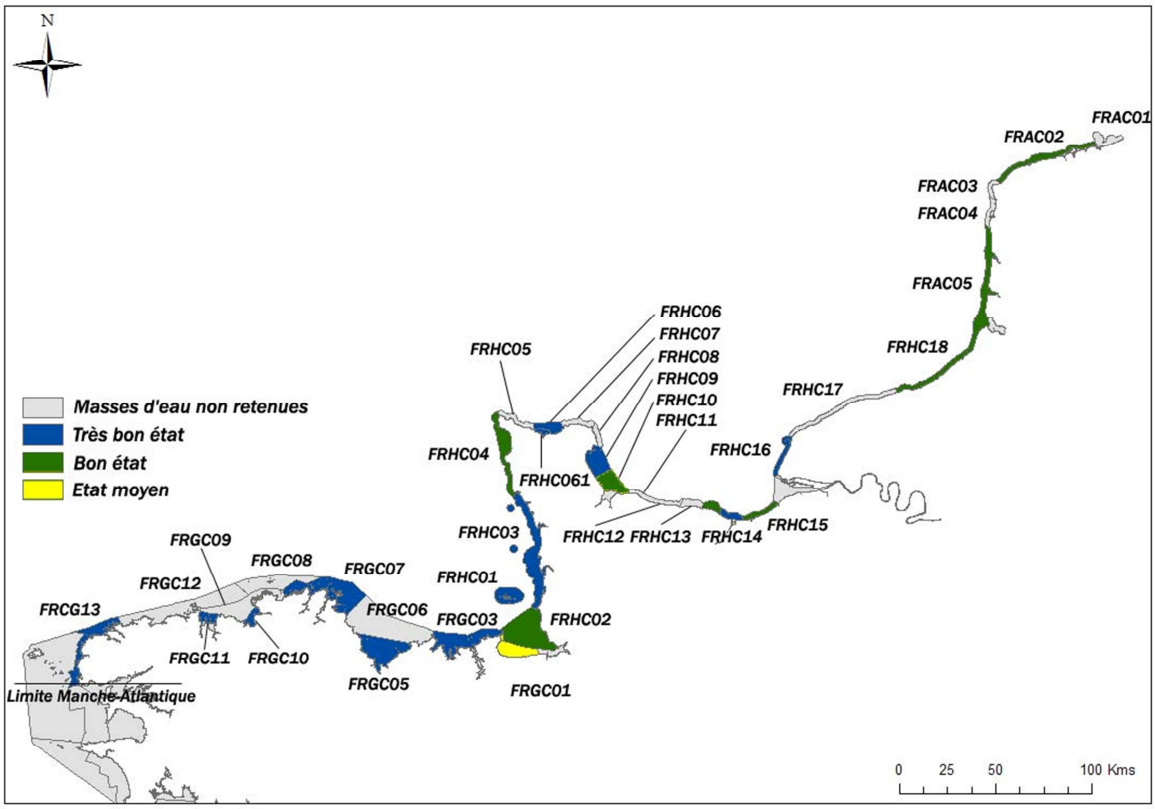


Figure 51 : Etat biologique des masses d'eau côtières de la façade Manche – mer du Nord selon le paramètre « invertébrés benthiques ».

Si la valeur finale de M-AMBI caractérisant cette masse d'eau correspond à un état moyen, elle est néanmoins proche de la limite entre état moyen et bon état. Un tel résultat met en lumière les difficultés liées à la définition de seuils : la valeur du M-AMBI calculée en 2007 à partir des deux stations retenues (0,52) est très proche de celle calculée sur la base des 167 stations (0,54) échantillonnées en avril 2003 dans le cadre du chantier PNEC « baie du Mont Saint-Michel » (Trigui, données non publiées, Figure 52). L'état des communautés benthiques en place aux deux stations retenues est donc représentatif de l'état global des

[36] **Desroy N.**, Soudant D., Auby I., Barillé A.L., Blanchet H., Gentil F., Hily C., Oger-Jeanneret H. & Sauriau P.G., 2010. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : état écologique des masses d'eau (façade Atlantique)- Année 2007. *Rapport Ifremer*, 20 p.

communautés de la baie. Toutefois, le seuil entre le bon état et l'état moyen étant de 0,53, ces deux estimations très proches aboutissent à deux classements différents.

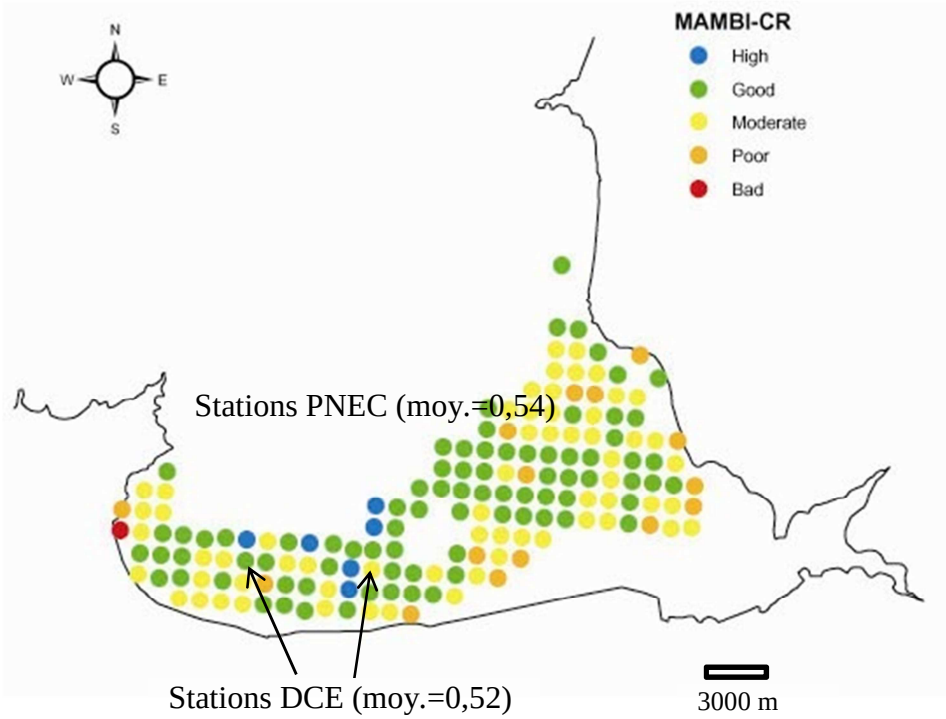


Figure 52 : Distribution des valeurs de M-AMBI en baie du Mont Saint-Michel (d'après des données PNEC acquises en 2003).

En Atlantique, l'agrégation des résultats pour chaque masse d'eau met en évidence que seule la masse d'eau FRFC08 – « Côte Landaise » est en état moyen (0,52), les autres masses d'eau se référant toutes à des états bon ou très bon (Figure 53). La valeur est néanmoins proche de la limite entre « état moyen » et « bon état » (qui se situe à 0,53). L'interprétation de ce résultat devra se faire à la lumière des niveaux de confiance et de précision en cours de définition. Néanmoins, il semble que le suivi « invertébrés benthiques » ne soit pas pertinent au sein de cette masse d'eau, qui est préservée des perturbations d'origine anthropique. Le caractère paucispécifique de ce secteur est tout à fait naturel et s'explique par les mouvements sédimentaires très importants dans ce secteur (présence de dunes hydrauliques très mobiles). Une proposition est donc faite d'abandonner le contrôle de surveillance de cette masse d'eau côtière ou de la considérer comme « unique » et lui définir des conditions de références spécifiques intégrant la rigueur des conditions environnementales.

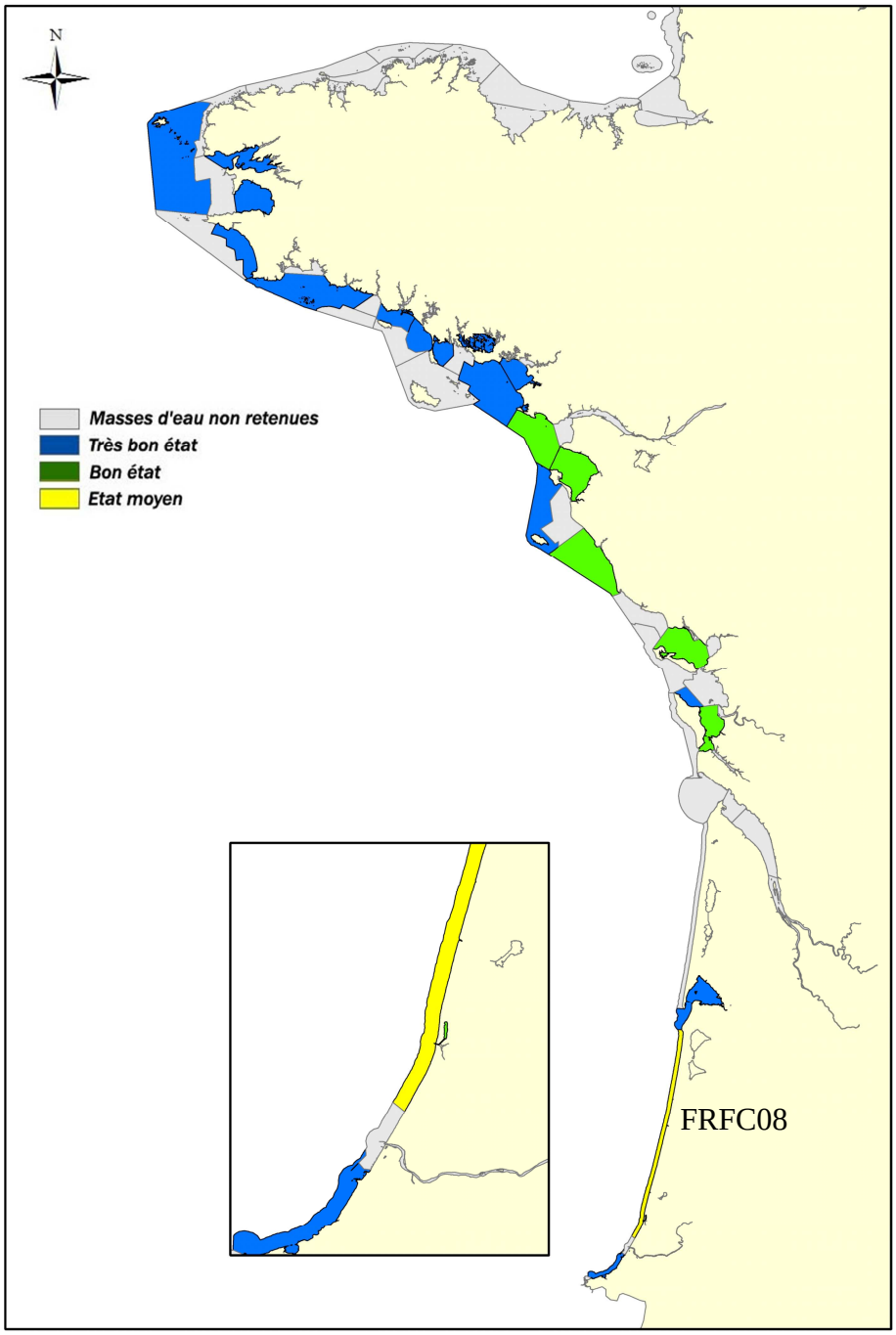


Figure 53 : Etat biologique des masses d'eau côtières de la façade Atlantique selon le paramètre « invertébrés benthiques ».

4. Surveillance des masses d'eau de transition des façades Manche-mer du Nord et Atlantique

4.1. Variabilité des statuts écologiques

Les indices benthiques, s'ils répondent généralement rapidement une perturbation, ne permettent pas de distinguer son origine, naturelle ou anthropique. Cela limite leur capacité à distinguer un signal (perturbation d'origine anthropique) du bruit de fond (variabilité naturelle). Ce défaut devient problématique dès lors que ce bruit de fond est important, comme dans les milieux estuariens et plus généralement les eaux de transition (**Blanchet *et***

***al.*, 2008**)[37]. Les milieux estuariens sont par essence très variables (température, salinité, pH, hydrodynamisme, marnage, caractéristiques sédimentaires, turbidité, teneur en oxygène, quantité de nutriments…). Cette caractéristique est renforcée par le fait qu'ils figurent parmi les milieux les plus exposés aux perturbations d'origine anthropique (Elliott & Quintino, 2007). Etant l'exutoire d'un bassin versant, ils sont de plus naturellement riches en matière organique. Face à la variabilité importante et à la rigueur importante des conditions environnementales, la faune est appauvrie et les espèces les plus tolérantes, voire opportunistes, peuvent atteindre des abondances fortes. De fait, **les indices s'appuyant sur la sensibilité des espèces de trouvent confrontés à leur limites** (Dauvin, 2007).

Nombre d'études mettent en évidence l'inadaptation des méthodes développées pour qualifier l'état des communautés des eaux côtières, aux eaux de transition (Borja *et al.*, 2003 ; Salas *et al.*, 2004 ; Muniz *et al.*, 2005, Muxika *et al.*, 2005 ; **Dauvin *et al.*, 2007a**[38] ou encore Blanchet *et al.*, 2008). Les espèces benthiques présentes en eaux de transition sont adaptées aux conditions changeantes de l'environnement. Souvent abondantes, de petites tailles et de stratégie démographique de type r, elles constituent des communautés peu diversifiées, résilientes et productives. Le principe de base de ces indices étant de considérer qu'une diversité élevée est un gage de bon fonctionnement, ces derniers ne peuvent que mettre en évidence que les communautés benthiques estuariennes sont dans un état dégradé (Blanchet *et al.*, 2008).

L'évaluation de l'état écologique de ces milieux, généralement hautement productifs, caractérisés par une mosaïque d'habitats souvent enrichis en particules fines et soumis à une forte pression anthropique, requiert donc une méthodologie appropriée, indépendante de la sensibilité des espèces (Dauvin, 2007). Cet objectif fut l'une des finalités du projet LITEAU II "Qualif" auquel j'ai participé ("Evaluation de la qualité biologique des milieux littoraux semi-fermés, à sédiments fortement envasés", pilotage X. De Montaudouin - Université de Bordeaux). Plusieurs sites ateliers classés en eaux de transition, ont été comparés : le bassin d'Arcachon, la baie de Marennes-Oléron et l'estuaire de la Seine. Ces travaux ont confirmés que, pour l'essentiel des métriques testées, les caractéristiques de l'habitat benthique telles la proportion de pélites ou la localisation en domaine intertidal ou subtidal ont une influence significative sur la qualification du milieu (**Blanchet *et al.*, 2008**)[37]. Le classement par les différents indices (AMBI, Bentix, indice de Shannon-Wiener, BOPA et BQI) à un niveau "acceptable" (bon et très bon état) / "non acceptable" (état moyen, mauvais ou très mauvais) ne coïncide que pour 2% des stations (Figure 54).

[37] Blanchet H., Lavesque N., Ruellet T., Dauvin J.C., Sauriau P.G., **Desroy N.**, Desclaux C., Leconte M., Bachelet G., Janson A.L., Bessineton C., Duhamel S., Jourde J., Mayot S., Simon S., De Montaudouin X., 2008. Use of Biotic Indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats - Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecological indicators* 8: 360-372.

[38] Dauvin J.C., Ruellet T., **Desroy N.** & Janson A.L., 2007a. The ecological quality status of the bay and the estuary of Seine: use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 55: 241-257.

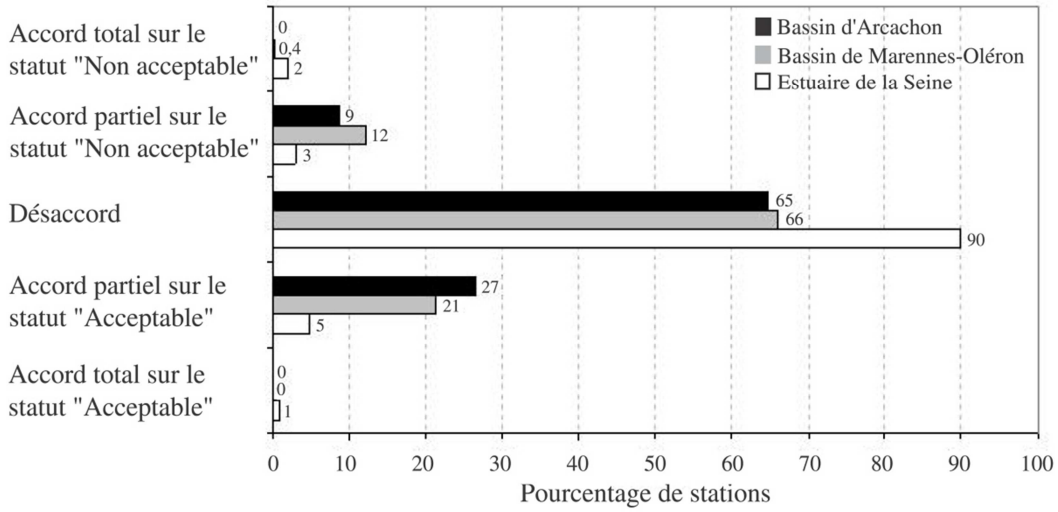


Figure 54 : Pourcentage de stations classées de façon concordante, partiellement concordante ou discordante sur les statuts "Acceptable " (*i.e.* bon état ou plus) et "Non acceptable" (*i.e.* état moyen ou pire) et discordante par l'AMBI, le Bentix, l'indice de Shannon-Wiener, le BOPA et le BQI sur les sites d'Arcachon, de Marennes-Oléron et de la Seine (modifié d'après **Blanchet *et al.*, 2008)**[37].

A l'exception du BOPA qui, se basant sur la sensibilité des amphipodes (hors *Jassidae*) aux hydrocarbures, ne pénalise pas les sites naturellement riches en pélites, la quasi-totalité des indices (dont le M-AMBI, le Bentix et le BQI) classent sévèrement les stations dès lors qu'elles sont intertidales ou vaseuses. Les fonds d'Arcachon abritant un herbier de *Z. noltii* dont les teneurs en pélites et en matière organique sont *de facto* élevées, n'échappent pas à cette règle, puisqu'ils sont classés en état moyen voire mauvais. Un tel résultat est paradoxal puisqu'il est admis que la présence de zostères témoigne d'une bonne qualité du milieu eu égard à l'eutrophisation (Salas *et al.*, 2004).

Ces résultats confirment également ceux de Zettler *et al.* (2007) acquis dans la partie sud de la mer Baltique, qui soulignent la sensibilité aux variations de salinité des indices benthiques basés sur la notion de diversité (H' et BQI). Les indices BOPA, AMBI et Bentix concluent ainsi à un meilleur état général de l'estuaire de la Seine que des bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron, ce qui est en complète contradiction avec les niveaux de pollution élevés, notamment par les hydrocarbures et les métaux lourds, existant dans l'estuaire de la Seine **(Dauvin & Desroy, 2005)**[14]. *A contrario*, l'indice de Shannon-Wiener et le BQI attribuent à l'estuaire de la Seine un statut plus dégradé.

Une étude comparative comparable a été conduite en baie et estuaire de Seine, intégrant l'AMBI, le Bentix, le BOPA, le BQI, l'I2EC et l'ITI **(Dauvin *et al.*, 2007a)**[38]. Dans le secteur de la baie de Seine, système typiquement marin, les différences de diagnostics sont peu marquées (état global « bon » à « très bon ») et reflètent plutôt des calibrations entre indices approximatives. Dans la partie estuarienne, en revanche, les résultats sont très contrastés, fluctuants entre des états «bon » et mauvais ». Le comportement des indices diffère également le long du gradient de salinité (Figure 55). La fréquence relative des valeurs de l'AMBI et du BQI dans l'estuaire (respectivement 419 et 372 valeurs) et en dehors (respectivement 185 et 148 valeurs) montre un désaccord fort entre les deux indices. Une tel écart pourrait être lié au fait que le BQI est très sensible à la dominance et classe les espèces dominantes comme tolérantes (Labrune *et al.*, 2006).

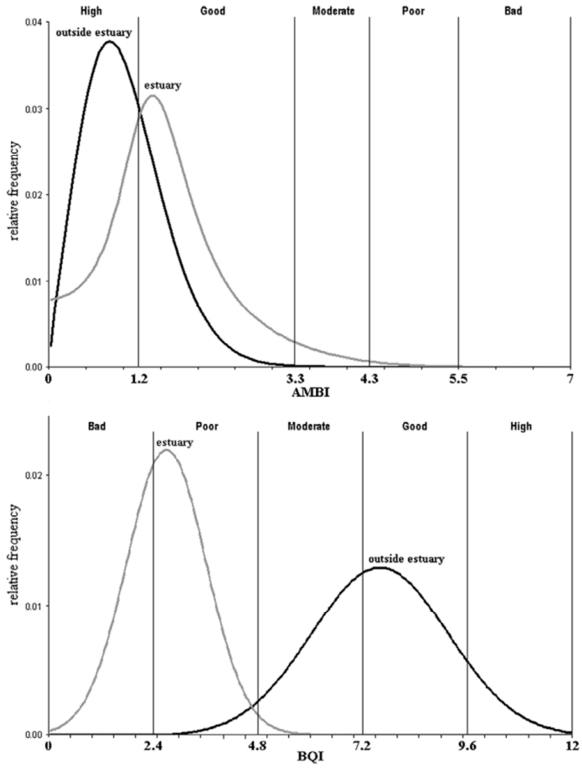


Figure 55 : Fréquence relative des valeurs de l'AMBI et du BQI dans les parties interne de la baie de Seine (à l'est d'une ligne allant de l'estuaire de l'Orne au cap d'Antifer) et externe de la baie de Seine (*in* **Dauvin *et al.*, 2007a**)[38].

