N° ordre : 2017-16
N° Série : H-101

THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le label de l'Université Européenne de Bretagne

pour obtenir le diplôme de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES, AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE

Spécialité : « Ecologie »

Ecole Doctorale : « Vie - Agro - Santé»

présentée par :

« Alexandre ROBERT »

EFFETS COMBINÉS DES FACTEURS NATURELS ET ANTHROPIQUES SUR LES COMMUNAUTÉS D'INVERTÉBRÉS BENTHIQUES DES VASIÈRES À LANGOUSTINES (*Nephrops norvegicus*) DU GOLFE DE GASCOGNE

soutenue le « 30 mai 2017 » devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Rapporteurs
- Sandrine Vaz - Ifremer - UMR MARBEC, Sète
- Eric Thiébaut - Université Pierre et Marie Curie - UMR 7144, Roscoff

Membres
- Anne Le Ralec - Agrocampus Ouest - UMR IGEPP, Rennes
- Frédéric Olivier - Muséum National d'Histoire Naturelle - UMR BOREA, Concarneau

Directeurs de thèse
- Hervé Le Bris - Agrocampus Ouest - UMR ESE, Nantes
- Pascal Laffargue - Ifremer - EMH Nantes
- Stanislas Dubois - Ifremer - Dyneco, Brest

Remerciements

Cette thèse a été co-financée par l'Institut Français pour l'Exploitation de la Mer (50%) et par la Région Pays de Loire (50%). Elle a été réalisée dans le cadre du projet européen "KBBE BENTHIS" Benthic Ecosystem Fisheries Impact Study (grant agreement number 312088).

A l'issue de ces trois années, je tiens tout particulièrement à remercier mes encadrants de thèse : Pascal LAFFARGUE, Stanislas DUBOIS et Hervé le BRIS pour la confiance qu'ils m'ont accordé et pour leur investissement colossal dans ce projet, depuis son commencement jusqu'aux heures fatidiques et redoutées (mais extensibles) de rendu de mon manuscrit. J'ai pu apprécier leurs connaissances intarissables sur le domaine marin, et sur la faune benthique en particulier, ainsi que leur rigueur scientifique. Après avoir pris du recul sur ces années, je remobilise aujourd'hui leurs enseignements dans mes nouvelles missions à l'IFREMER pour une plus grande efficacité.

Pascal, porteur du projet, tu m'as appelé un soir pour me dire que si j'étais toujours motivé pour faire cette thèse, alors "go". Bien sûr que j'étais motivé ! Cette annonce a été un véritable moment de joie personnelle et familiale. Juste le temps de déballer mes bagages (préparés pour le départ d'une mission aux îles Kerguelen) que je rejoignais Brest pour attaquer mes premiers travaux. Je mesure le temps que tu m'a consacré et m'excuse pour toutes les questions accumulées au cours de chaque semaine et que je venais te soumettre tardivement le vendredi soir alors qu'il était plus que temps pour toi d'aller récupérer ta petite Charlotte à la garderie. Si tu as très souvent répondu à mes interrogations et/ou points de blocage, tu as également su me diriger vers d'autres personnes compétentes le cas-échéant. Savoir dire "je ne sais pas" est probablement la leçon la plus importante que j'ai apprise à tes côtés. J'ai également apprécié les campagnes à la mer que nous avons fait ensemble sur la Thalia et qui ne furent pas de tout repos. J'en ai encore le mal de mer rien que d'y penser. J'ai ainsi appris qu'il y a une différence entre la stratégie d'échantillonnage telle qu'on l'a définie au bureau et ce qu'on est effectivement capable d'échantillonner sur le terrain, suivant les caprices de la météo. Nous n'avons malheureusement pas eu le temps de faire notre sortie aux araignées mais je t'indique quand même le spot : 47°29'00.3"N/ 3°08'34.3"W. Bien connu mais si tu vas sur la gauche, avant la première pointe, tu trouveras quelques beaux trous à homards...

Ma thèse a débuté par un travail conséquent

— de tri de la macrofaune benthique prélevée lors des campagnes FEBBE 1 et FEBBE 2 (25 stations par campagne à raison de 5 réplicats par station) ;
— d'identification taxonomique pour la macrofaune benthique de la campagne FEBBE2

(l'identification pour la campagne FEBBE1 a été sous-traitée par le bureau d'étude Biolittoral et par un stagiaire de M2), la mégafaune des campagnes FEBBE1 et FEBBE2 et d'une partie de la campagne LANGOLF de 2013 ;

— de la préparation des échantillons en vue de leur analyse isotopique (plus de 2000 échantillons préparés, une minute par capsule : record battu ?).