La confusion est donc totale et est entretenue par le fait que les métriques testées ne permettent pas de distinguer les perturbations naturelles de celles d'origine anthropiques. Sur la base d'une étude conduite sur les eaux de transition de l'estuaire de la Seine, Ruellet & Dauvin (2007) considèrent qu'il est impossible d'obtenir une intercalibration rigoureuse des seuils des divers indices benthiques en vue d'aboutir systématiquement, pour une station donnée, à un même statut quel que soit l'indice utilisé. Il est en revanche possible de choisir un indice référent pour modifier les seuils des autres indices afin d'aboutir à ce qu'en moyenne, l'ensemble des prélèvements (et non pas un en particulier) corresponde à un même statut, quel que soit l'indice utilisé.

4.2. Essai de définition d'une métrique : le MISS-TW (Macrobenthic Index for Sheltered Systems – Transitional Waters)

4.1.1. Indice et définition des conditions de référence

Une partie des incertitudes évoquées précédemment pourraient être levées en adoptant une approche multi-critères, intégrant plusieurs indicateurs biologiques, à l'image du BIB-I développé aux Etats-Unis. Une approche incluant abondance, biomasse, diversité, groupes trophiques… serait plus à même de qualifier objectivement l'état biologique d'un peuplement pourvu qu'il soit possible de définir, pour chacune de ces métriques, un intervalle de variation "acceptable" relevant de la variabilité naturelle. Tout état "non acceptable" correspondrait alors à un écart à ce bruit de fond naturel. Après attribution de scores à chacun de ces indicateurs, une valeur moyenne pourrait constituer un indice synthétique dont il resterait toutefois à définir les seuils. C'est cette démarche qui a été suivie en France.

Avec l'appui financier de l'ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques), j'ai piloté un groupe de réflexion rassemblant 22 benthologues appartenant à l'Ifremer (LER Dinard et Sète), au CNRS (UMR EPOC, LECOB, LIENS et LOG), aux universités (Bordeaux, Brest et Lille), au MNHN (station marine de Dinard) et à différents

partenaires privés impliqués dans la DCE (Biolittoral, Creocéan, CSLHN, GEMEL Normandie et Picardie et Stareso) de façon à définir un indice adapté aux milieux de transition des façades atlantique et méditerranéenne. Cette étude s'est appuyée sur un échantillonnage lourd (280 stations) des trois grands estuaires (Seine, Loire et Gironde – 40 stations par estuaire), de cinq petits estuaires (Belon, Bidassoa, Charente, Orne et Trieux – 20 stations par estuaire), de trois baies (Aiguillon, Mont Saint Michel et Somme – 20 stations par baie), de deux lagunes méditerranéennes (20 stations par lagune) et l'intégration des données du réseau de suivi lagunaire. Cet échantillonnage a abouti à la définition d'une typologie des habitats estuariens et lagunaires et à la création, en collaboration avec H. Blanchet (station biologique d'Arcachon – Université de Bordeaux) de deux indices adaptés l'un à la façade Manche-Atlantique (Blanchet *et al.*, en préparation) et l'autre, à la façade Méditerranée. Seul celui relatif à la façade Manche-Atlantique sera présenté dans le cadre de ce mémoire.

Parmi une soixantaine de métriques testées, les plus pertinentes (dix pour la façade Manche-Atlantique) ont été retenues pour construire l'indice :

1. N endofaune : abondance totale de l'endofaune (ind.m^{-2}) ;
2. ITI : Infauna Trophic Index ;
3. J' endofaune (Log_2) : indice d'équitabilité de Piélou pour l'endofaune;
4. ES(20) endofaune : nombre attendu d'espèces parmi 20 sélectionnées au hasard ;
5. H' endofaune (Log_2) : indice de diversité de Shannon-Wiener pour l'endofaune ;
6. % AS : % en abondance des amphipodes sensibles ;
7. N épifaune vagile : abondance de l'épifaune vagile (ind.m^{-2})
8. % Bivalves : % (en abondance) des bivalves ;
9. % Polychètes : % (en abondance) d'annélides polychètes ;
10. AMBI endofaune : AZTI Marine Biotic Index pour l'endofaune.

Pour chacun des dix types d'habitat benthique (voir Tableau 8a et b) identifié au moyen d'une classification ascendante hiérarchique (partition à 25% de similarité), des valeurs seuils ont été établies pour chacune des métriques retenues pour les percentiles 5, 25, 75 et 95%. Les conditions de référence ont été établies à partir des données acquises sur 238 stations considérées comme les moins impactées (à dires d'experts) et représentatives des différents habitats benthiques estuariens. Le degré de perturbation d'une station est alors évalué en comparant, pour chacune des métriques, les valeurs mesurées avec ces valeurs seuils. Chacune des stations peut alors être associée à une valeur discrète de :

1. **0 si valeur métrique$_{station}$<p5 ou valeur métrique$_{station}$>p95** (la valeur est considérée comme exceptionnellement faible ou élevée, c'est-à-dire hors de la variabilité naturelle observée à l'échelle de l'ensemble de la base de données de référence) ;
2. **0,5 si p5< valeur métrique$_{station}$<p25 ou p75<valeur métrique$_{station}$<p95** (la valeur de la métrique observée à la station se situe dans le gamme des valeurs basses ou élevées à l'échelle de l'ensemble de la base de données de références) ;
3. **1 si p25<valeur métrique$_{station}$<p75** (la valeur de la métrique est comprise dans la plage naturelle de variations mesurée à l'échelle de l'ensemble de la base de données de référence).

La valeur finale de l'indice est la moyenne des valeurs obtenues avec l'ensemble des métriques retenues dans l'indice.

Tableau 8a : Valeurs seuils définies pour les différentes métriques composant le MISS-TW pour les habitats benthiques subtidaux. n : nombre de stations de référence pas ou peu impactées utilisées pour calculer les valeurs seuils. p95: percentile 95%; p75: percentile 75%; p25: percentile 25%; per5: percentile 5%.

Domaine subtidal		**N endofaune (ind.m^{-2})**	**ITI**	**J' (Log_2)**	**ES(20)**	**H' (Log_2)**	**% amphipodes sensibles**	**N épifaune vagile (ind.m^{-2})**	**% bivalve**	**% polychète**	**AMBI**
		Communauté des vases/sables vaseux à *Macoma balthica* – domaine mesohalin/polyhalin									
n=15	p95	3 582	38	1,00	3,3	1,6	52	10	8,0	99	4,2
	p75	13	9	0,92	2,0	0,9	21	8	0,1	68	3,0
	p25	3	0	0,05	1,0	0,0	0	1	0,0	0	3,0
	p5	2	-	0,02	0,7	-	-	0	-	-	2,3
		Communauté des vases/ sables vaseux à *Macoma balthica* community – domaine euhalin/polyhalin									
n=30	p95	8 818	33	0,90	6,3	2,6	94	397	44	96	4,4
	p75	1 082	9	0,70	4,1	1,5	47	17	17	88	4,0
	p25	82	2	0,22	1,8	0,3	0	0	0.5	25	3,0
	p5	18	0	0,00	1,0	0,0	-	-	0	2	2,7
		Communauté des sables exposés									
n=7	p95	42	67	0,97	2,7	1,4	39	3	2.7	56	1,4
	p75	24	65	0,45	1,5	0,5	14	2	0	35	1,0
	p25	10	55	0,00	0,5	0,0	0	0	-	17	0,5
	p5	2	48	-	-	-	-	-	-	2	0,1
		Communauté des vases sableuses/sables à *Abra alba* – domaine euhalin/polyhalin									
n=26	p95	5 130	66	0,87	10,1	3,7	9	129	68	95	4,5
	p75	2 232	29	0,80	7,0	2,9	3	49	32	88	3,7
	p25	470	14	0,52	4,2	1,8	0	1	3	50	2,2
	p5	232	5	0,32	3,2	0,9	-	0	0.1	15	0,9

Tableau 8b : Valeurs seuils définies pour les différentes métriques composant le MISS-TW pour les habitats benthiques intertidaux. n : nombre de stations de référence pas ou peu impactées utilisées pour calculer les valeurs seuils. p95: percentile 95%; p75: percentile 75%; p25: percentile 25%; per05: percentile 5%.

Domaine intertidal		**N endofaune (ind.m^{-2})**	**ITI**	**J' (Log$_2$)**	**ES(20)**	**H' (Log$_2$)**	**% amphipodes sensibles**	**N épifaune vagile (ind.m^{-2})**	**% bivalve**	**% polychète**	**AMBI**
Communauté des vases/sables vaseux à *Macoma balthica* – domaine mesohalin/polyhalin											
n=29	p95	2 615	35	0,97	5,3	2,2	90	638	88	56	4,2
	p75	940	20	0,80	4,0	1,8	44	10	61	31	3,3
	p25	190	6	0,55	2,9	1,0	1	0	19	7	3,0
	p5	60	2	0,20	1,7	0,2	0	-	0	1	3,0
Communauté des vases/ sables vaseux à *Macoma balthica* – domaine euhalin/polyhalin											
n=65	p95	13 365	77	0,9	6,7	2,7	24	7 995	79	86	4,5
	p75	2 870	49	0,7	5,1	2,1	0	948	43	55	3,9
	p25	735	12	0,5	3,4	1,3	-	5	15	7	3,0
	p5	210	3	0,4	2,7	0,9	-	0	4	3	2,6
Communauté des hauts niveaux à *Macoma balthica* – domaine euhalin/polyhalin											
n=17	p95	23 892	5	0,545	3,135	1,30	99	2	7	3	2,2
	p75	7 873	2	0,425	2,675	1,20	98	0	3	1	1,3
	p25	2 159	1	0,300	2,175	0,70	93	-	0	0	0,5
	p5	1 070	0	0,200	1,910	0,41	90	-	-	-	0,0
Communauté des sables exposés – domaine euhalin/polyhalin											
n=15	p95	5 915	52	0,9	3,7	1,5	98	20	11	41	1,8
	p75	1 560	23	0,6	3,0	1,3	95	5	2	7	0,8
	p25	505	2	0,2	1,9	0,4	67	0	0	2	0,1
	p5	225	1	0,1	1,6	0,3	20	-	-	1	0,0
Communauté des sables fins à *Abra alba* – domaine euhalin/polyhalin											
n=14	p95	2 195	57	0,9	8,5	3,2	10	124	66	87	4,8
	p75	379	46	0,9	7,6	3,0	6	31	52	65	3,4
	p25	105	32	0,7	5,3	2,2	0	0	11	28	1,6
	p5	63	12	0,6	3,1	1,3	-	-	4	17	0,8
Communauté des vases/sables vaseux à *Abra alba* – domaine euhalin/polyhalin											
n=20	p95	7 674	48	0.9	7,9	3,1	5	229	27	93	4,9
	p75	4 164	34	0.8	7,0	2,7	0	5	13	81	4,4
	p25	149	23	0.7	4,7	1,9	-	0	1	52	3,0
	p5	50	10	0.4	3,0	1,3	-	-	-	25	2,3

4.1.2. Définition des EQR

L'EQR final est obtenu en calculant la moyenne des notes obtenues par chaque métrique pour une station données et la qualité de la masse d'eau est déduite d'une grille de lecture aux seuils adaptés aux habitats considérés (Tableau 9). Les limites de classes ont été définies en estimant à dire d'expert l'état écologique des sites pour cet élément de qualité, puis en analysant la distribution statistique des différentes métriques. Le statut de « très bon état écologique » n'a pas été défini dans le cadre de cet exercice, les estuaires étant considérés comme ayant déjà fait l'objet de nombreux aménagements au cours du temps et sont toujours soumis à diverses pressions physiques ou polluantes pour la plupart. Ce constat n'est pas compatible avec le texte de la DCE qui stipule que l'état écologique doit impérativement se subdiviser en cinq classes incluant le « très bon état ».

Tableau 9 : Seuils retenus pour les masses d'eau de transition françaises.

Classes	≤0,15	]0,15-0,25]	]0,25-0,35]	>0,35	Non défini
Etat écologique	Mauvais	Médiocre	Moyen	Bon	Très bon

4.1.3. Comparaison entre le MISS-TW et le M-AMBI

Le niveau de correspondance entre le MISS-TW et le M-AMBI (méthode retenue par le pays basque) est satisfaisant pour la majorité des habitats considérés (Figure 56). Une analyse plus détaillée montre que pour les habitats situés en amont en revanche, le diagnostic associé au M-AMBI est, d'une manière générale, plus sévère. Cette divergence illustre une différence conceptuelle quant à la définition des conditions de référence : le M-AMBI retient les valeurs minimales de l'AMBI et maximales de la richesse spécifique et de la diversité (Muxika *et al.*, 2007) alors que le MISS-TW défini un statut acceptable selon une valeur moyennée sur plusieurs métriques.

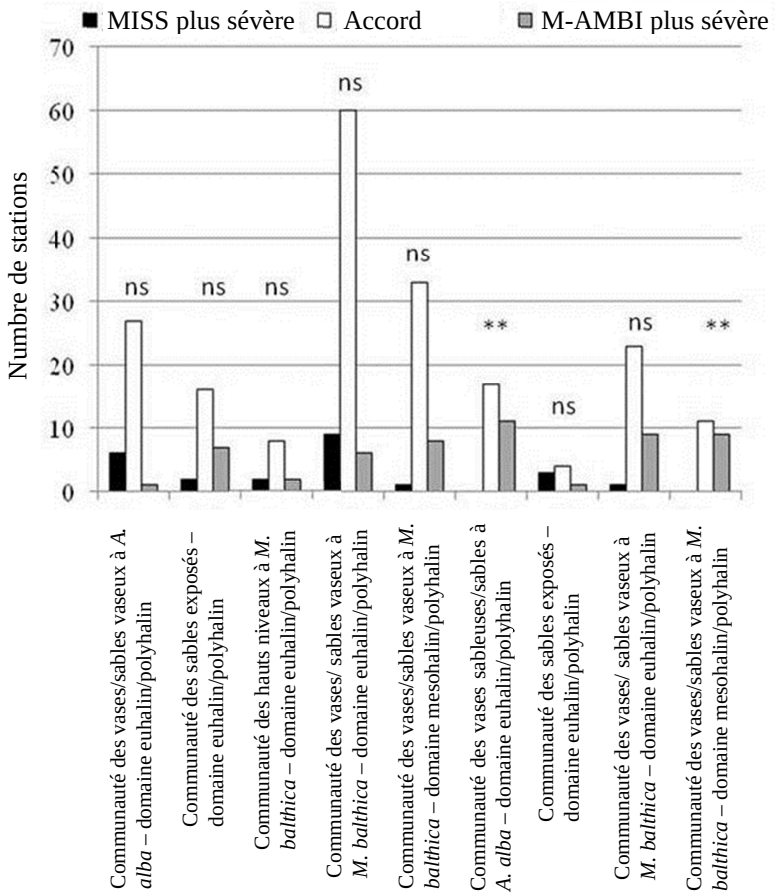


Figure 56 : Représentation des niveaux de correspondances entre les indices MISS-TW et M-AMBI (S_{max}, H'_{max} et $AMBI_{max}$ issus du jeu de données testé / S_{min}=0, H'_{min}=0 et AMBI=7). Ns : non significatif, ** : p<0,01 (modifié d'après Blanchet *et al.*, en préparation)

4.1.4. Relation pression/état

Tous les sites testés sont classés, au minimum, en bon état écologique, malgré des niveaux de pressions très différents comme l'atteste l'indice global de pression anthropique défini par le Cemagref. La question de savoir si ce constat reflète un manque de discrimination de la part de l'indicateur ou de réelles capacités de résistance/résilience des milieux estuariens reste entière. Bien que *via* les diverses métriques qu'il intègre, le MISS-TW soit pressenti comme sensible à l'eutrophisation des milieux estuariens, à leur dégradation générale (non spécifique à une pression particulière), aux dégradations hydro-morphologiques ainsi qu'à leur pollution par des rejets de matière organique, aucune relation pression-impact n'a pu clairement être documentée dans le cadre des travaux d'intercalibration. L'exercice a donc dû être interrompu, pour la France, dans sa phase terminale. Ce reproche n'est pas spécifique à la France : parmi les griefs retenus ayant motivés le rejet complet de l'exercice figurent, entre autres, l'impossibilité d'identifier des sites de référence pertinents pour chacun des états membres et la trop grande variabilité des données de pressions fournies par les états membres.

4.1.5. Réseau de surveillance de la baie du Mont Saint-Michel à la frontière belge

L'ajournement de l'exercice d'intercalibration est un frein au développement de la surveillance des masses d'eau de transition, les résultats ne pouvant être transmis sous la forme souhaitée aux gestionnaires. Néanmoins, une surveillance minimale, dont j'assure la

mise en œuvre, s'opère à raison de quatre stations par masse d'eau de transition (à l'exception de la masse d'eau T3 de la Seine qui compte huit stations), soit un réseau de 28 stations.

4.1.6. Vers une meilleure prise en compte du fonctionnement écologique des estuaires

En milieu de transition, les termes « diversité » et « continuité » sont de rigueur pour caractériser le bon état écologique ou le bon potentiel, pour les masses d'eau fortement modifiées.

Au sens de la DCE, la définition du bon état repose essentiellement sur des caractéristiques relatives à la structure des communautés biologiques. Les aspects fonctionnels sont pourtant au moins aussi importants à considérer, notamment en milieu de transition, pour évaluer l'état d'un écosystème. Un écosystème est en effet caractérisé par une structure et des fonctions. La structure comprend des éléments constitutifs (sels minéraux, espèces, habitats…), des réseaux (trophiques, de communications…) et des stocks de matière vivante ou de minéraux. Les fonctions sont caractérisées par des flux (de matière, d'énergie…), des boucles de rétroaction, des ajustements… (Lévêque *et al.*, 2011). La recherche d'un lien entre structure des communautés et fonctionnement des écosystèmes est controversée depuis une quinzaine d'année (Loreau *et al.*, 2002). Cette question est particulièrement complexe dans le cas des estuaires. Ces systèmes naturellement contraints et abritant des communautés benthiques caractérisées par un faible nombre d'espèces et une abondance élevée de quelques espèces adaptées à ces contraintes, sont pourtant associés à de nombreuses **fonctions écologiques**, dont une production biologique importante (Costanza *et al.*, 1997).

Tenant compte de ce paradigme, les travaux conduits dans le cadre du projet Liteau BEEST préconisent un réajustement de la stratégie retenue dans le cadre de la DCE. Les conclusions de ce travail suggèrent, à l'instar de l'indice ELFI (Estuarine and Lagoon Fish Index) développé par le Cemagref pour le paramètre ichtyofaune (Delpech *et al.*, 2010), de prendre en compte les processus écosystémiques. A travers des éléments de structure (nombre/densité d'espèces résidentes, nombre/densité de juvéniles d'origine marine…), cet indice s'intéresse, de manière un peu indirecte, à la fonction de nourricerie des estuaires et permet de contrôler si les espèces qui devraient normalement être présentes le sont bel et bien. Cette approche est donc plutôt fonctionnelle, même si les interactions entre espèces sont peu prises en compte et que les relations avec les autres compartiments du réseau trophique sont totalement absentes.

Sans abandonner les composantes structurales des indices, il est souhaitable, même si cela reste difficile à mettre en œuvre, d'intégrer de nouveaux descripteurs permettant de d'intégrer le fonctionnement du compartiment benthique et son rôle au sein de l'estuaire. Des travaux récents conduits sur les côtes nord-ouest de l'Angleterre par Cesar & Frid (2009) ont montré l'intérêt de la prise en compte des guildes trophiques (approche BTA - Benthic Trait Analysis), couplée à la composition isotopique pour la mise en évidence des perturbations du compartiment benthique. A cette démarche peut être associée la prise en compte de la structure du réseau trophique benthique et de sa dynamique temporelle. Ainsi, la détection de réseaux trophiques fragiles susceptibles d'être déstructurés par la disparition ou l'affaiblissement d'un ou d'un petit nombre d'espèces ou la disparition d'un habitat serait de nature à alerter sur l'état d'une masse d'eau. Il en va de même pour la productivité des différents secteurs d'un estuaire. Si la fonction de nourricerie de juvéniles de poissons ou d'accueil des oiseaux repose en partie sur la présence d'une ressource benthique abondante, sur le plan fonctionnel, ce n'est pas la présence de telle ou telle espèce à un endroit donné qui est la plus informative, mais l'existence, la disponibilité et l'accessibilité de différents types d'habitats essentiels nécessaires pour une espèce de poisson ou d'oiseau, à une étape de son cycle de vie. Ces approches peuvent enfin être complétées par le développement, pour

certaines espèces indissociables des milieux estuariens, de cartes d'habitats potentiels et réalisés. Les différences observées entre habitats potentiel et réalisé traduisant l'existence de facteurs limitant l'expression de la potentialité d'habitats. Il est enfin important de développer ces démarches au sein de tous les secteurs halins. Or, si aujourd'hui les secteurs amont (domaine dulcicole) et aval (domaine euhalin, polyhalin et mésohalin) sont bien étudiés, force est de constater que la zone oligohaline, qui ne concernant ni les benthologues marins, ni les benthologues dulcicoles, reste assimilable à une ***terra incognita*** dans beaucoup d'estuaires.

Toutefois, les indicateurs une fois développés, aussi performants seront-ils, restent contraints par la vision conservatrice des estuaires mise en œuvre dans le cadre de la DCE. En considérant l'écologie des estuaires dans son ensemble, l'importance de la notion de diversité implique qu'il n'existe pas un, mais des bons états ou bons potentiels qui se distinguent par angle par lequel le milieu est observé (Lévêque *et al.*, 2011). La notion de bon potentiel ne peut, par exemple, se limiter à la seule dimension écologique, mais se réfère plutôt à un compromis entre un état « acceptable » et les usages actuels et futurs du système que la société souhaite maintenir ou développer. Le bon potentiel n'a ainsi pas de caractère immuable et peut évoluer en fonction de l'usage des estuaires, mais aussi des besoins manifestés par différents groupes locaux en matière d'activités économiques, ludiques ou de conservation de la nature. Comme préconisé à l'issue de la réflexion conduite dans le cadre de BEEST, « *il serait plus judicieux de raisonner sur des tendances évolutives à long-terme des estuaires, qui sont des systèmes dynamiques, plutôt que sur des seuils basés sur des modèles normatifs qui supposent que les systèmes sont en équilibre* ».

5. Vers une méthode alternative de l'évaluation de la qualité des habitats

En marge de la DCE, qui est une démarche très opérationnelle, j'ai contribué, dans le cadre du programme MARBEF (MARine Biodiversity and Ecosystem Functioning) à une réflexion théorique pour définir une méthodologie d'évaluation de la qualité des milieux (Derous *et al.*, 2007)[39]. Deux critères additionnels sont proposés pour compléter la simple prise en compte d'éléments relatifs à la biodiversité, telle que considérée dans le cadre de la DCE (Figure 57) :

1. la rareté (« rarity ») d'une entité physique (de nature géomorphologique, hydrologique ou autre), biologique (espèce, communauté) ou fonctionnelle, pour lesquelles il n'existe aucune alternative ;

2. le caractère essentiel ou non d'une zone pour (i) le maintien d'une ou plusieurs espèces, (ii) les concentrations d'individus (temporaires ou permanentes) qu'il est susceptible de générer, (iii) l'intensité des processus écologiques qu'il abrite ou (iv) sa contribution à la valeur adaptative d'une espèce ou d'une population (accroissement des taux de survie ou de reproduction).

[39] Derous S., Austen M., Claus S., Daan N., Dauvin J.C., Deneudt K., Depestele J**., Desroy N.,** Heessen H., Hostens K., Husum Marboe A., Lescrauwaet A.K., Moreno M, Moulaert I., Paelinckx D., Rabaut M., Rees H., Ressurreição A., Roff J., Talhadas Santos P., Speybroeck J., Willem Maria Stienen E., Tatarek A., Ter Hofstede R., Vincx M., Zarzycki, T. & Degraer S., 2007. Building on the concept for marine biological valuation with respect to translating it to a practical protocol: Viewpoints derived from a joint ENCORA-MARBEF initiative. *Oceanologia* 49: 579-586.

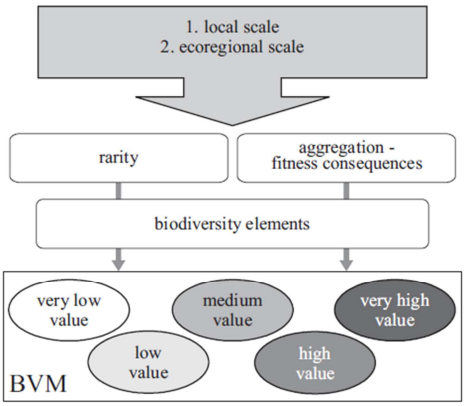


Figure 57 : Méthode d'évaluation biologique des milieux [BVM : Biological valuation map (*in* **Derous *et al.*, 2007)**[39]].

L'originalité de cette approche est de mener ces évaluations à deux échelles d'espace, locale et régionale. Si l'avantage d'une telle méthodologie (encore théorique) est d'être multicritères et de prendre en compte les transferts d'échelles, son inconvénient majeur (qui en limite fortement l'usage) est de ne pouvoir s'appliquer que sur des milieux très bien connus. La prochaine étape, qui permettra de juger de sa pertinence, sera sa mise en œuvre sur les côtes belges de la mer du Nord.

6. Gestion et valorisation des données

L'ensemble des données acquises dans le cadre de la surveillance benthique est stocké dans le système d'information Quadrige² de l'Ifremer, ce système ayant été désigné par le MEDD comme base de données de référence. Ce système est donc central : il est le passage obligé des données de la surveillance, depuis leur "récolte" sur le terrain jusqu'à leur mise à disposition sous de très nombreuses formes. Les informations sur la volumétrie des données liées à la surveillance benthique s'opérant dans le cadre de la DCE montrent le poids important des données acquises en Bretagne, dont l'acquisition a toutefois commencé avec plusieurs années d'avance (Tableau 10).

Tableau 10 : Volumétrie des données de la surveillance des invertébrés benthiques associée à la DCE, dans la base Quadrige² au 25 mars 2013. L'item « paramètres physiques » se rapporte aux données granulométriques et de teneur en matière organique. En encadré figure le secteur Manche orientale dont j'assure la coordination.

Bassins	Année de début	Nombre de lieux	Nombre de lignes « paramètres physiques » renseignées	Nombre de « lignes taxon » renseignées
Artois-Picardie	2007	8	309	821
Seine-Normandie	2007	49	2688	7065
Loire-Bretagne	2003	67	14505	61799
Adour-Garonne	2006	107	2442	15041
Rhône-Méditerranée-Corse	2005/2006 (Corse)	76	887	10263
La Réunion	2007	1	248	584

L'efficacité de nos dispositifs de surveillance et d'observation est conditionnée par notre capacité à traiter les données grâce à des systèmes d'information toujours plus performants et interopérables. En la matière, si Quadrige² est un outil essentiel pour la synthèse des données sous la forme d'indicateurs, cette base de données structurée et performante n'en est pas moins un support essentiel pour une valorisation scientifique des

données au même titre que la base développée dans le cadre du réseau des stations marines RESOMAR (REseau des Stations et Observatoires MARins). A l'issue du premier plan de gestion (2007-2012), certaines séries temporelles commencent à être suffisantes pour envisager leur analyse et l'étude des trajectoires des communautés benthiques étudiées. Ces efforts de valorisation et de communication sont essentiels pour assurer la pérennité de l'acquisition des séries temporelles, dont les mines qu'elles constituent sont encore trop sous-exploitées (Beliaeff, 2007).

7. De la DCE à la DCSMM (Directive Cadre Stratégie sur le Milieu Marin)

Une mer saine, propre et productive, un bon fonctionnement des écosystèmes marins et un usage durable des biens et services associés : tels sont l'objectif et l'ambition partagés par l'ensemble des acteurs intervenants sur le milieu marin français. C'est aussi l'objectif que se fixe la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin, avec pour but l'atteinte ou le maintien d'un Bon Etat Ecologique du milieu marin à l'horizon 2020.

Avec la DCSMM, l'extension de la surveillance des eaux littorales à celle des mers européennes est un changement d'échelle d'envergure qui constitue un enjeu majeur et complexe pour la décennie en cours. Cette extension reflète les interrogations et les inquiétudes sur la nature des réactions des écosystèmes marins à la fois aux contraintes naturelles de l'environnement, au changement global et aux pressions anthropiques. Plus que jamais, l'évolution du milieu marin, système complexe s'il en est, exige de disposer de séries de données sur de longues durées. Surveillance et observation se rejoignent une fois de plus par rapport aux objectifs et au calendrier affichés par la directive européenne (Marchand, sous presse). La mise en œuvre d'un texte réglementaire comme la DCSMM, adossé à une série de onze descripteurs, exige également une implication de plus en plus grande de la recherche (état des connaissances, choix et pertinence des méthodes et des outils d'observation) et un lien étroit avec la surveillance (mise en œuvre opérationnelle de ces outils). Le respect de ce tryptique « surveillance – observation – recherche » est le garant du succès de l'application de cette Directive. Puisse-t-il aboutir à donner l'exemple à l'échelle internationale à l'heure où les Nations-Unies, par la voix de son secrétaire général et de l'initiative baptisée « Oceans compact », cherchent à rendre plus efficace la coordination des efforts entrepris pour préserver les océans dans un état jugé « précaire ». Le défi mérite d'être relevé…

Chapitre IV – Perspectives de recherche

Définir ses activités de recherche pour les années à venir est, par essence difficile, tant l'activité d'un chercheur est ponctuée de paris, d'incertitudes, d'opportunités, voire de hasard. Toutefois, pour reprendre la pensée de Théodore Monod, « ce n'est pas le hasard qui vous mènera à votre but, mais votre volonté ». Cet exercice de projection dans le futur au regard de son propre passé est donc pour tout chercheur, un exercice salutaire, nécessaire pour se fixer des objectifs de progression et donner un sens à sa recherche, sans se laisser détourner par de vaines opportunités. Ainsi, les activités de recherche auxquelles je souhaite me consacrer lors de ces prochaines années sont la prolongation directe et logique des travaux présentés dans le cadre de ce mémoire. Certaines seront développées à large échelle spatiale (échelle d'une mer ou d'un bassin) et d'autres seront plus locales (échelle d'une entité géomorphologique ou d'un habitat).

1. Contribution au développement d'une approche écosystémique en Manche occidentale

Une part importante des travaux que je propose de conduire dans les années à venir s'inscrivent dans le cadre d'une **approche écosystémique** à développer en Manche occidentale Le besoin de développer une telle approche dans ce secteur s'est imposé naturellement, suite au constat qu'il n'existe pas de campagnes scientifiques internationales pluridisciplinaires (dont halieutiques) à l'échelle de ce bassin (Figure 58). Quelques campagnes sont conduites en milieu côtier, mais leur échelle locale et/ou leur objet d'étude restreint ne les rend pas adéquates pour caractériser l'écosystème « Manche Ouest ». Cette démarche, construite selon le modèle développé dans le cadre du projet CHARM, s'est avérée nécessaire en Manche occidentale pour combler ces lacunes. Elle s'inscrit dans le cadre du chantier Manche, qui vise à améliorer les connaissances sur l'ensemble de la Manche de toutes les composantes de l'écosystème marin, en identifier les relations internes ainsi que les liens avec les facteurs climatiques et environnementaux et évaluer les impacts anthropiques afin de proposer des solutions de gestion.

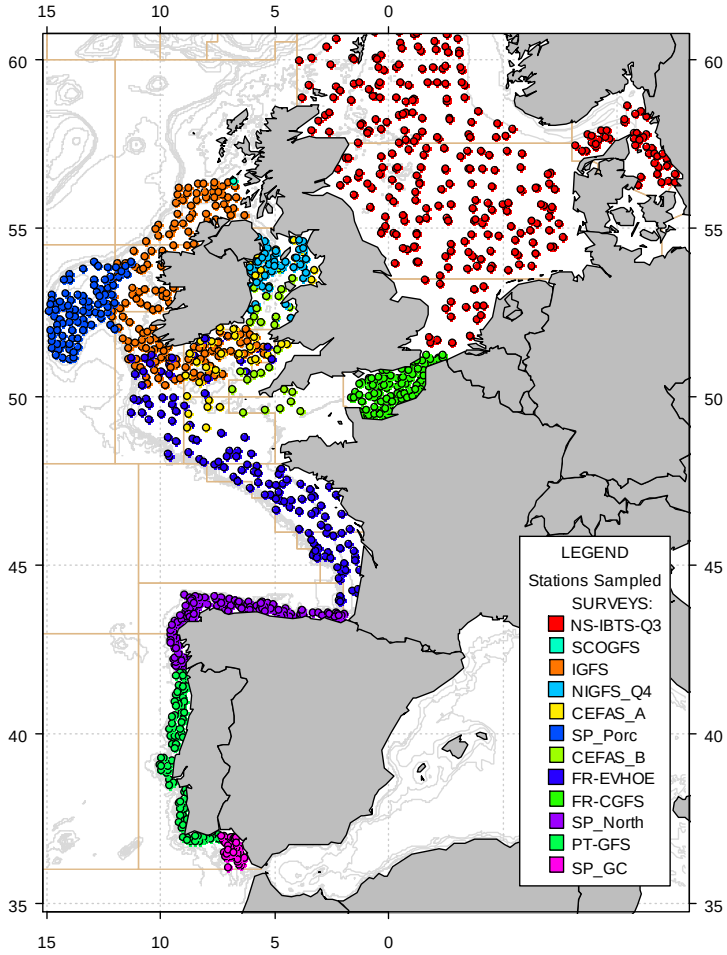


Figure 58 : Couverture spatiale des campagnes internationales échantillonnant l'ichtyofaune en Atlantique nord-est (ICES, 2011).

Les travaux que je propose de réaliser s'articuleront autour d'un projet « phare » portant, dans ce contexte, sur **l'évolution de la biodiversité benthique dans ce secteur de la Manche, en réponse au changement global et sur la contribution de ce compartiment au réseau trophique de ce secteur de la Manche**.

1.1. Contexte programmatique

Ce projet a été initié en 2012 au travers d'un financement EC2CO (action thématique PNEC/DRIL Benthoclim) pilotée par E. Thiébaut (Université Pierre et Marie Curie – Station Biologique de Roscoff) et a fait l'objet d'une première mission à la mer réalisée en mai 2012 sur le N/O Côte de la Manche (INSU), dont j'ai été le porteur et le chef de mission. Il sera poursuivi (sous réserve d'acceptation de la proposition déposée en janvier 2013) par un projet ANR (SWAN : integrative Study of the Western english chANnel) dont je suis le coordinateur et une seconde mission à la mer (CAMANOC – CAmpagne MANche OCcidentale) programmable en septembre 2014 sur le N/O Thalassa II (Ifremer), dont je suis le porteur en partenariat avec Morgane Travers-Trolet (Ifremer – Centre Halieutique Manche-mer du Nord).

Regroupant des chercheurs de disciplines variées et venant de divers instituts de la façade Manche (différents laboratoires Ifremer et universitaires français et anglais, ONG anglaises), la campagne pluridisciplinaire CAMANOC vise à échantillonner l'ensemble de l'écosystème (hydrologie, compartiments planctoniques incluant œufs et larves de poissons, invertébrés benthiques, poissons et céphalopodes pélagiques, démersaux et benthiques,

oiseaux et mammifères marins). Pour le volet scientifique me concernant, cette mission permettra de compléter l'échantillonnage du benthos prévu dans le cadre de l'AT Benthoclim mais également d'acquérir des données de benthos (chaluté et dragué) à l'échelle du bassin occidental de la Manche. Après traitement et analyse, les données serviront à décrire la composition spécifique des assemblages (ichtyques, planctoniques, benthiques…), à caractériser leurs habitats et leurs distributions spatiales, à comprendre la structure du réseau trophique et à établir un ensemble d'indicateurs relatifs à l'état écologique actuel et aux descripteurs décrits dans la DCSMM.

1.2. Evolution de la biodiversité benthique en réponse au changement global en Manche occidentale

1.1.1. Etat de l'art succinct

Plusieurs changements dans la distribution des organismes marins et l'organisation des communautés ont été décrits au cours des dernières décennies en Manche ou en mer du Nord (voir revue de Southward *et al*., 2005). Ces derniers ont été le plus souvent corrélés directement ou indirectement aux fluctuations décennales de l'oscillation nord Atlantique (NAO), la forte fréquence d'un indice NAO positif depuis le milieu des années 1980 ayant résulté en une expansion des espèces d'affinité méridionale et à un déclin des espèces d'affinité boréale. Une méta-analyse a été réalisée récemment par le CIEM sur les effets potentiels en réponse aux changements des températures de surface dans la région maritime d'Ospar (Tasker, 2008). L'hypothèse envisagée était que le réchauffement est responsable d'un glissement vers le nord des espèces de la zone maritime Ospar, les changements en abondance étant dépendant de la position de l'espèce à proximité de sa limite chaude ou froide de sa répartition. Les poissons et le zooplancton [groupe bénéficiant de longues séries spatio-temporelles issues du CPR (Continuous Plankton Recorder)] sont ceux présentant les réponses les plus nombreuses, dont la plupart sont en cohérence avec les évolutions prévues [même si objectivement, ces changements ne peuvent être attribués qu'aux seuls effets du changement climatique car les impacts de différents facteurs, dont ceux de la pêche, se combinent (Goulletquer *et al*., 2013)].

Si de tels changements ont été largement documentés pour le zooplancton (Beaugrand *et al*., 2002 ; Eloire *et al*., 2010), les stocks de poissons (Perry *et al*., 2005) voire les invertébrés benthiques intertidaux (Mieszkowska *et al.,* 2006 ; Wethey & Woodin, 2008), l'impact des variations climatiques sur les peuplements macrobenthiques subtidaux demeure relativement méconnu en dépit de leur forte incidence sur la fonctionnalité des écosystèmes côtiers. Cette méconnaissance est à mettre en relation avec l'absence d'un échantillonnage récurrent aux échelles spatiales adéquates. Seules de trop rares études, dont celle de **Kröncke *et al*. (2011)**[7] permettent une telle évaluation. De façon pragmatique, ces auteurs ne détectent aucun changement significatif de la distribution de la macrofaune subtidale en mer du Nord entre 1986 et 2000 mais une augmentation des densités des espèces d'affinité méridionale, largement associée à une hausse des températures de surface, de la production primaire pélagique et des apports trophiques. L'absence de modification des aires de distribution est principalement due à la présence de barrières hydrologiques fortes qui réduisent le potentiel de dispersion de la majorité des espèces. Le long des côtes sud de l'Angleterre, Hinz *et al*. (2011) ont mis en évidence, après avoir revisité les stations échantillonnées par Holme, une absence de réponse à large échelle et concluent que les communautés benthiques répondent plus lentement aux changements environnementaux que les communautés planctoniques, de poissons ou benthiques intertidales. L'une des explications pourrait être liée aux températures hivernales dont les valeurs moyennes n'ont que très peu varié au cours des dernières décennies. Il faut toutefois considérer que le secteur très côtier du sud de l'Angleterre est celui

qui a connu les variations thermiques les plus faibles (+0,3 à +0,6° en 50 ans *vs* +0,6° en moyenne par décennie au cours des 20 dernières années).

A l'échelle du nord-ouest de l'Europe, quelques tentatives de prédiction des potentielles re-distributions d'espèces d'invertébrés benthiques voient le jour. On peut par exemple citer les travaux de Rombouts *et al*. (2012), qui tentent de prédire par l'utilisation de modèles de niches, la « migration » vers le nord des aires de répartition des mollusques *Abra alba*, *Glycymeris glycymeris* et *Pecten maximus* et de l'annélide polychète *Ophelia borealis*, en fonction de *scénarii* climatiques choisis. Ces travaux prédictifs se heurtent toutefois aux fortes incertitudes sur les impacts attendus du changement climatique sur la biodiversité d'une part et aux lacunes de connaissances sur la biodiversité benthique et le fonctionnement des écosystèmes d'autre part.

1.1.2. Les modèles de niches écologiques

Les modèles de distribution d'espèces (ou modèles de niche écologique) sont des outils numériques de plus en plus communément utilisés en écologie, tant pour les milieux terrestres, dulcaquicoles que marins, avec un double objectif : (1) comprendre les relations entre les organismes et une sélection de variables abiotiques et (2) prédire la distribution des espèces dans un paysage (Guisan & Thuillier, 2005 ; Elith & Leathwick, 2009). Dans ce dernier cas, deux approches sont possibles. Premièrement, à partir de modèles établis sur des données acquises en un nombre restreint de points, des prédictions sont faites pour de nouveaux sites dans la gamme de la variabilité environnementale observée. Les résultats sont interpolés par des méthodes géostatistiques de façon à définir de manière objective des cartes d'habitats préférentiels ou probables des espèces utilisables dans la définition de plans de gestion spatialisés (Degraer *et al*., 2008). Deuxièmement, les modèles sont utilisés pour prédire la distribution des espèces dans les climats passés ou futurs. Cette approche est toutefois fortement risquée dans la mesure où il n'existe pas, le plus souvent, d'observations pour valider les modèles.

Au cours des dernières années, différentes formulations mathématiques et procédures d'ajustement ont été proposées pour la construction des modèles de distribution : modèles linéaires généralisés (GLM), modèles additifs généralisés (GAM), réseaux neuronaux, régression multivariée par spline adaptative (MARS), modèle de maximum d'entropie (MAXENT), modèle probabiliste non paramétrique [NPPEN (Meissner *et al.*, 2008 ; Vaz *et al.*, 2008)]. En Manche orientale, de tels modèles d'habitats ont déjà été mis en application dans le cadre du programme Interreg CHARM II (**Carpentier *et al*., 2009**)[10]. Ils s'appuyaient sur des concepts simples, dont l'un est celui des facteurs limitants, qui définissent comment l'environnement impose la limite maximale de distribution des populations au travers d'interactions avec des processus essentiels du vivant, tels que la croissance, la survie et la reproduction. A partir de GLM, ils décrivaient et prédisaient «l'habitat probable d'une espèce» (*i.e*. lieu où l'espèce peut être présente) dans le cas de données de présence-absence, ou «l'habitat préférentiel» d'une espèce (*i.e.* la partie de l'habitat potentiel utilisée en moyenne sur une période de temps) dans le cas de données quantitatives.