Merci à toi, Stan, de m'avoir épaulé et conseillé durant cette première partie, notamment sur l'organisation de mon travail : "organisation is half of the job" (j'ai retenu). J'ai également beaucoup apprécié nos discussions sur la diversité fonctionnelle, une discipline en plein essor en milieu marin et pour laquelle tout reste à faire. A cette occasion, j'ai admiré ta capacité à conceptualiser les processus. Je te remercie également de m'avoir laissé une grande liberté d'expression, sans oublier cependant, de me ré-orienter quand mon raisonnement s'égarait. Si mon entêtement face à ton caractère entier, ne fut pas toujours facile à vivre, il est, je pense, révélateur de notre grande passion envers notre métier et d'une honnêteté scientifique. Sur le plan personnel, j'ai eu le plaisir de partager une magnifique plongée dans le goulet de Brest avec toi, sur un tombant très riche en faune fixée : gorgones, cliones, ascidies, bryozoaires... Magique ! Les processus écosystémiques n'ont plus à être révélés par des proxy et des analyses statistiques quand on les constate de ses propres yeux ;-). Merci pour ces bons moments.

Enfin, Hervé, the last but not the least, tu as dirigé cette thèse d'une main de maître... nageur. Ainsi, tu m'as, à plusieurs reprises, tendu une bouée de sauvetage quand je perdais pied. Cette page de remerciements ne peut suffire à t'exprimer toute ma gratitude et mes regrets de ne pas t'avoir suffisamment écouté. J'ai apprécié ta capacité à prendre du recul par rapport à un sujet et à le resituer dans un contexte plus large. Ainsi, tu m'as ouvert l'esprit sur les thématiques connexes à mon sujet de thèse, que, absorbé par mon sujet, j'avais eu tendance à occulter. En outre, tu m'as invité à prendre le temps nécessaire pour formaliser mon raisonnement, par écrit, plutôt que de partir bille en tête dans les analyses. Méthodologie que j'emploie aujourd'hui de manière systématique et qui me fait gagner beaucoup de temps. Je te suis très reconnaissant d'avoir toujours été disponible pour discuter d'un résultat et pour effectuer les corrections sur mon manuscrit : ce fut souvent un véritable travail de ré-écriture des paragraphes encore confus plutôt qu'un simple "à revoir". Tu m'as accordé ta confiance dès mon stage de master 2 et j'ai toujours éprouvé beaucoup de plaisir à travailler avec toi. Tu es le patron, au sens noble du terme.

Mes remerciements vont également aux rapporteurs qui ont accepté d'évaluer ma thèse et ce, avec une contrainte de temps serré : Sandrine VAZ et Eric THIEBAUT. Leurs corrections

sont intégrées dans le présent document. Je tiens également à exprimer ma reconnaissance envers Anne LE RALEC et Frédéric OLIVIER, examinateurs lors de ma soutenance et pour les réflexions intéressantes qui en ont émergé.