1.1.3. La Manche occidentale : un contexte climatique original

A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, la Manche occidentale se situe à un carrefour biogéographique entre les provinces boréale froide au nord et lusitanienne plus chaude au sud (Dinter, 2001). Outre des différences dans la composition des communautés marines, ces provinces sont également le siège de changements dans la structure génétique de certaines espèces d'invertébrés, changements définis comme des points de rupture phylogéographique (Jolly *et al*., 2006). Les travaux réalisés sur la répartition de la macrofaune à l'échelle du bassin sont déjà anciens et datent soit des années 1950 par Norman Holme (Holme 1961 ;

1966), soit des années 1970-1980 par Louis Cabioch et collaborateurs (Cabioch *et al.*, 1977). Ces auteurs ont montré une distribution hétérogène des espèces benthiques qui résultait à la fois de facteurs climatiques (température) et édaphiques (vitesse des courants, nature du sédiment). Une particularité forte de la distribution de la macrofaune est l'existence d'un gradient décroissant de la diversité de l'ouest vers l'est. Ce dernier est à mettre en relation avec des gradients décroissant des températures hivernales et croissant des températures estivales, d'ouest en est, induisant une augmentation des variations thermiques saisonnières. L'enchevêtrement de ces différents gradients thermiques a pour effet de limiter l'aire de répartition des espèces en fonction de leur caractère sténotherme ou eurytherme et de leur affinité pour des eaux tempérées chaudes ou tempérées froides.

En fonction de ces critères, Holme (1966) a défini plusieurs groupes d'espèces qui présentent des différences spatiales de répartition en raison de leurs exigences climatiques :

1. les espèces présentes dans toute la Manche dont la répartition est gouvernée par des facteurs édaphiques (ex : *Polititapes virgineus*, *Goudalia triangularis*) ;

2. les espèces confinées à l'extrémité occidentale de la Manche ('western species') présentes uniquement à l'ouest de Start-Point et au sud de Guernesey ; il s'agit d'espèces d'eaux froides et/ou sténothermes, plutôt présentes dans les eaux profondes (ex : *Astarte sulcata*) ;

3. les espèces de la Manche occidentale ('west Channel species') présentes sur l'ensemble du bassin occidental de la Manche ; la limite de distribution de ces espèces se situe entre la baie de Poole et le Cap de la Hague bien qu'elles soient généralement absentes du golfe normano-breton (ex : *Dosinia lupinus*) ;

4. les espèces cornubiennes ('cornubian species'), espèces méridionales d'eau chaude et eurythermes dont l'aire de distribution est le plus souvent limitée à l'entrée occidentale de la Manche à l'ouest de Start Point (ex : *Tellina squalida*) ;

5. les espèces sarniennes ('sarnian species') qui sont des espèces d'eau chaude dont la distribution et les plus fortes abondances sont centrées sur le golfe normano-breton (ex : *Nucula nucleus*, *Arca lactea*, *Venus verrucosa*) ;

6. les espèces orientales ('eastern species') qui sont des espèces d'eau froide cantonnées principalement en Manche orientale (ex : *Spisula elliptica*, *Buccinum undatum*).

Depuis ces travaux précurseurs, les caractéristiques thermiques de la Manche ont été modifiées de manière significative. Ainsi, l'examen des moyennes mensuelles de la température des eaux de surface en un site côtier au large de Flamanville calculées sur la période 1986-2010 montre sur l'ensemble du cycle annuel un échauffement d'environ 1°C par rapport aux observations réalisées dans les années 1930 (données EDF). Des résultats voisins sont reportés à la rentrée de la Manche occidentale. Au large de Roscoff, dans une région où la colonne d'eau est homogène, une augmentation de la température d'environ +0,8°C a été signalée au cours des deux dernières décennies (P. Morin, comm. pers.). Au large de Plymouth où la colonne d'eau est stratifiée l'été, une augmentation de 0,6°C par décennie a été observée au cours des vingt dernières années en surface alors que l'anomalie de température atteint +0,7°C à proximité du fond (Smyth *et al.*, 2010). Des observations synoptiques obtenues depuis 1986 à partir d'images satellitales confirment les résultats issus des séries de mesure ponctuelles et montrent une augmentation moyenne des eaux de +0,6°C à l'échelle de la Manche occidentale en dépit d'une relative hétérogénéité locale (Saulquin & Gohin, 2010).

1.1.4. Objectifs du projet

Les travaux de recherche que je propose de développer, en collaboration avec E. Thiébaut (Université Pierre et Marie Curie – Station Biologique de Roscoff) s'appuient sur l'échantillonnage d'environ 250 stations distribuées en trois radiales ouest-est (entre les

longitudes 6°W et 0°, Figure 59). En 2012 (radiale sud) comme en 2014, cet échantillonnage s'est fait et se fera selon un protocole rigoureusement identique à celui utilisé par Cabioch et ses collaborateurs en termes d'engin de prélèvement (drague Rallier du Baty) et de volume prélevé (30 l de sédiment). Afin de s'affranchir le plus possible de l'influence des facteurs édaphiques sur la distribution des espèces, seul l'habitat des sables grossiers / graveleux circalittoraux qui constitue la majeure partie des fonds de la zone d'étude sera pris en considération. Seuls certains groupes zoologiques (représentant environ 250 espèces) pour lesquels des limites de répartition ont été clairement établies dans le passé seront ciblés : les mollusques, les échinodermes et les crustacés décapodes. De façon complémentaire, des prises de vues sous-marines de 5 à 10 minutes ont été et seront réalisées à l'aide d'un bâti vidéo autant que possible (en fonction des conditions de courants) afin de détecter la présence d'espèces sous-dispersées, de préciser la géomorphologie des fonds et d'affiner la typologie EUNIS des habitats benthiques en Manche occidentale. Les projets Benthoclim et SWAN permettront ainsi :

1. d'acquérir des données réactualisées sur la distribution de la macro- et de la megafaune en Manche occidentale ;
2. de juger de l'évolution des limites de distribution de certaines d'entre elles en réponse à l'augmentation de la température de l'eau de mer depuis les années 1950, période des premiers échantillonnages effectués par Holme ;
3. de prédire l'évolution de la distribution de la diversité spécifique en Manche occidentale en réponse au changement climatique attendu au cours du XXI^{éme} siecle. Si une attention particulière sera portée aux changements du régime thermique, d'autres effets pourront être pris en considération (tels que les effets directs ou indirects d'une modification de l'effort de pêche).

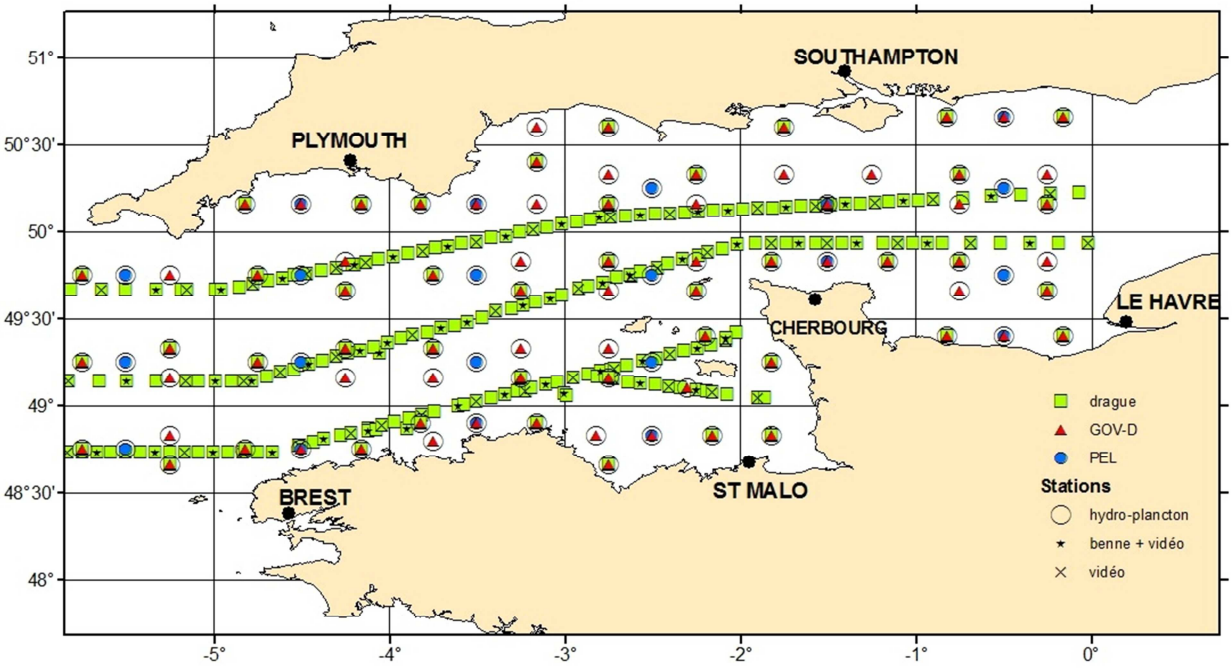


Figure 59 : Stratégie d'échantillonnage prévue lors des programmes Benthoclim (radiales sud, centrale et nord) et SWAN (autres stations échantillonnées au chalut de fond). Les stations qui seront échantillonnées de manière semi-quantitative à la drague Rallier du Baty sont figurées par des carrés verts. Idéalement, une station sur quatre fera également l'objet d'un échantillonnage quantitatif à la benne Hamon. La radiale sud a été échantillonnée en mai 2012 et les radiales centrale et nord seront échantillonnées en septembre 2014. GOV : chalut à Grande Ouverture Variable, PEL : données hydrologiques.

Les modèles mathématiques seront développés sur les données historiques de présence-absence et d'abondance relative. Ils s'appuieront sur les données relatives aux paramètres environnementaux collectées par Holme, Cabioch et leurs collaborateurs (bathymétrie et types sédimentaires) ainsi que sur les résultats issus de la modélisation thermique de la Manche réalisée par Agoumi (1982). En termes de température, trois variables seront retenues : le minimum hivernal, le maximum estival et l'amplitude thermique. La période de simulation prise en compte dans ce modèle, qui s'étend de 1960 à 1979, correspond à une phase froide et est contemporaine des campagnes d'acquisition des données historiques. Les modèles établis seront appliqués aux données actuelles en s'appuyant sur les données de température issues du modèle Mars 3D de la Manche (Lazure & Dumas, 2008). **L'intérêt de cette étude sera ainsi de comparer des données acquises avant et après le changement de régime thermique de la Manche** en prenant en effet en compte deux phases contrastées : une période « froide » s'étendant jusqu'à la fin des années 1980 (période d'étude considérée par Agoumi (1982) et contemporaine des prélèvements de Holme, Cabioch et collaborateurs) et une période « chaude » depuis le début des années 1990.

La stratégie d'échantillonnage adoptée, consistant à n'échantillonner que les sables grossiers, certes sous leurs divers faciès, vise à s'affranchir au maximum de l'influence du paramètre édaphique pour se concentrer sur l'effet de la variation de température. En cas de succès, cette approche permettra de mieux comprendre la réponse de la faune benthique à l'augmentation des températures moyennes de l'eau de mer, d'affiner les paramètres de la modélisation et de réaliser, pour les espèces qui auront été retenues, des modèles prédictifs de distribution selon des *scenarii* d'évolution de température divers. Ce volet sera complété par la prise en compte du potentiel d'adaptation génétique qui permettra d'affiner les réponses potentielles des espèces en limite d'aire de distribution (action menée par F. Viard, CNRS – Station biologique de Roscoff). L'interprétation des résultats se fera au regard des données d'efforts de pêche sur la zone étudiée, collectées auprès du Système d'Information Halieutique de l'Ifremer, aussi bien pour les espèces d'intérêt commercial (comme par exemple le mollusque *Glycymeris glycymeris*) que pour des espèces connues pour être sensibles au chalutage.

L'intérêt des modèles est qu'ils peuvent servir dans les plans de gestion, dont ceux qui seront mis en œuvre dans le cadre de la Directive Européenne Stratégie sur le Milieu Marin. Bien que de plus en plus demandées dans les plans de gestion, les cartes de distribution spatiales à large échelle sont généralement manquantes (Young, 2007). Souvent, les données sont restreintes à des points d'observations (les stations). Les modèles prédictifs d'habitats permettent de produire de façon objective des cartes de distribution qui ne sont limitées que par la disponibilité et la résolution des données environnementales (Degraer *et al*., 2008). Elles sont de fait souvent moins chères à collecter que les données biologiques. L'utilisation des modèles d'habitat dans les plans de gestion du domaine marin est double : elle permet de servir de ligne de base au plan de conservation mais également de servir de signal d'alerte en cas de perturbations. Cependant, il faut garder à l'esprit que ces modèles d'habitats doivent être considérés comme des outils complémentaires aux observations des écosystèmes.

1.2. Identification des communautés benthiques à l'échelle de la Manche occidentale

La plupart des études sur les communautés benthiques sont très détaillées et se concentrent sur la structure et la distribution spatiale à petite échelle des organismes dans des zones très côtières. L'information sur les espèces et les assemblages du large à méso-échelle manque souvent et l'utilisation des campagnes scientifiques halieutiques comme plate-forme permet l'observation de la macro-épifaune et mégafaune sur des zones géographiques très étendues. De telles études ont souvent été réalisées lors de campagne au chalut perche [voir

Ellis et Rogers (2004) pour une revue détaillée]. Le couplage d'engins d'échantillonnage complémentaires (chalut de fond, drague, benne, vidéos sous-marine) permettra d'avoir une vision réactualisée de la composition et de la distribution de la macro-épifaune benthique, à une échelle adéquate écologiquement pour étudier les habitats halieutiques, là où l'information à l'échelle d'une benne seule est inappropriée. Les observations des invertébrés benthiques ainsi échantillonnés pourront être utilisées comme prédicteurs de la distribution des espèces halieutiques dans le cadre de la modélisation des habitats optimaux de ces espèces.

La structure des peuplements benthiques sera explorée, en collaboration avec S. Vaz (Ifremer – centre halieutique Manche-mer du Nord) à l'aide de méthodes statistiques adaptées aux analyses de communautés (classifications, ordinations) permettant de décrire chaque type d'assemblage et les espèces indicatrices principales qui lui sont associées. Les corrélations avec les paramètres environnementaux seront testées à l'aide d'analyses canoniques. Des indices de diversité seront également calculés pour mieux explorer les différences entre les sous-communautés. Finalement, la distribution de chaque type d'assemblage et leurs niveaux de diversité seront cartographiés [voir travaux de Vaz *et al*. (2007) en Manche Orientale]. A terme (après plusieurs campagnes CAMANOC), ce type d'observation effectuées au chalut pourrait permettre de générer un indicateur des types d'habitats biotiques benthiques à méso-échelle utilisable pour mesurer leur qualité, leur biodiversité et leur évolution dans l'espace et au cours du temps.

1.3. Contribution du benthos et structure du réseau trophique en Manche occidentale

De façon complémentaire, lors de la mission CAMANOC qui sera réalisée en 2014, outre le benthos chaluté, une station de chalutage sur deux seront accompagnées de prélèvements à la drague afin préciser les relations existant entre les distributions des assemblages benthiques et ichtyques (action du projet ANR SWAN pilotée par B. Ernande, Ifremer - Centre Halieutique Manche-mer du Nord).

Afin de déterminer l'écologie trophique des espèces de poissons principalement ciblées par la pêche, une collecte considérable de poissons et d'espèces associées a été faite en 2009 en Manche Est lors de la campagne scientifique CGFS (Channel Ground Fish Survey) à bord du N/O « Gwen Drez » par l'équipe halieutique du centre Ifremer de Boulogne sur Mer. Les premiers résultats montrent que le régime alimentaire et la position dans le niveau trophique de quelques carnivores benthiques (bar, merlan, plie et sole) semblent influencés par plusieurs facteurs abiotiques tels que la distribution géographique et le type de sédiment. Au niveau de l'espèce, quelques caractéristiques morphologiques ont été observées comme déterminants et indicateurs de leurs comportements alimentaires. Une étude similaire est nécessaire en Manche Ouest où les assemblages faunistiques ont une composition différente, ce qui pourraient induire un fonctionnement trophique différent de ce que l'on observe en Manche Est. Cette comparaison permettrait de nuancer les hypothèses et résultats obtenus pour la Manche Orientale, en offrant une autre perspective.

Les prélèvements qui seront issus de cette campagne scientifique permettront la détermination des principaux liens trophiques en Manche occidentale. Les résultats compléteront les connaissances des régimes alimentaires et flux énergétiques récemment acquises dans la partie orientale et nécessaires à la compréhension du fonctionnement trophique de l'ensemble du milieu. Ils apporteront des renseignements complémentaires permettant de comprendre comment les différents compartiments s'intègrent dans l'écosystème, connaitre les niveaux auxquels ils prélèvent leur énergie et estimer l'intensité des interactions existants entre les différents niveaux trophiques et le milieu. Cette étude constituera par conséquent une étape essentielle à la compréhension de leur fonctionnement écologique.

L'ensemble des résultats obtenus, à la fois sur les régimes alimentaires et sur la biomasse de chaque groupe échantillonné, permettra d'alimenter des modèles écosystémiques qui seront développés pour la Manche Ouest. Ce volet de recherche a été particulièrement identifié par le programme Mer rédigé par L'alliance pour l'Environnement (AllEnvi) en novembre 2012, qui dresse un état des lieux de la recherche française sur les environnements marins et littoraux (Vincent *et al*., 2012).

1.4. Origine, nature et fonctions des thanatocénoses actuelles en Manche occidentale

A plus long terme, une collaboration est en train de se dessiner avec J. Fournier (CNRS – UMR BOREA) autour de l'acidification des océans et le problème de l'augmentation du taux de CO_2 à l'échelle de la Manche occidentale. Elle viendra compléter l'approche présentée précédemment en intégrant la composante fossile des communautés benthiques.

La Manche se caractérise en effet par une teneur en carbonates de calcium des sédiments superficiels qui atteint des valeurs proches de certaines mers tropicales, notamment dans sa partie occidentale. Dans le contexte d'une modification du cycle du carbone et de l'acidification croissante des océans liés au changement climatique global, l'Anomalie Positive Carbonatée de la Manche reste une énigme. L'origine, la nature et les fonctions des tanathocénoses (ensemble des organismes morts, dont les restes peuvent être trouvés en un même site) et taphocénoses (ensemble des fragments issus des organismes morts) qui composent les corps sédimentaires bioclastiques doivent être étudiées pour tenter de la résoudre. Parmi l'ensemble des questions qui seront traitées dans ce cadre de cette recherche interdisciplinaire, je me consacrerai plus particulièrement à caractériser les principaux organismes qui composent ces thanathocénoses et taphocénoses ainsi qu'à l'étude des fonctions écologiques de ces assemblages thanatofauniques et de leurs relations avec les biocénoses actuelles. Cette recherche s'effectuera dans le Golfe Normand-Breton et s'attachera à l'étude de certaines thanatocénoses actuelles : fonds à *Crepidula fornicata*, à maërl, bancs bioclastiques subtidaux, bancs coquilliers et bioconstructions d'annélides.

2. Améliorations méthodologiques pour une meilleure connaissance du compartiment benthique

2.1. Le benthos chaluté

Les questions attenantes au fonctionnement de l'écosystème « Manche » sont multiples. On relève ainsi un besoin crucial de décrire les habitats marins (s'appuyant sur une caractérisation fine des types sédimentaires), la distribution des principales espèces macrobenthiques, les processus associés à l'écologie des espèces de poissons et l'évaluation de la capacité des écosystèmes benthiques à s'adapter aux perturbations d'origine humaine. La plupart des études sur les communautés benthiques sont très détaillées et se concentrent sur la structure et la distribution spatiale à petite échelle des organismes dans des zones très côtières. L'information sur les espèces et les assemblages du large à méso-échelle manque souvent et l'utilisation des campagnes scientifiques halieutiques comme plate-forme permet l'observation de la macro-épifaune et de la mégafaune sur des zones géographiques très étendues. De telles études ont souvent été réalisées lors de campagnes au chalut perche (Ellis & Rogers, 2004 ; Martin, 2006). Du fait des larges zones balayées par le chalut, ces observations représentent un ou plusieurs habitats sur une échelle plus grande que celle généralement étudiée à l'aide de bennes. Malgré cet inconvénient, cette échelle reste plus adéquate écologiquement pour étudier les distributions d'espèces sous-dispersées.

Cette approche est actuellement et depuis plusieurs années mise en œuvre lors des campagnes IBTS (International Bottom Trawl Survey) ou EVOE qui ont lieu chaque année respectivement en mer du Nord et dans le golfe de Gascogne, sur le N/O Thalassa II. Ces

campagnes permettent, avec plusieurs années de recul maintenant d'avoir des distributions d'espèces ou d'habitats (Figure 60). L'acquisition de telles données à partir de prélèvements effectués à la benne, de quelque modèle qu'elle soit, est quasiment impossible.

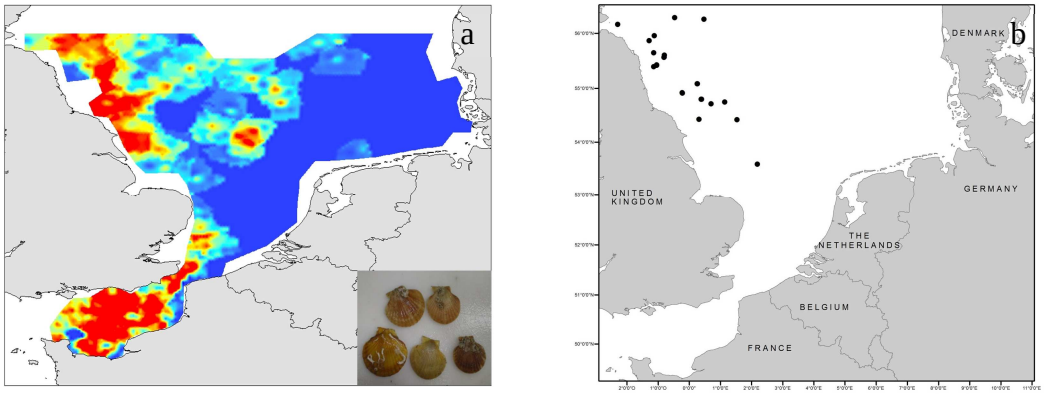


Figure 60 : Distribution d'*Aequipecten opercularis* (a) et *Pennatula phosphorea* (b) en Manche orientale et dans la partie sud de la mer du Nord (la partie nord n'a pas été prospectée). Données acquises au chalut de fond GOV (Grande Ouverture Variable) lors des campagnes IBTS.

J'envisage de poursuivre cette approche afin d'acquérir une base de données suffisante permettant de dresser une cartographie de la distribution des différentes espèces de l'épifaune vagile dans les secteurs étudiés (mer du Nord) ou à étudier (Manche occidentale). Ces données permettront également de faire le lien avec la description des habitats halieutiques, où les poissons tendent à utiliser des habitats distincts pour se nourrir ou se reposer et où l'information à l'échelle d'une benne est inappropriée. Cette approche semble enfin être une bonne alternative pour répondre aux exigences de l'échelle spatiale requise par la DCSMM.

2.2. Les techniques d'imagerie sous-marine

De nombreux documents ont été publiés à propos de l'utilisation d'appareils photographiques et de caméras vidéo pour cartographier les habitats. Les traîneaux sont remorqués à l'arrière d'un navire et les caméras sur bâti vertical immergées sur le côté du navire pendant que celui-ci dérive ou avance très lentement (à moins de 1 noeud) alors que les véhicules téléguidés sont mis à l'eau sur le côté du navire pendant que celui-ci est à l'ancre ou suit une dynamique de navigation et de positionnement. Ces techniques font maintenant partie intégrante des levés benthiques et des programmes de cartographie des habitats, en particulier pour les campagnes de terrain complétant des levés acoustiques. Compte tenu de la surface et du type d'organismes qu'elles permettent de visualiser, ces techniques complètent l'utilisation du chalut pour échantillonner les organismes benthiques.

En collaboration avec S. Vaz (Ifremer – Centre halieutique Manche-mer du Nord) et R. Larocque (Ministère Canadien des Pêches et des Océans), je souhaite développer cette méthode d'acquisition de données. Un tel procédé est déjà mis en œuvre dans le cadre des campagnes IBTS en mer du Nord et Benthoclim en Manche occidentale. Cette approche sera mise en œuvre et améliorée dans le cadre du programme Interreg PANACHE (Protected Area Network Across the CHannel Ecosystem). L'objectif de ce projet est d'aboutir à une protection et une gestion améliorées du milieu marin, grâce à la mise en place d'une stratégie plus cohérente de gestion des aires marines protégées dans l'espace Manche. La vidéo (système tracté sur une luge, actuellement en cours de développement) sera particulièrement utilisée dans ce contexte pour **juger de sa pertinence en tant qu'outil d'acquisition de données**. Elle devrait permettre d'évaluer l'évolution de la diversité benthique dans les zones

protégées mises en place en Manche (Lyme bay, Torbay et parc des trois estuaires) et de définir l'intérêt écologique de la mise en place de telles zones.

3. Acquisition de connaissances pour une meilleure gestion

3.1. Les petits fonds subtidaux de l'archipel de Chausey

Un des intérêts majeurs de Chausey est constitué par sa partie marine, qui représente plus de 90% de l'archipel. Ces zones sont peu profondes (<10 m SHOM) et l'hétérogénéité des sédiments au sein et autour de l'archipel de Chausey est à l'origine de la grande variété d'espèces (biodiversité exceptionnelle) et d'habitats. Certains de ces habitats jouent un rôle important au sein de l'archipel, en termes de fonctionnalité des écosystèmes. Les herbiers de zostère, les banquettes à lanice ou encore les vastes étendues d'algues brunes (« champs d'algues ») permettent à de nombreuses espèces de se nourrir, de s'abriter et/ou de se reproduire.

Les travaux de la Station marine du Muséum National d'Histoire Naturelle de Dinard, et notamment de Toupoint *et al*. (2006), Fournier (2007) et Godet (2008a) et de ont permis de caractériser les habitats intertidaux sablo vaseux de l'archipel de Chausey. Ces connaissances ont d'ailleurs été utilisées par le Conservatoire des Espaces Lacustres et des Rivages Littoraux (CELRL) pour rédiger les documents d'objectifs des directives Habitats et ZPS de Chausey, mais également pour la réflexion cadre du plan de gestion du Conservatoire du littoral. Le domaine subtidal reste en revanche beaucoup moins connu, les données historiques étant quasi inexistantes. Il est de fait aujourd'hui indispensable de conduire une prospection sur ce site. Si en termes d'habitats, il est probable que les assemblages de sédiments cartographiés en zone intertidale se prolongent en domaine subtidal, cela reste à confirmer par un complément de cartographie, qui s'appuie sur des moyens matériels spécifiques (utilisation de l'imagerie sous-marine et de bennes). En dehors de quelques points étudiés par des plongeurs dans le contexte de la Directive Cadre sur l'Eau, les seuls éléments de connaissance récents et précis couvrant l'ensemble de l'archipel concernant la zone subtidale, sont des inventaires algaux réalisés en 2008.

Une étude fine et complète des habitats subtidaux de l'archipel, initiée en mai 2012, doit donc compléter le travail déjà réalisé sur l'intégralité du domaine intertidal. Une mission de prospection (réalisée par A. Ehrhold - Département Géosciences marines, Ifremer Brest) avec la vedette Haliotis a eu lieu en mai 2012 et a permis de couvrir 29 km^2 de petits fonds de l'archipel (Figure 61).

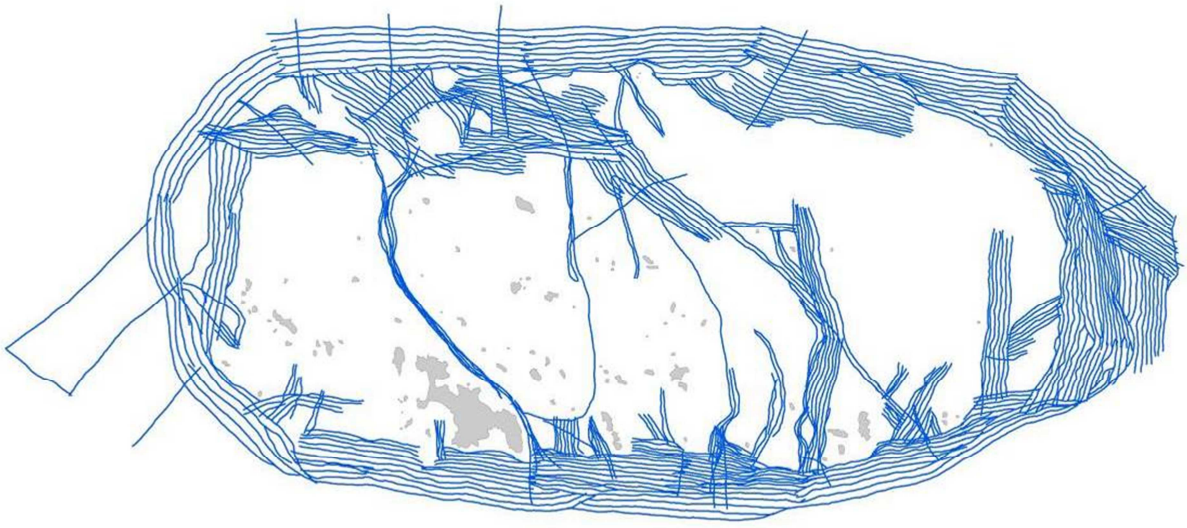


Figure 61: Localisation des profils acoustiques réalisés autour de l'archipel de chausey.

Cette prospection a été complétée en juin 2012 par une mission d'échantillonnages biologique et sédimentaire (LERBN et CNRS-UMR BOREA). Cette base de connaissances servira de socle pour la mise place des études, suivis et actions plus spécialisées relatives à la gestion des activités professionnelles ou de loisirs, à la conservation des espèces patrimoniales et aux mesures à mettre en place dans l'archipel envers les espèces invasives. La mise à disposition d'une cartographie bathymétrique de l'archipel reste à ce jour l'élément manquant et incontournable pour répondre à de nombreux objectifs du plan de gestion. Cet outil est aujourd'hui indispensable pour étudier et considérer au mieux les dynamiques sédimentaires et l'évolution des habitats dans un environnement caractérisé par des conditions de marées remarquables.

3.2. Fonctionnement des herbiers à *Zostera marina*

Les herbiers de phanérogames marines d'une manière générale et de *Z. marina* en particulier, ne constituent pas des espaces stables et isotropes. La surface, la densité de pieds/m², la longueur des feuilles, la biomasse rhizomique et racinaire, la nature du substrat… sont autant d'éléments qui varient de manière parfois importante au sein d'un même herbier tout en le caractérisant. Les herbiers constitués par l'espèce tempérée *Zostera marina* se situent préférentiellement dans le proche domaine subtidal et colonisent la partie inférieure du domaine intertidal. En régime mégatidal, comme le connaît l'archipel de Chausey, les herbiers ont tendance à s'étendre sur une large ceinture bathymétrique. Toutefois, cette colonisation n'est pas continue spatialement ni pérenne et les herbiers forment des motifs irréguliers sous forme de taches plus ou moins continues et couvrent des surfaces très diverses. A l'échelle d'une tache d'herbier, de nombreux vides sont visibles, qui n'ont pas les mêmes formes, les mêmes orientations et des existences très variables dans le temps. Année après année, ces espaces intra- et inter-herbiers sont colonisés par les plantes, disparaissent ou au contraire persistent sur des pas de temps variables. Les fronts pionniers permettant l'extension spatiale de l'herbier se traduisent spatialement par un linéaire complexe et de nombreuses taches connexes.

Les herbiers sont ainsi naturellement fragmentés à des degrés divers qu'il est possible de mesurer. Les indices géométriques et topologiques fournis par l'écologie du paysage permettent de mesurer - quantitativement et objectivement - la fragmentation d'un herbier et de la caractériser. La fragmentation peut avoir une origine naturelle car contrôlée par les conditions environnementales telles que l'orientation des houles, la puissance des courants tidaux, la nature du substrat, le niveau bathymétrique par exemple. Elle est aussi la conséquence de certaines activités anthropiques telles que le passage des dragues, le chalutage, l'action mécanique des chaînes à proximité des corps-morts, etc.

Les questions auxquelles je souhaite répondre, en collaboration avec J. Fournier (CNRS-UMR BOREA) visent à savoir si :

1. la fragmentation et/ou la stabilité des herbiers contrôle la richesse spécifique et la composition des assemblages macrobenthiques. La stabilité de l'herbier sera abordée sous l'angle spatial et temporel grâce au jeu exceptionnel de données dont dispose la Station Marine de Dinard : cartographie au 1:1000 des herbiers de l'archipel de Chausey de 1926 à 2008.

2. ce contrôle s'exerce différemment selon que la fragmentation soit d'origine naturelle ou anthropique.

3.3. Présence du mollusque *Crepidula fornicata* et diversité benthique

De nombreux travaux de recherche ont permis d'évaluer l'impact de la prolifération de la crépidule sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes impactés. Au sein du

compartiment benthique, cette espèce induit notamment des modifications sédimentaires dont l'importance varie selon le niveau de colonisation (Ehrhold, 1998), modifie la structure des communautés benthiques par l'apport d'éléments grossiers que constituent les coquilles et le dépôt plus ou moins important de pélites (De Montaudouin *et al*., 1999), entre en compétition trophique avec les bivalves cultivés (Cugier, 2010b) et d'une manière générale bouleverse les réseaux trophiques existants ainsi que les cycles biogéochimiques (Martin *et al.*, 2006 ; Leloup-Arbach *et al*., 1998).

Je souhaite au cours de ces prochaines années et en collaboration notamment avec l'équipe Ifremer Dyneco Benthos de Brest, me focaliser sur la relation entre présence de crépidules et modifications biosédimentaires. Cette problématique devrait être l'un des axes d'une futur projet ANR qui devrait être déposé au cours de l'année 2014. Les questions que je souhaite aborder visent à déterminer :

1 dans quelle mesure la présence de la crépidule, à l'état vivant, modifie les caractéristiques sédimentaires (par émission de fécès/pseudo-fécès et modification des conditions d'écoulement en couche limite de fond d'une part et apport d'éléments grossiers d'autre part) et quelles sont les répercussions sur la diversité biologique, l'abondance et la structure des communautés benthiques associées. De ce dernier point de vue, le lien entre densité de crépidule et modification de la faune benthique reste méconnu, certaines études considérant que la présence de la crépidule tend à augmenter la richesse spécifique benthique (Barnes *et al.*, 1973) alors que d'autres concluent à l'absence d'effets significatifs à petite échelle (De Montaudouin *et al*., 1999).

2. l'influence de la vitalité des crépidules sur les paramètres d'états (richesse spécifique, abondance et biomasse) des peuplements benthiques ainsi que sur leur structure. Il semble en effet qu'en certains secteurs, les populations de crépidules commencent à décliner, voire à être remplacée par d'autres espèces telle l'ophiure *Ophiocomina nigra* en rade de Brest (Blanchet-Aurigny *et al*., 2012). Il est donc important de savoir en quoi la généralisation éventuelle d'un tel déclin est susceptible de modifier à moyen terme la faune des fonds affectés.

3.4. Dynamique et conservation des récifs d'hermelles

Les hermelles (*Sabellaria alveolata*) sont des polychètes sédentaires qui vivent sur l'estran dans les tubes sableux qu'ils construisent. Ces tubes, lorsqu'ils s'agglomèrent les uns aux autres peuvent former des récifs, en forme de boules ou de platiers, pouvant atteindre jusqu'à deux mètres de hauteur. Les deux récifs existant en baie du Mont Saint-Michel sont les plus grands d'Europe et ont fait l'objet de nombreux travaux initiés par la thèse de Dubois (2003). Un indicateur d'état de santé a été publié en 2011 (**Desroy *et al*., 2011)**[40] et testé en conditions opérationnelles en baie du Mont Saint-Michel pour accompagner la mise en œuvre de Natura 2000 sur ce site.

Les projets à venir, qui seront menés en collaboration avec S. Dubois (Ifremer-Dyneco benthos Brest), P. Le Mao (Ifremer-LERBN) et J. Fournier (CNRS-UMR BOREA) visent à faire fructifier les acquis des travaux antérieurs tout en développant des études complémentaires pour mieux comprendre le fonctionnement et la résilience de ces biohermes, considérés comme habitats remarquables.

Les questions que je souhaiterai aborder se structurent en trois axes :

1. Appréhender l'implantation et les caractéristiques des placages et récifs d'hermelles sur son aire de répartition européenne, avec un test initial en région Bretagne (ce travail peut être un excellent sujet de science participative) ;

[40] **Desroy N.**, Dubois S.F., Fournier J., Ricquiers L., Le Mao P., Gerla D., Rougerie M. & Legendre A., 2011. The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta : Sabellaridae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic conservation: Marine and freshwater ecosystems* 21: 462-471.

2. Analyser les variations de structuration d'un récif à l'échelle locale afin d'essayer de comprendre leur valeur en tant qu'indicateur des changements environnementaux ;

3. Préciser la place des récifs dans les chaînes trophiques, en tant que puits ou source de nourriture. Ainsi, quel est le rôle trophique du microphytobenthos se développant sur les vasières créées en arrière des récifs, pour les organismes benthiques associés et les hermelles elles-mêmes ?

4. Approche anthropocentrée : les services écosystémiques

Par définition, les services écosystémiques sont les bénéfices que les hommes tirent des écosystèmes. Le Millenium Ecosystem Assessment (2005) a identifié quatre catégories :

1. Les services support. Nécessaires pour la production de tous les autres services de l'écosystème, ils se réfèrent aux grands cycles biogéochimiques, production primaire…) permettant à la vie de se maintenir sur terre.

2. Les services de régulation, qui sont des bénéfices issus de la régulation des processus des écosystèmes (régulation du climat, de la qualité de l'air…).

3. Les services d'approvisionnement, qui permettent aux hommes d'obtenir des biens commercialisables par l'exploitation des écosystèmes.

4. Les services culturels et sociaux, qui sont des bénéfices non-matériels obtenus par les hommes à partir des écosystèmes à travers l'enrichissement spirituel, le développement cognitif, la réflexion, la création, l'esthétique…

La prise en compte de cette approche, actuellement apanage des Etats-Unis et de la Chine, est encore anecdotique en France où peu d'équipes travaillent explicitement sur les services écosystèmiques. Le premier programme à s'y intéresser formellement, sous le prisme du milieu marin, est le programme Interreg Val-Mer auquel je participe. L'objectif principal de ce projet est de définir, en collaboration avec les autres équipes impliquées dont des économistes, une méthodologie permettant de quantifier la valeur réelle (monétaire et non-monétaire, *i.e.* économique, sociale et environnementale) des services rendus par les écosystèmes marins et côtiers en Manche occidentale principalement (bien que d'autres sites tels le golfe du Morbihan soient pris également en considération). Une fois ces approches définies, elles seront mises à l'essai dans différents secteurs, dont le golfe normano-breton, pour une meilleure gestion/planification de l'environnement marin. Une telle réflexion peut potentiellement modifier l'approche existante du « business as usual » et créer une prospérité économique durable en s'assurant de la prise en compte acceptable des services écosystémiques dans les processus de prise de décision. Cette approche viendra compléter celle mise en œuvre dans le cadre du programme Panache, présentée précédemment.

J'interviendrai dans la tâche 1 de ce programme, intitulée «Estimation et évaluation des écosystèmes marins ». Concrètement, je m'attacherai, en collaboration avec les partenaires de l'Université Pierre et Marie Curie (station biologique de Roscoff) à identifier l'ensemble des services écosystèmiques existant dans le golfe normano-breton, les croiser avec les fonctions écologiques et les habitats pour évaluer la contribution/part relative de chaque habitat (ou fonction comme la production primaire) dans les services écosytèmiques. Car, plus que de savoir quel sont le rôle ou la valeur des services pour la société, la question qui m'anime et qui m'a conduit à participer à ce projet, est de savoir comment les écosystèmes marins fonctionnent pour fournir leurs services. Si pour l'instant, mon approche n'est que théorique et bibliographique, elle devra nécessairement évoluer vers la mise en place de dispositifs d'observation, de suivis à long-terme et d'expérimentations. C'est d'ailleurs cette voie qui est prônée par l'alliance Française pour l'environnement, dans le cadre de son programme mer (Vincent *et al*., 2012).

5. Transfert des connaissances vers le grand public

En complément des publications dans les revues spécialisées et confidentielles, il me semble essentiel de présenter les connaissances acquises dans le cadre de mes travaux de recherche vers le grand public. En tant que scientifiques, nous maîtrisons le langage technique et le style impersonnel des revues scientifiques, que la plupart des gens trouvent indigeste et ennuyeux. Le grand public, envers lequel la recherche a une mission de diffusion de la connaissance, n'est pas intéressé par le processus qui a mené à une découverte. Il souhaite juste connaître l'importance de cette découverte pour la société. Afin d'éviter que la spécificité du langage scientifique reste un obstacle séparant la science de la vie de tous les jours, je souhaite, au travers de différents ouvrages collaboratifs, pouvoir répondre à leur questionnement et contribuer à la sensibilisation aux natures (ordinaire et extra-ordinaire).

5.1. Atlas de distribution des invertébrés benthiques du golfe Normano-Breton

Collaborations : P. Le Mao (Ifremer-LERBN) / L. Cabioch, F. Gentil & E. Thiébaut (UMPC-station biologique de Roscoff) / J. Fournier (CNRS-UMR BOREA) / L. Godet (CNRS-UMR LETG).

Publication prévue pour la fin de l'année 2014.

A une époque où se multiplient les politiques de protection de la biodiversité en milieu marin, il n'existe que très peu de synthèse permettant de la quantifier sur les espaces maritimes du littoral métropolitain et il n'existe pas encore d'atlas de répartition des espèces benthiques. Il est pertinent de combler cette lacune à l'échelle du golfe normano-breton (incluant les îles anglo-normandes) en réalisant un atlas du benthos du golfe.

Ce projet cherche à répondre à trois objectifs :

1. faire l'inventaire le plus complet possible des espèces benthiques animales signalées dans le golfe depuis le début du XIX^{ème} siècle ;

2. décrire sous forme cartographique l'aire de répartition de ces espèces dans le golfe ;

3. intégrer une dimension historique en essayant de mettre en évidence les variations de répartition de certaines espèces dans le golfe (apparition, disparition, augmentation, régression).

Le choix s'est porté sur le golfe normano-breton pour de nombreuses raisons. Il est l'objet d'un projet de Parc Naturel Marin en association avec les îles anglo-normandes. Il dispose d'une solide base de connaissance existante avec, comme point-clé, les campagnes de Christian Retière de 1969 à 1976 qui ont montré l'intérêt de ce site pour la détection des variations de répartition des espèces dans le cadre du changement climatique global.

5.2. Des récifs et des hommes : les hermelles

Collaborations : P. Le Mao (Ifremer-LERBN) / J. Fournier (CNRS-UMR BOREA) / S. Dubois (Ifremer-Dyneco benthos).

Publication prévue pour la fin de l'année 2015.

La relation entre les hommes et les récifs d'hermelles a été de tout temps passionnelle, allant de la détestation à la vénération. Les premiers récits des naturalistes (Audouin & Milne-Edwards) rapportant la présence d'hermelles en baie du Mont Saint-Michel datent de 1832 et font état d'une espèce proliférante. Suite à une confusion avec l'espèce *Sabellaria spinulosa*, les hermelles avaient alors été déclarées dangereuses pour les huîtres et les autres espèces de la baie. Les modes de pensée ont aujourd'hui évolué et si les récifs à *S. alveolata* n'ont plus le statut de « menace biologique », ils sont eux-mêmes menacés par une pression de pêche de plus en plus dommageable. Aujourd'hui, les récifs à

Sabellaria alveolata restent encore un mystère pour nombre d'habitants du bord de mer. Quelle est leur origine, quelle est leur dynamique, quel est leur rôle, pourquoi sont-ils aussi présents en baie du Mont Saint-Michel, comment des organismes aussi « simples » d'un point de vue évolutif peuvent-ils construire des structures aussi massives et pérennes ?... sont autant de questions que se posent les habitants ou visiteurs du littoral.

Même s'il existe encore des lacunes dans la connaissance de ces formations et de leur fonctionnement au sein de l'écosystème qui les abrite, ces structures ont fait l'objet d'attention particulière de la part des scientifiques (notamment de la station marine du MNHN de Dinard et du laboratoire Ifremer Bretagne nord) depuis ces dernières décennies. La rédaction d'un ouvrage de synthèse permettra de mieux sensibiliser le grand public à la biologie de cette espèce.

5.3. L'archipel de Chausey : un écosystème unique

Collaborations : P. Le Mao (Ifremer-LERBN) / J. Fournier (CNRS-UMR BOREA) / L. Godet (CNRS-UMR LETG).
Publication prévue pour l'année 2017.

L'archipel de Chausey a été très tôt (dès le XIX^{éme} siècle) le siège d'intenses prospections naturalistes (Audouin et Milne-Edwards, de Quatrefages, Gadeau de Kerville…). Récemment, sous l'impulsion de la thèse de L. Godet (2008), de nombreuses études ont été mises en œuvre pour mieux comprendre le fonctionnement de certains des habitats de cet archipel. La cartographie des milieux intertidal et subtidal a permis de décrire précisément chaque habitat et a révélé le caractère extraordinairement complexe et fragmenté de cet archipel, qui regroupe la quasi-totalité les habitats intertidaux meubles de l'Europe du nord-ouest. D'ailleurs, l'hétérogénéité bio-sédimentaire du site a déterminé une concentration de milieux et d'espèces qui a été remarquée depuis fort longtemps. En 1828, Milne-Edwards & Audouin qualifiaient déjà les «*côtes »* de l'archipel comme «*abondamment pourvues d'animaux*». Fauvel, quant à lui, en comparant Chausey aux autres côtes Normandes, précisait en 1900 que «*c'est là que la faune est la plus riche et la plus océanique*».

La mise en lumière de 180 années de témoignages naturalistes et de recherches scientifiques constitue un formidable état de référence du patrimoine naturel du site et de sa perception. Ce sont autant de connaissances qu'il est aujourd'hui pertinent et important de valoriser sous la forme d'un ouvrage de synthèse.

Références bibliographiques

Agoumi A., 1982. Modélisation du régime thermique de la Manche. Thèse de Docteur Ingénieur, Ecole Nationale des Ponts et Chaussées, 254 p.

Amara R., Laffargue P., Dewarumez J.M., Maryniak C., Lagardère F. & Luczak C., 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (southern bight of the North sea). *Journal of Fish Biology* 58: 788-803.

Amara R., 2002. Localisation et diagnostic de l'état de santé des nourriceries d'espèces d'intérêt halieutique en Manche Orientale et sur le littoral atlantique. Rapport MATE - Université du littoral-côte d'Opale, 130 pp.

Anonyme 2007. WFD intercalibration technical report. Part 3 – Coastal and Transitional Waters - Section 2 – Benthic Invertebrates. European Community. http://circa.europa.eu/Public/irc/jrc/jrc_eewai/library?l=/milestone_reports/update_nilestone_2007/coastaltransitional&vm=detailed&sb=Title

Arbach Leloup F., Desroy N., Le Mao P., Pauly D. & Le Pape O., 2008. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 111-120.

Armonies W., 2000. On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research* 43: 121-133.

Aubin D., 1979. Influence de l'envasement sur les activités conchylicoles de la baie de Cancale. Rapport du laboratoire du Muséum national d'histoire naturelle de Dinard, 78 pp.

Auffret J.P., Alduc D., Larsonneur C. & Smith A.J., 1980. Cartographie du réseau des paléovallées et de l'épaisseur des formations superficielles meubles de la Manche Orientale. *Annales de l'Institut Océanographique* 56: 21-35.

Austin M., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.

Bachelet G., 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. Thèse d'état, Université de Bordeaux, 478 p.

Bachelet G., 1990. Recruitment of soft-bottom infaunal invertebrates: the importance of juvenile benthic stages. *La mer* 28: 199-210.

Bachelet G., Castel J., Dauvin J.C., Ibanez F. & Nival P., 1997. Long-term changes in marine ecosystems. *Oceanologica Acta* 20: 1-329.

Bahé S., 2008. Evaluation du trafic maritime dans la Manche. http://atlastransmanche.certic.unicaen.fr/commun/lecteur2f/page.php?base=atlas&idlangue=fr&idpage=416.

Barnes R.S.K., Coughlan J. & Holmes N.J., 1973. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. *Proceedings of Malacological Society of London* 40: 253-275.

Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B. & Ferrer E.A., 2011. Has the Earth's mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.

Beaugrand G., Reid P.C., Ibanez F., Lindley J.A. & Edwards M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296: 1692-1694.

Belgrano A., Legendre P., Dewarumez J.M. & Frontier S., 1995. Spatial structure and ecological variation of meroplankton of the French-Belgian coast of the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 128 : 43-50.

Beliaeff B., 2007. Surveillance de l'état des eaux littorales – objectifs, stratégies et valorisation. Mémoire d'Habilitation à Diriger les Recherches, Université de Marseille, 56 p.

Bellan G., 1980. Annélides polychètes des substrats solides de trois milieux pollués sur les côtes de Provence (France) : Cortiou, Golfe de Fos, Vieux Port de Marseille. *Tethys* 9: 260-278.

Bellan G., Bellan Santini D. & Dauvin J.C., 2002. Indicateurs et indices de qualité des milieux. *In* : Dauvin J.C. (coordinateur), Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. *Patrimoines naturels* 57: 158-163.

Bellois P., Desaunay Y., Dorel D. & Lemoine M., 1979. Nurseries littorales de la baie du Mont Saint-Michel et du Cotentin-est. Rapport EDF-ISTPM n°E2302, 115 p.

Berg P., Risgaard-Petersen N. & Rysgaard S., 1998. Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnology and Oceanography* 43: 1500–1510.

Beukema J.J., 1990. Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas. *In*: Beukema J.J., Wolff W.J. *et al*. (editors), Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems, Dordrecht, Kluwer: 83-92.

Beyst B., Cattrijsse A. & Mees J., 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *Journal of Fish Biology* 55: 1171-1186.

Blanchard M., 2009. Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the bay of Mont Saint-Michel (western Channel, France). *Aquatic Living Resources* 22: 11-19.

Blanchet-Aurigny A., Dubois S., Hily C., Rochette S., Goaster E.L. & Guillou M., 2012. Multi-decadal changes in two co-occuring ophiuroid populations. *Marine Ecology Progress Series*, 460: 79-90.

Blanchet H., Lavesque N., Ruellet T., Dauvin J.C., Sauriau P.G., Desroy N., Desclaux C., Leconte M., Bachelet G., Janson A.L., Bessineton C., Duhamel S., Jourde J., Mayot S., Simon S., De Montaudouin X. 2008. Use of Biotic Indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats - Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecological indicators* 8: 360-372.

Blandin P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'écologie* 17 : 215-307.

Bock M.J. & Miller D.C., 1995. Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 187: 81-101.

Boero, F. & Bonsdorff, E., 2007. A conceptual framework for marine biodiversity and ecosystem functioning Marine Ecology 28: 134-145.

Borja A., Franco J. & Perez V., 2000. A Marine Biotic Index to establish the ecologiqcal quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40: 1100-1114.

Borja A., Muxika I., Franco J., 2003. The application of a marine biotic index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Marine Pollution Bulletin* 46: 835–845.

Borja A., Franco J. & Muxika I., 2004. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools. *Marine Pollution Bulletin* 48: 405-408.

Borja A. & Muxika I., 2005. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin* 50: 787-789.

Borja A., Josefson A.B., Miles A., Muxika I., Olsgard F, Phillips G., Rodriguez J.G. & Rygg B., 2007. An approach to the intercalibration of benthic ecological status assessment in the North Atlantic ecoregion, according to the Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 42-52.

Borja A., Daurer D.M., Diaz R., Llanso R.J., Muxika I., Rodriguez J.G. & Schaffner L., 2008. Assessing estuarine benthic quality conditions in Chesapeake Bay: a comparison of three indices. *Ecological Indicators* 8: 395-403.

Borja A., Barbone E., Basset A., Borgersen G., Brkljacic M., Elliot M., Garmendia J.M., Marques J.C., Mazik K., Muxika I., Neto J.M., Norling K., Rodriguez J.G., Rosati I., Rygg B., Teixeira H. & Trayanova A., 2011. Response of single benthic metrics and multi-metric methods to anthropogenic pressure gradients, in five distinct European coastal and transitional ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 62: 499-513.

Boulton A.J., 1999. An overview of river health assessment: philosophies, practice, problems and prognosis. *Freshwater Biology* 41: 469-479.

Braeckman U., Provoost P., Gribsholt B., Van Gansbeke D., Middelburg J.J., Soetaert K., Vincx M. & Vanaverbeke J., 2010. Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series* 399: 173–186.

Cabioch L., 1961. Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cahiers de Biologie Marine* 2: 1-40.

Cabioch L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 9: 493-720.

Cabioch L. & Glaçon 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas de Calais. *Compte - Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 280: 491-494.

Cabioch L., Gentil F., Glaçon R. & Retière C., 1977. Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. *In*: Keegan B.F. *et al.*, Biology of benthic organisms. Proceedings of the 11th European Marine Biology Symposium, Galway, Ireland, Oxford: Pergamon Press: 115-128.

Cabioch L. & Glaçon 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du cap d'Antifer à la baie de Somme. *Compte – Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 285: 209-212.

Callaway R., Alsvag J., De Boois I., Cotter J., Ford A., Hinz H., Jennings S., Kröncke I., Lancaster J., Piet G., Prince P. & Ehrich S., 2002. Diversity and community structure of epibenthic invertebrates and fish in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 59: 1199-1214.

Callaway R., 2003. Long-term effects of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283:115-132.

Callaway R. 2006. Tube worms promote community change. *Marine Ecology Progress Series* 308: 49–60.

Callaway R., Desroy N., Dubois S., Fournier J., Frost M., Godet L., Hendricks V.J. & Rabaut M., 2010. Ephemeral bio-engineers or reef building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integrative and Comparative Biology* 50: 237-250

Carpentier A., Vaz S., Martin C.S., Coppin F., Dauvin J.C., Desroy N., Dewarumez J.M., Eastwood P.D., Ernande B., Harrop S., Kemp Z., Koubbi P., Leader-Williams N., Lefèbvre A., Lemoine M., Loots C., Meaden G. J., Ryan N. & Walkey M., 2005. Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM), INTERREG III A, Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale, 225 p.

Carpentier A., Martin C.S. & Vaz S., 2009. Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale. Rapport final (CHARM phase II), Ifremer, Boulogne-sur-Mer, 626 p.

Carvalho S., Moura A.M., Gaspar M.B., Pereira P., Cancela da Fonseca L., Falcao M., Drago T., Laeitao F. & Regala J., 2005. Spatial and inter-annaul variability of the macrobenthic communities within a coastal lagoon (Obidos lagoon) and its relationship with environmental parameters. *Acta Oecologica* 27: 143-159.

Castilla J.C., 2000. Roles of experimental marine ecology in coastal management and conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 3-21.

C.E., 2000. Directive 2000/60/CE du parlement Européen et du conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. *Journal officiel des communautés européennes*, L327/1, 72 p.

Cesar C.P. & Frid C.L.J., 2012. Benthic disturbance affects intertidal food web dynamics: implications for investigations of ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series*: 466: 35-41.

Chao A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265-270.

Chernick M.R., 2007. Bootstrap methods: a guide for practitioners and researchers, 2nd edition. Wiley, New York.

Christensen V., Walter C.J. & Pauly D., 2000. Ecopath with Ecosim: a user's guide. University of British Columbia Vancouver Fisheries Centre, Canada and ICLARM, Penang, 130 p.

Christensen V. & Walters C.J., 2004. Ecopath with Ecosim, methods, capabilities and limitations. *Ecological modeling* 172: 109-139.

Clarke K.R. & Ainsworth M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92: 205-219.

Clavier J., Lechapt J.P., Retière C. & Rivain V., 1973. Effets à long-terme du fonctionnement de l'usine marémotrice de la Rance sur l'évolution du peuplement des sables fins vaseux de la Rance. *In*: Proceedings of the seventeenth European Symposium of Marine Biology (Brest). *Oceanologica Acta*: 75-79.

Colwell R.K., 2006. RangeModel: a Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. Version 5. User's guide and application published at: http://viceroy.eeb.uconn.edu/range model.

Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.

Connor D. W., Allen J., H., Golding N., Howell K. L., Liebernecht L. M., Northen K. O. & Reker J. B., 2004. The marine habitat classification for Britain and Ireland. Version 04.05.

Costanza R., D'Arge R., De Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & Van den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.

Cugier P., Frangoudes K., Blanchard M., Mongruel R., Perez J., Le Mao P., Robin T., Fontenelle G., Mazurie J., Cayocca F., Pouvreau S., Olivier F., 2010a. Impact des facteurs environnementaux et des pratiques conchylicoles sur la baie du Mont Saint-Michel et la production conchylicole. Etude de scenarii par modélisation. Programme Liteau II, rapport final. http://archimer.ifremer.fr/doc/00026/13707/.

Cugier P., Struski C., Blanchard M., Mazurié J., Pouvreau S., Olivier F., Trigui J.R. & Thiébaut E., 2010b. Assessing the role of benthic filter-feeders on phytoplanktonic production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *Journal of Marine Systems* 82: 21-34.

Dajoz R., 1975. Précis d'écologie. Dunod, Paris, 549 p.

Darwin C.R., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray John, London, 556 p.

Dauvin J.C., 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix, et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse de troisième cycle, Université Pierre et Marie Curie, 251 p.

Dauvin J.C., 1993. Le benthos: témoin des variations de l'environnement. *Oceanis* 19: 25-53.

Dauvin J.C. (Editeur), 1997. Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris, 376 p.

Dauvin J.C., 2000. The muddy fine sand *Abra alba–Melinna palmata* community of the bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Marine Pollution Bulletin* 40: 528-536.

Dauvin J.C. (Coordinateur), Bellan G., Bellan-Santini D., Capet Y., Debout P., Desroy N., Dewarumez J.M., Dubrulle J.B., Ghezali M., Guillaumont B., Le Pennec N., Lozachmeur O., Meur-Ferec C., Ruz M.H., Mesnard A.H., Pouille X. & Videment L., 2002. Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. *Patrimoines Naturels* 57: 346 p.

Dauvin J.C. & Dewarumez J., 2002. Patrimoine naturel de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord : invertébrés et peuplements macrobenthiques sublittoraux. *Revue des Travaux de la Station Marine de Wimereux* 25: 9-27.

Dauvin J.C (Coordinateur), Costil K., Duhamel S., Hocdé R., Mouny P. & De Roton G., 2002. Patrimoine biologique et chaînes alimentaires. Programme Scientifique Seine-Aval, Fascicule 7, Edition Ifremer, Plouzané, France, 47 p.

Dauvin J.C., Gomez Gesteira J.L. & Salvande Fraga M.M., 2003. Taxonomic sufficiency: an overview of its use in the monitoring of sublittoral benthic communities after oil spills. *Marine Pollution Bulletin* 46: 562-572.

Dauvin J.C. & Desroy N., 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540:13-27.

Dauvin J.C., Desroy N., Janson A.L., Vallet C. & Duhamel S. 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.

Dauvin J.C. & Lozachmeur O., 2006. Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion integrée : exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-est). *Vertigo* 17: 1-14.

Dauvin J.C., 2007. Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55: 271-281

Dauvin J.C. & Ruellet T., 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. Marine Pollution Bulletin 55: 215-224.

Dauvin J.C., Ruellet T., Desroy N. & Janson A.L., 2007a. The ecological quality status of the bay of Seine and the Seine estuary : use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 55: 241-257.

Dauvin J.C., Ruellet T., Thiébaut E., Gentil F., Desroy N., Janson A.L., Duhamel S., Jourde J. & Simon S., 2007b. The presence of *Melinna palmata* (Annelida: Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca: Bivalvia) related to sedimentary changes in the bay of Seine (English Channel, France). *Cahiers de Biologie Marine* 48: 391-401.

Dauvin J.C., Desroy N., Denis L. & Ruellet T., 2008. Does the *Phaeocystis* bloom affect the diel migration of the suprabenthos community? *Marine Pollution Bulletin* 56: 77-87.

Dauvin J.C. & Ruellet T., 2008. Using M-AMBI in assessing benthic quality within the water framework Directive: some remarks and recommendations. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1377-1379.

Dauvin J.C., Desroy N., Dewarumez J.M., Dupuis L., Foveau A., Garcia C., Martin C., Spilmont N., Vaz S. & Warembourg C., 2009. « Chap. 4, Invertébrés benthiques / Benthic invertebrates". *In*: Carpentier A., Martin C.S. & Vaz S., 2009. Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale. Rapport final (CHARM phase II), Ifremer, Boulogne-sur-Mer, 626 p.

Dauvin J.C (Coordinateur), Alizier S., Aulert C., Bessineton C., Cuvilliez A., Denis L., Garcia C., Janson A.L., Jourde J., Lesourd S., Lozach S., Morin J., Ruellet T., Spilmont N., Tous Rius A., 2010. Le benthos de l'estuaire de la Seine. Programme Scientifique Seine-Aval Fascicule 2.4, Rouen, France, 72 p.

Dauvin J.C., Alizier S., Rolet C., Bakalem A., Bellan G., Gomez Gesteira J.L., Grimes S., De-La-Ossa Carretero & Del-Pilar-Ruso Y., 2012. Response of different benthic indices to diverse human pressures. *Ecological Indicators* 12: 143-153.

Davidson A. & Hinkley D.V., 1997. Bootstrap methods and their application. Cambridge University Press.

Davoult D., Dewarumez J.M., Prygiel J. & Richard A., 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord. Ifremer/Région Nord-Pas de Calais. 30 p.

Davoult D., Migné A., Créach A., Gévaert F., Hubas C., Spilmont N. & Boucher G., 2009. Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel (Western English Channel, France). *Hydrobiologia* 620: 163-172.

Degraer S., Verfaillie E., Willems W., Adriaens E., Vincx M. & Van Lancker V., 2008. Habitat suitability modelling as a mapping tool for macrobenthic communities: an example from the Belgian part of the North Sea. *Continental Shelf Research* 28: 369-379.

Delpech C., Courrat A., Pasquaud S., Lobry J., Le Pape O., Nicolas D., Boet P.,Girardin M. & Lepage M., 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60: 908-918.

De Montaudouin X., Audemard C. & Labourg J.P., 1999. Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235: 105-124.

Denis L. & Desroy N., 2008. Consequences of spring phytodetritus sedimentation on the benthic compartment along a depth gradient in the Eastern English Channel. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1844-1854.

Dernie K.M., Kaise, M.J., Richardson E.A. & Warwick R.M., 2003. Recovery of soft sediment communities and habitats following physical disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286: 415-434.

Derous S., Austen M., Claus S., Daan N., Dauvin J.C., Deneudt K., Depestele J., Desroy N., Heessen H., Hostens K., Husum Marboe A., Lescrauwaet A.K., Moreno M, Moulaert I., Paelinckx D., Rabaut M., Rees H., Ressurreição A., Roff J., Talhadas Santos P., Speybroeck J., Willem Maria Stienen E., Tatarek A., Ter Hofstede R., Vincx M., Zarzycki, T. & Degraer S., 2007. Building on the concept for marine biological valuation with respect to translating it to a practical protocol: Viewpoints derived from a joint ENCORA-MARBEF initiative. *Oceanologia* 49: 579-586.

De Smet B., Godet L., Fournier J., Desroy N., Jaffré M., Vincx M. & Rabaut M., 2013. Feeding grounds for waders in the bay of the Mont Saint-Michel (France) : *Lanice conchilega* serves as an oasis in the tidal flats. *Marine Biology* 160: 751-761.

Desroy N., Olivier F. & Retière C., 1997. Effects of individual behaviours, inter-individual interactions of *Pectinaria koreni* and *Owenia fusiformis* (Annelida Polychaeta) and hydrodynamism on *Pectinaria koreni* recruitment. *Bulletin of Marine Science* 60: 547-558.

Desroy N. & Retière C., 2001. Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance basin : role of recruitment. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 1-12.

Desroy N., Warembourg C., Dewarumez J.M. & Dauvin J.C., 2003. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60: 120-131.

Desroy N. & Denis L., 2004. Influence of spring phytodetritus sedimentation on intertidal macrozoobenthos in the eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 270: 41-53.

Desroy N. & Retière C., 2004. Using benthos as a tool for coastal management. Example of the impact of the tidal power station on benthic communities of the Rance basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 7: 59-72.

Desroy N., Janson A.L., Denis L., Charrier G., Lesourd S. & Dauvin J.C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588: 173-188.

Desroy N., Guerin L. & Le Mao P., 2008a. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2007. District Seine-Normandie. Rapport Ifremer RST DOP-LER FBN 08-009-sm, 54 p.

Desroy N., Guerin L. & Le Mao P., 2008b. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2007. District Artois-Picardie. Rapport Ifremer RST DOP-LER FBN 08-011-sm, 43 p.

Desroy N., Soudant D., Dewarumez J.M., Meirland A., Jourde J., Hacquebart P., Olivier F., Nebout T., Gentil F. Hily C. & Le Mao P., 2009. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : état écologique des masses d'eau (façade Manche) - Année 2007. Rapport Ifremer, 18 p.

Desroy N., Soudant D., Auby I., Barillé A.L., Blanchet H., Gentil F., Hily C., Oger-Jeanneret H. & Sauriau P.G., 2010. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : état écologique des masses d'eau (façade Atlantique)- Année 2007. Rapport Ifremer, 20 p.

Desroy N., Dubois S.F., Fournier J., Ricquiers *L.*, Le Mao P., Gerla D., Rougerie M. & Legendre A., 2011. The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellaridae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic conservation: Marine and freshwater ecosystems* 21: 462-471.

Dewarumez J.M., Gevaert F., Massé C., Foveau A., Desroy N. & Grulois D., 2011. Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois-Picardie. UMR CNRS 8187 LOG et Agence de l'Eau Artois-Picardie, 140 p.

Diaz R., Solan M. & Valente R.M., 2004. A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management* 73: 165-181.

Dinter W.P., 2001. Biogeography of the OSPAR maritime area. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, Germany.

Drew B., Miller D., Toop T. & Hanna P., 2001. Identification of expressed HSP's in blacklip abalone (*Haliotis rubra* Leach) during heat and salinity stress. *Journal of Shellfish Research* 20: 695-706.

Dubois S, Retière C & Olivier F., 2002. Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (*Polychaeta*: *Sabellaridae*) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 817–826.

Dubois S., 2003. Ecologie des formations récifales à *Sabellaria alveolata* (L.) : valeur fonctionnelle et patrimoniale. Thèse de troisième cycle, Muséum national d'histoire naturelle, 203 p.

Durieux E., Le Duigou M., Millot S., Sasal P. & Begout M.L., 2010. Sedentary behaviour establishment in 0-group common sole *Solea solea* : a laboratory video-tracking study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1257-1262.

Eckman J.E., Nowell A.R.M. & Jumars P.A., 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *Journal of Marine Research* 39: 361-374.

Ehrhold A., Blanchard M., Auffret J.P. & Garlan T., 1998. The role of *Crepidula fornicata* in the modification of the sedimentary tidal environment in Mont-Saint-Michel bay (the Channel, France). *Earth and Planetary Sciences*, 327: 583-588.

Eleftheriou A. & Basford D.J., 1989. The macrobenthic infauna of the offshore northern North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69: 123-143.

Ellingsen K.E., 2001. Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology Progress Series* 218: 1-15.

Elliott M. & Quintino V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54: 640-645.

Ellis D., 1985. Taxonomic sufficiency in pollution assessment. *Marine Pollution Bulletin* 16, 459.

Ellis J.R. & Rogers S.I., 2004. Distribution and structure of faunal assemblages and their associated physical conditions on the Atlantic continental shelf of the British Isles. *ICES CM 2004/P:03*, CD-ROM.

Elith J. & Leathwick J.R., 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology and Evolutive Systems* 40: 677-697.

Eloire D., Somerfield P.J., Conway D.V.P., Halsband-Lenk C., Harris R. & Bonnet D. 2010. Temporal variability and community composition of zooplankton at Station L4 in the Western Channel: twenty years of sampling. *Journal of Plankton Research* 32: 657-679.

Essink K, 1999. Ecological effects of dumping of dreged sediments ; options for management. *Journal of Coastal Conservation* 5: 69-80.

Finn J.T., 1976. Measures of ecosystem structures and function derived from analysis of flows. *Journal of Theorical Biology* 56: 363-380.

Fisher J.L., 2002. Création et fonctions des stations maritimes françaises. La revue pour l'histoire du CNRS [en ligne] 7. http://histoire-cnrs.revues.org/537.

Folk R.L., 1954. The distinction between grain size and mineral composition sedimentary rock nomenclature. *Journal of Geology* 62: 344-359.

Forste, S. & Graf G., 1995. Impact of irrigation on oxygen flux into sediment : intermittent pumping by *Callianassa subterranea* and « piston-pumping » by *Lanice conchilega*. *Marine Biology* 123: 335-346.

Fournier J., Godet L., Olivier F. & Le Vot M., 2007. Archipel des Chausey. Répartition des sédiments superficiels : faciès sédimentaires (1 :10 000). Rapport DIREN Caen.

Foveau A., Desroy, N., Dewarumez, J.M., Dauvin ,J.C. & Cabioch, L., 2008. Long-term changes in the sessile epifauna of the Dover Strait pebble community. *Journal of Oceanography, Research and Data* 1: 1-11.

Foveau A., 2009. Habitats et communautés benthiques du basin oriental de la Manche : état des lieux au début du XXI^{ème} siècle. Thèse de troisième cycle, Université des sciences et technologies de Lille, 308 p.

Foveau A., Desroy N., Dauvin J.C. & Dewarumez J.M., 2013. Distribution pattern of benthic diversity in the eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* 479: 115-126.

François F., Dalègre K., Gilbert F. & Stora G., 1999. Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels. Etude du remaniement sédimentaire de deux bivalves Veneridae, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. *Comptes - Rendus de l'Académie des Science de Paris* 322: 339-345.

Frid C.L.J., Buchanan J.B. & Garwood P.R., 1996. Variability and stability in benthos: twenty-years of monitoring off Northumberland. *ICES Journal of Marine Science* 53: 978-980.

Friedrichs M., Graf G. & Springer B., 2000. Skimming flow induced over a simulated polychaete tube lawn at low population densities. *Marine Ecology Progress Series* 192: 219-228.

Frontier S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Journal de Recherche Océanographique* 1: 35-48.

Garnaud S., Lesueur P., Lesourd S., Poupinet N. & Brun-Cottan J.C., 2002. Caractérisation des variations lithologiques saisonnières des sédiments de la baie de Seine orientale ; impact des crues de la Seine (France). *Geoscience* 334: 323-330.

Garnaud S., 2003. La sédimentation fine sur une plate-forme interne macrotidale : la baie de Seine sud-orientale (France). Thèse de troisième cycle, Université de Caen, 307 p.

Garreau, P., 1997. Caractéristiques hydrodynamiques de la Manche. *Oceanis* 23: 65-87.

Ghertsos K., Luczak C., Dewarumez J. M. & Dauvin J.C., 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of the fine-sand communities from the English Channel and the Southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1481–1487.

Ghertsos K., 2002. Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. Thèse de troisième cycle, Université des Sciences et Technologies de Lille, 182 p.

Gibson R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191-206.

Gilkinson K. D., Dawe B., Forward B., Hickey D., Kulka S. & Walsh S., 2006. A review of Newfoundland & Labrador region research on the effects of mobile fishing gear on benthic habitat and communities. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Documents, 2006/055: 1-30.

Gilbert F., Aller R.C. & Hulth S., 2003. The influence of macrofaunal burrow spacing and diffusive scaling on sedimentary nitrification and denitrification: an experimental simulation and model approach. *Journal of Marine Research* 61: 101–125.

Giller P.S., Hillebrand H., Berninger U.G., Gessner M.O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., Leslie H., Malmqvist B., Monaghan M.T., Morin P.J. & O'Mullan G., 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104: 423–436.

Glémarec M. & Hily C., 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata* 2: 139-150.

Glud .N., Jorgensen B.B., Revsbech N.P. & Schulz H.D., 1994. Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: *in situ* and laboratory measurements. *Deep-Sea Research* 41: 1767-1788.

Godet L., 2008. L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin : l'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. Thèse de troisième cycle, Muséum national d'histoire naturelle, 473 p.

Godet L., Fournier J., van Katwijk M., Olivier F., Le Mao P. & Retière C., 2008a. Clams farmers and oystercatchers: effects of the degradation of *Lanice conchilega* beds on the spatial distribution of shorebirds. *Marine Pollution Bulletin* 58: 589-595.

Godet L., Toupoint N., Olivier F., Fournier J. & Retière C., 2008b. Considering the functional value of common marine species as a conservation stake: the case of sandmason worm *Lanice conchilega* (Pallas 1766) (Annelida, Polychaeta) beds. *Ambio* 37: 347–355.

Godet L., Fournier J., Jaffré M. & Desroy N., 2011. Influence of stability and fragmentation of a worm-reef on benthic macrofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 472-479.

Goulletquer P., Gros P. Bœuf G. & Weber J. (Editeurs), 2013. Biodiversité en environnement marin. Quae, 208 pp.

Grall J. & Coïc N., 2005. Une synthèse des methodes d'évaluation de la qualité du macrobenthos en milieu côtier. Rapport LEMAR / IUEM, 65 p.

Grall J., Quiniou F. & Glemarec M., 2003. L'indice d'évaluation de l'endofaune côtière I2EC. *In*: Alzieu C. (éditeur), Bioévaluation de la qualité environnementale des sédiments portuaires et des zones d'immersion, édition Ifremer: 89-115.

Grant J., Hatcher A., Scott D.B., Pocklinngton P., Schafer C.T. & Winters G.V., 1995. A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. *Estuaries* 18, 124–144.

Guillaumont B. & Gauthier E., 2005. Recommandations pour un programme de surveillance adapté aux objectifs de la DCE - Recommandations concernant le benthos marin. (édition. Ifremer).

Guisan A. & Thuillier W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters*, 8: 993-1009.

Gypens N., Lacroix G. & Lancelot C., 2007. Causes of variability in diatom and *Phaeocystis* blooms in Belgian coastal waters between 1989 and 2003: a model study. *Journal of Sea Research* 57: 19–35.

Hall S.J., 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review* 32: 197-239.

Heip C., Basford D., Craeymeersch J. A., Dewarumez J. M., Dörjes J., De Wilde P., Duineveld G., Eleftheriou A., Herman P. M. J., Niermann U., Kingston P., Künitzer A., Rumohr H., Soetaert K. & Soltwedel T., 1992. Trends in biomass, density and diversity of North Sea macrofauna. *ICES Journal of Marine Science* 49: 13–22.

Helmuth B., Mieszkowska N., Moore P. & Hawkins S.J., 2006. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 373-404.

Hering D., Borja A., Cartensen J., Carvalho L., Elliott M., Feld C.K., Heiskanen A.S., Johnson R.K., Moe J., Pont D., Solheim A.L. & Van de Bund W., 2010. The European Water Framework Directive at the age of 10: a critical review of the achievement with recommendations for the future. *Science of the Total Environment* 408: 4007-4019.

Heymans J.M. & Baird D., 2000. Network analysis of the northern Benguela ecosystem by means of Network and Ecopath. *Ecological Modelling* 131: 97-119.

Hewitt J.E., Thrush S.F., Halliday J. & Duffy C., 2005. The Importance of small-scale habitat structure for maintaining beta-diversity. *Ecology* 86: 1619-1626.

Hily C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 696 p.

Hily C., Le Loc'h F., Grall J. & Glémarec M., 2008. Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited: long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 413-425.

Hinz H., Capasso E., Lilley M., Frost M. & Jenkins S.R., 2011. Temporal differences across a bio-geographical boundary reveal slow response of sub-littoral benthos to climate change. *Marine Ecology Progress Series* 423: 69-82.

Holme N.A., 1961. The bottom fauna of the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41: 397-461.

Holme N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46: 401-493.

Holt T.J., Rees E.I., Hawkins S.J. & Seed R., 1998. Biogenic reefs (volume IX). An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project).

Hulbert S.H., 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.

ICES IBTSWG, 2011. Scicom steering group on ecosystem surveys. Science and technology. *ICES CM/SSGESST 06*.

Janson A.L., 2007. Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine en réponse à la dynamique sédimentaire. De l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle. Thèse de troisième cycle, Université de Rouen, 282 p.

Janson A.L., Denis L., Rauch M. & Desroy N., 2012. Macrobenthic biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: example of the Seine estuary. *Journal of Soils and Sediments* 12: 1568-1580.

Jennings S., Dinmore T.A., Duplisea D.E., Warr K.J. & Lancaster J.E., 2001. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology* 70: 459-475.

Jolly M.T., Viard F., Gentil F., Thiébaut E. & Jollivet D., 2006. Comparative phylogeography of coastal polychaete tubeworms in the North East Atlantic: *Pectinaria koreni* (Malmgren) and *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje). *Molecular Ecology* 15: 1841-1855.

Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

Jonsson P.R., Van Duren L.A., Amielh M., Asmus R., Aspden R.J., Daunys D., Friedrichs M., Friend P.L., Olivier F., Pope N., Precht E., Sauriau P.G. & Schaaff E., 2006. Making water flow: a comparison of the hydrodynamic characteristics of 12 different benthic biological flumes. *Aquatic Ecology* 40: 409-438.

Katsanevakis S., Maravelias C.D., Damalas D., Karageorgis A.P., Tsitsika E.V., Anagnostou C. & Papaconstantinou C., 2009. Spatio-temporal distribution and habitat use of commercial demersal species in the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* 18: 439-457.

Kossinna E., 1921. Die Tiefen des Weltmeeres. Veröffentlichungen des Institutes für Meerskunde und des Geographischen Institutes an der Universität Berlin, Neue Folge, A. Geographisch-Naturwissenschaftliche. *Reihe* 9: 1-70.

Kostecki C., 2010. Dynamique trophique, habitat benthique et fonction de nourricerie des milieux côtiers et estuariens. Thèse de troisième cycle, Agrocampus Ouest, 154 p.

Kostecki C., Le Loc'h F., Roussel J.M., Desroy N., Huteau D., Riera P., Le Bris H., Le Pape O., 2010. The dynamic of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64: 54-60.

Kostecki C., Rochette S., Girardin R., Blanchard M., Desroy N. & Le Pape O., 2011. Reduction of flatfish habitats as the consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 154-160.

Kostecki C., Roussel J.M., Desroy N., Roussel G., Lanshere J., Le Bris H. & Le Pape O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: disentangling the influence of primary production and freshwater organic matter subsidies. *Marine Ecology Progress Series* 449: 221-232.

Kröncke I., Zeiss B., Rensing C., 2001. Long-term variability in macrofauna species composition off the island of Norderney (East Frisia, Germany) in relation to changes in climatic and environmental condition. *Senckenbergiana Maritima* 31: 65-82.

Kröncke I., Reiss H, Eggleton J.D., Aldridge J., Bergman M.J.N., Cochrane S., Craeymeersch J.A., Degraer S., Desroy N., Dewarumez J.M., Duineveld G.C.A., Essink K., Hillewaert H., Lavaleye M.S.S., Moll A., Nehring S., Newell R., Oug E., Pohlmann T., Rachor E., Robertson M., Rumohr H., Schratzberger M., Smith R., Vanden Berghe E., van Dalfsen J., van Hoey G., Vincx M., Willems W. & Rees H.L. 2011. Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94: 1-15.

Künitzer A., Basford D., Craeymeersch J.A., Dewarumez J.M., Dörjes J., Duineveld G.C.A., Eeleftheriou A., Heip C., Herman P., Kingston P., Niermann U., Rachor E., Rumohr H., de Wilde P.A.J., 1992. The benthic infauna of the North Sea: species distribution and assemblages. *ICES Journal of Marine Science* 49: 127-143.

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. *Marine Pollution Bulletin* 52: 34-47.

Labrune C., Romero-Ramirez A., Amouroux J.M., Duchene J.C., Desmalades M., Escoubeyrou K., Buscail R., Gremare A., 2012. Comparison of ecological quality indices based on benthic macrofauna and sediment profile images: A case study along an organic enrichment gradient off the Rhône River. *Ecological Indicators* 12: 133-142.

Larsonneur C., 1971. Manche centrale et Baie de Seine: géologie du substratum et des dépôts meubles. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Caen, 394 p.

Larsonneur C., Bouysse P. & Auffret J.P., 1982. The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology* 29: 851-864.

Lavesque N., Blanchet H. & de Montaudouin X., 2009. Development of a multimetric approach to assess perturbation of benthic macrofauna in *Zostera noltii* beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368: 101-112.

Lawton, J.H., 1994. What species do in ecosystems. *Oikos* 71: 367–374.

Lazure P., Dumas F., 2008. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model at regional scale (MARS). *Advance in Water Research* 31 : 233-250.

Le Bot S., Trentesaux A., Garlan T., Berne S. & Chamley H., 2000. Influence des tempêtes sur la mobilité des dunes tidales dans le détroit du Pas-de-Calais. *Oceanologica Acta* 23: 129-141.

Le Bot S. & Trentesaux A., 2004. Types of internal structure and external morphology of submarine dunes under the influence of tide- and wind-driven processes (Dover Strait, northern France). *Marine Geology* 211: 143-168.

Le Loc'h F., 2004. Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. Thèse de troisième cycle, Université de Bretagne occidentale, 326 p.

Le Pape O. & Menesguen A., 1997. Hydrodynamics prevention of eutrophication in the bay of Brest (France). A modeling approach. *Journal of Marine Systems* 12: 171-186.

Le Pape O., Jean F. & Menesguen A., 1999. Pelagic and benthic model coupling, application to the bay of Brest, a semi-enclosed zone of Western Europe. *Marine Ecology Progress Series* 189: 135-147.

Le Pape O., Chauvet F., Desaunay Y. & Guerault D., 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50: 177-185.

Le Pape O., Guerault D. & Desaunay Y., 2004. Effect of an invasive mollusc, the American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* 277: 107-115.

Le Pape O., Baulier L., Cloarec A., Martin J., Le Loc'h F. & Desaunay Y., 2007. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the bay of Biscay (France): a quantitative description using indicators bases on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* 57: 126-136.

Lesourd S., 2000. Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal : zoom temporal du siècle à l'heure ; application à l'estuaire de la Seine. Thèse de troisième cycle, Université de Caen, 280 p.

Lesourd S., Lesueur P., Brun-Cottan J. C., Garnaud S. & Poupinet N., 2003. Seasonal variations in the characteristics of superficial sediments in a macrotidal estuary (the Seine inlet, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 3-16.

Lévêque C. (Coordinateur), Boët P., Bocquéné G., Bouleau G., Etcheber H., Foussard V., Just A., Lepage M., Lobry J., Moussard S., Sirost S. & Sottolichio A., 2011. Projet BEEST : vers une approche multicritère du bon état écologique des grands estuaires. Rapport final du projet Liteau BEEST, 99 p.

Levrel H., 2007. Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité. Institut Français pour la Biodiversité, 96 p.

Loew-Turbout F., 2005. Les liaisons maritimes transmanche, hiver 2005-2006. http://atlastransmanche.certic.unicaen.fr/commun/lecteur2f/page.php?base=atlas&idpage=405&idlangue=fr.

Long E.R. & Chapman P.M., 1985. A Sediment Quality triad: Measures of Sediment Contamination, Toxicity and Infaunal Community Composition in Puget Sound. *Marine Pollution Bulletin* 16: 405-415.

Loreau M., Naeem S. & Inchausti P. (Editeurs), 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, New York.

Luckenbach M.W., 1987. Sediment stability around animal tubes: the roles of biotic and hydrodynamic processes. *Limnology and Oceanography* 31: 779-787.

Luczak C., 1996. Dynamique du recrutement benthique d'*Ensis directus* dans le peuplement à *Abra alba* dans la baie sud de la mer du Nord: approche systémique. Thèse de troisième cycle, Université des sciences et technologies de Lille, 265 p.

Marinelli R.L. & Williams T.J., 2003. Evidence for density-dependant effects of infauna on sediment biogeochemistry and benthic-pelagic coupling in nearshorhe systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57: 179-192.

Marques J.C., Salas F., Patricio J., Teixeira H. & Neto J.M., 2009. Ecological indicators for coastal and estuarine environmental assessment. A user guide, WIT Press, UK, 208 p.

Martin J., 2006. Les invertébrés du golfe de Gascogne, Manuel d'aide à l'identification, édition Quae, 299 p.

Martin S., Thouzeau G., Chauvaud L., Jean F., Guérin L. & Clavier J., 2006. Respiration, calcification and excretion of the invasive limpet, *Crepidula fornicata* L.: implications for carbon carbonate and nitrogen fluxex. *Limnology and Oceanography*, 51: 1996-2007.

Maurer D. & Aprill G., 1979. Intertidal benthic invertebrates and sediment stability at the mouth of Delaware bay. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 64: 379-403.

McArthur R., 1955. Fluctuations of animal populations and a mesure of community stability. *Ecology* 36: 533–536.

McCarthy S. A., E. A. Laws, W. A. Estabrooks, J. H., Bailey-Brock & E. A. Kay, 2000. Intra-annual variability in Hawaiian shallow-water, soft-bottom macrobenthic communities adjacent to a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 245–258.

McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C., Ene E., 2002. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.

Mermillod-Blondin F., François-Carcaillet F. & Rosenberg R. 2005. Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315: 187–209.

Mearns A.J. & Word J.Q.. 1982. Forecasting effects of sewage solids on marine benthic communities. *In*: Mayer, GF (éditeur), Ecological Stress and the New York Bight: Science and Management, Columbia S. Carolina Estuarine Research Federation: 495-512.

Meissner K., Darr A. & Rachor E., 2008. Development of habitat models for *Nephtys* species (Polychaeta: Nepthyidae) in the German Bight (North Sea). *Journal of Sea Research* 60: 276-291.

Meziane T., Bodineau L., Retière C. & Thoumelin G., 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38: 47-58.

Meysman F.J.R., Boudreau B.P. & Middelburg J.J., 2005. Modelling reactive transport in sediments subject to bioturbation and compaction. *Geochimical and Cosmochimical Acta* 69: 3601–3617.

Michaud E., Desrosier G., Mermillod-Blondin F., Sundby B. & Stora G., 2005. The functional group approach to bioturbation: the effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326: 77–88.

Mieszkowska N., Kendall M.A., Hawkins S.J., Leaper R., Williamson P., Hardman-Mountford N.J. & Southward A.J. 2006. Changes in the range of some common rocky shore species in Britain – a response to climate change? *Hydrobiologia,* 555: 241-251.

Millenium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC, 155 p.

Miller D.C., Bock M.J. & Turner E.J., 1992. Deposit and suspension feeding in oscillatory flow and sediment fluxes. *Journal of Marine Research* 5: 489-520.

Miller D.C., Muir C.L. & Hauser O.A., 2002. Detrimental effects of sedimentation on marine benthos : what can be learned from natural processes and rates ? *Ecological Engineering* 19: 211-232.

Montagna P.A. & Ritter C., 2005. Direct and indirect effects of hypoxia on benthos in Corpus Christi bay, Texas, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 119-131.

Morin J., Riou P., Bessineton C., Védieu C., Lemoine M., Simon S. & Le Pape O., 1999. Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine : synthèse des connaissances. Ifremer, 74 p.

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. *Marine Pollution Bulletin* 50 : 624–637.

Müller Y., 2004. Faune et flore du littoral du Nord, du Pas de Calais et de la Belgique, 307 p.

Muxika I., Borja A. & Bonne W., 2005. The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators* 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. *Marine Pollution Bulletin* 55: 16-29.

Muxika I., Somerfield P.J., Borja A. & Warwick R.M., 2012. Assessing proposed modifications to the AZTI Marine Biotic Index (AMBI), using biomass and production. *Ecological Indicators* 12: 96-104.

Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734–737.

Nebout T., Desroy N. & Le Mao P., 2010. Contrôle de surveillance benthique de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : année 2009. District Seine-Normandie. Rapport Ifremer RST.DOP-LER/FBN-09-015, 80p.

Neumann H., Kröncke I. & Ehrich S., 2010. Establishment of the angular crab *Goneplax rhomboides* (Linnaeus, 1758) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) in the southern North Sea. *Aquatic Invasion* 5, S27-S30.

Nicolas D., Le Loc'h F., Desaunay Y., Hamon D., Blanchet A. & Le Pape O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 639-650.

Nizzoli D., Bartoli M., Cooper M., Welsh D.T., Underwood G.J.C. & Viaroli P., 2007. Implications for oxygen, nutrient fluxes and denitrification rates during the early stage of sediment colonisation by the polychaete *Nereis* spp. in four estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 125–134.

Nonnis Marzano C., Scalera Liaci L., Fianchini A., Gravina F., Mercurio M. & Corriero G., 2003. Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic sea). *Oceanologica Acta* 26: 57-66.

Norkko A., Thrush S.F., Hewitt J.E., Cummings V.S., Norkko J., Ellies J.I., Funnell G.A., Schultz D. & MacDonald I., 2002. Smothering of estuarine sandflats by terrigenous clay: the role of wind-wave disturbance and bioturbation in site-dependant macrofaunal recovery. *Marine Ecology Progress Series* 234: 23-41.

Norling K., Rosenberg R., Hulth S., Grémare A. & Bonsdorff E., 2007. Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. *Marine Ecology Progress Series* 332: 11–23.

Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.

Olenin S., Elliott M., Bysveen I., Culverhouse P., Daunys D., Dubelaar G.B.J., Gollasch S., Goulletquer P., Jelmert A., Kantor Y., Mezeth K.B., Minchin D., Occhipinti Ambrogi A., Olenina I. & Vandekerkhove J., 2011. Recommendations on methods for the detection and control of biological pollution in marine coastal waters. *Marine Pollution Bulletin* 62: 2598-2604.

Olivier F., Desroy N. & Retière C., 1996. Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida: Polychaeta) post-larval populations : results of flume experiments. *Journal of Sea Research* 36: 217-226.

Olivier F., 1997. Régulation des populations de recrues en régime mégatidal : effet du couplage physique-biologie en couche limite benthique. Thèse de troisième cycle, Université de Rennes, 135 p.

Paavola M., Olenin S. & Leppäkoski E., 2005. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 738-750.

Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L., 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos One* 5: 9672.

Pasquaud S., Elie P., Jeantet C., Billy I., Martinez P. & Girardin M., 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 267-279.

Pearson T.H. & Rosenberg R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* 16: 230-306.

Pereira H.M. & Cooper D.H., 2006. Towards the global monitoring of biodiversity change. *Ecosystems* 1: 6-18.

Perry A.I., Low P.J., Ellis J.R. & Reynolds J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308: 1912-1915.

Pihl L. & Van der Veer H., 1992. Importance of exposure and habitat structure for the population density of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in coastal nursery areas. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 145-152.

Pimm S.L. & Lawton J.H., 1998. Planning for biodiversity. *Science* 279, 2068–2069.

Planque B., Fromentin J.M., Cury P., Drinkwater K.F., Jennings,S., Perry R.I. & Kifani S., 2009. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems* 79: 403-417.

Powilleit M., Kleine J. & Leuchs H., 2006. Impacts of experimental dredged material disposal on a shallow sublittoral macrofauna community in Mecklenburg bay (western Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin* 53: 386-396.

Rabaut M., Guilini K., Van Hoey G., Vincx M. & Degraer S., 2007. A bio-engineered soft-bottom environment: the impact of *Lanice conchilega* on the benthic species-specific densities and community structure. *Estuarine coastal and shelf science* 75: 525–536.

Rabaut M., Braeckman U., Hendrickx F., Vincx M. & Degraer S. 2008. Experimental beam-trawling in *Lanice conchilega* reefs: Impact on the associated fauna. *Fishery Research* 90: 209–216.

Rabaut M., Van de Moortel L., Vincx M. & Degraer S., 2010. Biogenic reefs as structuring factor in *Pleuronectes platessa* (Plaice) nursery. *Journal of Sea Research* 64: 102-106.

Rabaut M., Audfroid Calderon M., Van de Moortel L., Van Dalfsen J., Vincx M., Degraer S. & Desroy N., *sous presse*. The role of structuring benthos for juvenile flatfish. *Journal of Sea Research*.

Rapport D.J., Costanza R. & McMichael A.J., 1998. Assessing Ecosystem Health. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 397-402.

Ratkowsky D.A., 1984. A stopping rule and clustering method of wide applicability. *Botanical Gazette* 145: 518-523.

Rees H.L., Eggleton J.D., Rachor E. & Vanden Berghe E., 2007. Structure and dynamics of the North Sea benthos. Report No. 288, ICES, Copenhagen.

Reynaud J.Y., Tessier B., Auffret J.P., Berné S., De Batist M., Marsset T. & Walker P., 2003. The offshore quaternary sediment bodies of the English Channel and its Western approaches. *Journal of Quaternary Science* 18: 361-371.

Reise K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48: 127-141.

Reise K. & Schubert A., 1987. Macrobenthic turnover in the subtidal Wadden Sea: the Norderaue revisited after 60 years. *Helgolander Marine Research* 41: 69-82.

Reiss H., Cunze S., König K., Neumann H. & Kröncke I., 2011. Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series* 442: 71-86.

Retière C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Doctorat d'Etat, Université de Rennes, 421 p.

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. *Marine Ecology Progress Series* 187: 301-307.

Riera P., 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): a delta C_{13} and delta N_{15} investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 33-41.

Rombouts I., Beaugrand G. & Dauvin J.C., 2012. Potential changes in benthic macrofaunal distributions from the English Channel simulated under climate change scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 99: 153-161.

Ropert M., 1999. Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychète *Terebellidae*) associé à la conchyliculture en baie des Veys (baie de Seine occidentale). Thèse de troisième cycle, Muséum national d'histoire naturelle, 172 p.

Ropert M. & Dauvin, J.C., 2000. Recruitment and proliferation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelida: Polychaeta, Terebellidae) in the bay des Veys (western part of the bay of Seine). *Oceanologica Acta* 23: 529-546.

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. *Marine Pollution Bulletin* 49: 728-739.

Ruellet T. & Dauvin J.C., 2007. Benthic Indicators: Analysis of the Threshold Values of Ecological Quality Classifications for Transitional Waters. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1707-1714.

Ruellet T. & Dauvin J.C., 2008. Biodiversité des invertébrés aquatiques de la partie orientale de la baie et de l'estuaire de Seine : la base de données CISA, deux siècles d'observations. *Comptes - Rendus de Biologie* 331: 481-488.

Rybarczyk H. & Elkaim B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 775-791.

Rybarczyk H., Elkaim B., Ochs L. & Loquet N., 2003. Analysis of the trophic network of a mcrotidal ecosystem : the bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 405-421.

Ryer C.H., Stoner A.W. & Titgen R.H., 2004. Behavioral mechanisms underlying the refuge value of benthic habitat structure for two flatfishes with differing anti-predator strategies. *Marine Ecology Progress Series* 268: 231-243.

Rygg B., 2002. Indicator species index for assessing benthic ecological quality in marine waters of Norway (Report N° 40114). Oslo: Norwegian Institute for Water Research.

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). *Ecological Indicators* 4: 215-225.

Sanvicente-Anorve L., 1995. Détermination des structures benthiques spatiales en Manche oreintale au moyen de methods d'analyses multivariable et de techniques d'interpolation. Thèse de troisième cycle, Université des sciences et technologies de Lille, 169 p.

Sanvicente-Anorve L., Leprêtre A. & Davoult D., 1996. Large-scale spatial pattern of the macrobenthic diversity in the eastern English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 153-160.

Satsmadjis J., 1982. Analysis of benthic data and the measurement of pollution. *Revue Internationale d'Océanographie Médicale* 66-67: 103-107.

Saulquin B. & Gohin F. (2010). Mean seasonal cycle and evolution of the sea surface temperature from satellite and *in situ* data in the English Channel for the period 1986-2006. *International Journal of Remote Sensing* 31: 4069-4093.

Schiling P., Powilleit M. & Uhlig S., 2006. Macrozoobenthos interlaboratory comparison on taxonomical identification and counting of marine invertebrates in artificial sediment samples including testing various statistical methods of data evaluation. *Accreditation Quality Assurance* 11: 422-429.

Schwindt E. & Iribarne O.O., 2000. Settlement sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Science* 67: 73-82.

Seiderer L.J. & Newell R.C., 1999. Analysis of the relationship between sediment composition and benthic community structure in coastal deposits: implications for marine aggregate dredging. *ICES Journal of Marine Science* 56: 757-765.

Selleslagh J., Lobry J., Amara R., Brylinski J.M. & Boët P., 2012. Trophic functioning of coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: a French case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 73-85.

Simboura N. & Zenetos A., 2002. Benthic indicator to use in ecological quality classification of Mediterrarranean soft-bottom marine ecosystems, including a next biotic index. *Mediterranean Marine Sciences* 3: 77-111.

Simboura N., Papathanassiou E. & Sakellariou D., 2007. A comparative approach of assessing ecological status in two coastal areas of Eastern Mediterranean. *Ecological indicators* 7: 455-468.

Smith R.W., Bergen M., Weisberg S. B., Cadien D., Dalkey A., Montagne D., Stull J.K. & Velarde R.G., 2001. Benthic response index for assessing infaunal communities on the mainland shelf of Southern California. *Ecological Applications* 11: 1073-1087.

Smyth T.J., Fishwick J.R., Al-Moosawi L., Cummings D.G., Harris C., Kitidis V., Rees A., Martinez-Vincente V. & Woodward E.M.S., 2010. A broad spatio-temporal view of the western English Channel observatory. *Journal of Plankton Research* 32: 585-601.

Souissi S., Yafia-Kefy O.D. & Yahia M.N.D., 2002. Spatial characterization of nutrient dynamics in the bay of Tunis (South-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto- and zooplankton distribution. *Journal of Plankton Research* 22: 2039-2059.

Southward A.J., Langmead O., Hardman-Mountford N.J., Aiken J., Boalch G.T., Dando P.R., Genner M.J., Joint I., Kendall M., Halliday N.C., Harris R.P., Leaper R., Mieszkowska N., Pingree R.D., Richardson A.J., Sims D.W., Smith T., Walne A.W., Hawkins S.J., 2005. Long-term biological and environmental researches in the western English Channel. *Advanced Marine Biology*, 47: 1-105.

Spilmont N., Denis L., Artigas L.P., Caloin F., Courcot L., Creach A., Desroy N., Gevaert F., Hacquebart P., Hubas C., Janquin M.A., Lemoine Y., Luczak C., Migné A., Rauch M. & Davoult D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: a synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 58: 55-63.

Tasker M.L. (Editeur), 2008. The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR maritime area. ICES Cooperative Research Report 293, 45 pp.

Terlizzi A., Bevilacqua S., Fraschetti S. & Boero F., 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Marine Pollution Bulletin* 46: 556-561.

Tettlebach S.T., Kaldy J.E.I., Arroll T.W. & Denson M.R., 1998. Winter burial of northern bay scallops, *Argopecten irradians irradians*. *Journal of Shellfish Research* 7: 207-208.

Thiébaut E., Cabioch L., Dauvin J.C., Retière C. & Gentil F. 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba–Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the Eastern Bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77: 1165–1185.

Thrush S.F. & Dayton P.K., 2002. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and grudging: implication for marine biodiversity. *Annual Review of Ecological Systems* 33: 449-473.

Tilman D. & Downing J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.

Toupoint N., Godet L., Olivier F., Fournier J. & Retière C., 2006. Mise à jour de la cartographie des habitats naturels marins relevant de Natura 2000 sur l'archipel de Chausey, Rapport DIREN, Dinard, 71 p.

Tous-Rius A., 2012. Approche fonctionnelle des communautés benthiques à *Abra alba* et *Ophiothrix fragilis* du basin oriental de la Manche : approche expérimentale. Thèse de troisième cycle, Université des sciences et technologies de Lille, 304 p.

Trigui R.J., 2009. Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton. Thèse de troisième cycle, Muséum national d'histoire naturelle, 200 pp.

Tulp I., Craeymeersch J., Leopold M., Van Damme C., Fey F. & Verdaat H., 2010. The role of the invasive bivalve *Ensis directus* as food source for fish and birds in the Dutch coastal zone. *Estuarine, Coastal and shelf Science* 90: 116-128.

Ugland K.I., Gray J.S. & Ellingsen K.E., 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* 72: 888-897.

Ulanowicz R.E., 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology., Springer Verlag, New York, 203 p.

Ulanowicz R.E., 1993. Inventing the Ecoscope. *In*: Christensen V. & Pauly D. (éditeurs), Trophic models of aquatic ecosytems. ICLARM conference proceeding, 26: ix-x.

Van Hoey G., Guilini K., Rabaut M., Vincx, M., Degraer S., 2008. Ecological implications of the presence of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* on soft-bottom benthic ecosystems. *Marine Biology* 154: 1009-1019.

Van Nes E.H., Amaro T., Scheffer M. & Duineveld G.C.A., 2007. Possible mechanisms for a marine benthic regime shift in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 330, 39-47.

Vaslet D., Larsonneur C. & Auffret J.P., 1979. Les sédiments superficiels de la Manche 1/500 000. Carte + explication.

Vaz S, Carpentier A, & Coppin F, 2007. Eastern English Channel fish assemblages: measuring the structuring effect of habitats on distinct sub-communities. *ICES Journal of Marine Science* 64: 271–287.

Vaz S., Martin C. S., Eastwood P. D., Ernande B., Carpentier A., Meaden G. J. & Coppin F., 2008. Modelling species distribution using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology* 45: 204-217.

Veech J.A., 2000. A null model for detecting nonrandom pattern of species richness along spatial gradients. *Ecology* 81: 1143-1149.

Vinagre C., Franca S., Costa M.J. & Cabral H.N., 2005. Niche overlap between flatfishes *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern European estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Applied Fish Biology* 21: 114-120.

Vincent P., Gaill F., Commere B., Lagrange A., Bélanger L. & Gautier Q. (Editeurs), 2012. Le programme Mer : état des lieux et enjeux de la recherche et de l'innovation en sciences marines. Collection « Références » de la Direction de la Recherche et de l'Innovation du Commissariat Général au Développement Durable, 98 p.

Waldbusser G.G., Marinelli R.L., Whitlatch R.B. & Visscher P.T., 2004. The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 49: 1482–1492.

Warwick R.M., 1993. Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. *Australian Journal of Ecology* 18: 63-80.

Washington H.G., 1984. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research* 18: 653-694.

Wassmann P, Vernet M & Mitchell B.G., 1990. Mass sedimentation of *Phaeocystis pouchetti* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series* 66: 183-195.

Weisberg S.B., Ranasinghe J.A., Dauer D.M., Schaffner L.C., Diaz R.J. & Frithsen J.B., 1997. An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. *Estuaries* 20: 149-158.

Welsh D.T., 2003. It's a dirty job but someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column. *Chemical Ecology* 19: 321–342.

Wenzhöfer F.& Glud R.N., 2004. Small-scale spatial and temporal variability in coastal benthic O_2 dynamics: effects of fauna activity. *Limnology and Oceanography* 49: 1471–1481.

Wethey D.S. & Woodin S.A., 2008. Ecological hindcasting of biogeographic responses to climate change in the European intertidal zone. *Hydrobiologia*. 606:139-151.

Wieking G. & Kröncke I., 2001. Decadal changes in macrofauna communities on the Dogger Bank caused by large-scale climate variability. *Senckenbergiana Maritima* 31: 125-141.

Wieking G. & Kröncke I., 2003. Macrofauna communities of the Dogger Bank (central North Sea) in the late 1990s: spatial distribution, species composition and trophic structure. *Helgoland Marine Research* 57 34-46.

Winemiller K.O., Akin S. & Zeug S.C., 2007. Production sources and food web structure of a temperate tidal estuary : integration of dietary and stable isotope data. *Marine Ecology Progress Series* 343: 63-76.

Witt J., Schroeder A., Knust R. & Arnz W.E., 2004. The impact of harbor sludge disposal on benthic macrofauna communities in the Weser estuary. *Helgoland Marine Research* 58: 117-128.

Wouters N. & Cabral, H.N., 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic preys? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 613-620.

Young S., 2007. Mesh maps come online. A framework to support seabed habitat mapping. *Hydro-International*, 11-69.

Ysebaert T., Fettweis M., Meire P. & Sas M., 2005. Benthic variability in intertidal soft-sediments in the mesohaline part of the Schelde estuary. *Hydrobiologia* 540: 197-216.

Zajac R.N., 2008. Challenges in marine, soft-sediment benthoscape ecology. *Landscape Ecology* 23: 7-18.

Zettler M.L., Schiedek D. & Bobertz B., 2007. Benthic biodiversity indices versus salimity gradient in the southern Baltic Sea. *Marine Pollution Bulletin* 55: 258-270.

Zülke, R., Blome, D., Heinz Van Bernem, K. & Dittmann, S., 1998. Effects of tube-building polychaete *Lanice conchilega* (Pallas) on benthic macrofauna and nematodes in an intertidal sandflat. *Senckenbergiana Maritima* 29: 131–138.

Zühlke R., 2001. Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years. *Journal of Sea Research* 46: 261-272.