Je remercie aussi les membres de mon comité de thèse : Christophe PISCART (tuteur auprès de l'école doctorale), François LE LOC'H et Anik BRIND'AMOUR. Christophe, que j'ai découvert à cette occasion, merci pour tes nombreuses remarques extrêmement pertinentes sur la diversité fonctionnelle. Ecologue en milieu dulçaquicole (le marin d'eau douce comme tu t'ai défini), tu disposes effectivement d'un grand bagage de connaissances sur les travaux scientifiques conduits sur ce sujet en milieu terrestre (très en avance par rapport à la recherche sur la diversité fonctionnelle en milieu marin) et sur lesquels, rétrospectivement, je pense que j'aurais dû insister d'avantage lors de ma recherche bibliographique. François, nous avons eu l'occasion d'échanger à plusieurs reprises sur ma thèse en dehors du contexte assez formel imposé par le comité de thèse. En effet, ayant toi-même réalisé ta thèse sur la "Grande Vasière", tu es, en quelque sorte, le parrain de mes travaux. Mes visites régulières à l'IUEM ont été une véritable bouffée d'oxygène et me remotivaient à chaque fois. J'aurais plaisir à te revoir et à travailler avec toi. Quant à Anik, j'ai été honoré de ta présence à mon comité de thèse. Etant un de tes anciens étudiants, j'ai apprécié de pouvoir échanger avec toi sur une autre thématique que celle de la compétition alimentaire entre les juvéniles de poissons benthiques et démersaux de la Baie de Vilaine (mon sujet de stage de master 2). Par ailleurs, toujours disponible, tu m'a, à de nombreuses occasions, donné de précieux conseils en statistiques. Merci infiniment ! Par ailleurs, en tant que collègue à EMH j'ai apprécié ta gentillesse et ta constante bonne humeur. Ce travail de thèse n'aurait pu voir le jour sans les petites mains qui ont oeuvré à mes côtés. Je tiens à remercier le bureau d'étude Bio-littoral Nantes, sa directrice, Anne-Laure BARILLE et l'ensemble de l'équipe qui ont contribué à l'identification d'une partie des échantillons macrobenthiques collectés durant la campagne FEBBE1. Je ne peux vous citer sans rappeler que c'est toi, Anne-Laure, qui m'a conforté dans ma volonté d'étudier la biologie marine. Alors étudiant en deuxième année de licence, incertain sur mon avenir professionnel, j'ai poussé la porte de ton bureau un beau matin, sans rendez-vous. J'en suis ressorti avec un stage d'un mois. Ma première expérience professionnelle en écologie marine. Quel programme : tri de la macrofaune, un peu d'identification, campagnes de prélèvements halieutiques en estuaire externe de la Loire, sonar à balayage etc... Super ! Merci encore pour cette expérience qui m'a poursuivi jusqu'ici.

Merci à Lucas PINSIVY qui a identifié l'autre partie des échantillons de macrobenthos collectés lors de la campagne FEBBE1. J'ai beaucoup apprécié de travailler avec toi. Merci infiniment, Claire Hamon de m'avoir fait partager tes connaissances précieuses en taxonomie et

pour m'avoir dépanné quand je séchais sur une bestiole. Merci à Ronan stagiaire d'IUT pour le travail d'équipe dans l'analyse granulométrique du sédiment collecté lors des campagnes FEBBE. Enfin, merci à Sarah, autre stagiaire d'IUT, pour son aide dans la préparation des échantillons pour l'analyse isotopique : acidification et désacidification (non, je ne t'en veux plus d'avoir oublié d'étiqueter mes échantillons de *Brissopsis*... :-)).

Au cours de ma thèse, j'ai donc été amené à travailler à l'Ifremer de Brest (unité DYNECO), à l'Ifremer de Nantes (unité EMH) et à Agrocampus Ouest (unité ESE). Je pense écrire un guide du routard à l'attention du doctorant. Merci aux chefs de labo pour leur accueil au sein de leur unité respective : Philippe CUGIER, Pierre PETITGAS et Hervé LE BRIS. Merci également à tout le personnel rencontré durant cette thèse et qui, de près ou de loin, a contribué à son aboutissement. Du côté de Brest, merci à Jean-Do et Xavier, Antoine, Céline, Aline, Touria, Alain, David, Mathias et Jacqueline. Du côté de Nantes, merci à Sigrid et à Youhen, Olivier (et à Léna), Vincent, Anne-Sophie, Mathieu, Pascal, Stéphanie, Jean-Baptiste, Marie-Joëlle, Verena, Paul, Isabelle, Anne et Patrick. Du côté de Rennes, merci à Catherine, Didier, Jérôme, Olivier, Elodie, Etienne et Marie. J'en oublie forcément. Travailler avec vous a été un réel plaisir. Finalement, plus que la thématique, ce qui importe c'est l'ambiance de travail. Et sur ce point, j'ai été servi. Merci à vous tous pour votre bonne humeur communicative et pour les nombreux échanges que nous avons eu ensemble !

Bien sûr une thèse ne peut se faire sans paliers de décompression. Et pour la décompression, il faut des bulles... et des copains. Bon nombre d'étudiants rencontrés au cours de ma thèse sont devenus des amis. Merci aux brestois pour ce tour du monde : Térence, Thibaut, Baptiste et Mélanie, Auriane et Fanny. Merci aux sauvageons nantais : Benji (on repartirai bien faire un tour en Irlande !), Lucas, Adri, Pierre, Bobo, Fabien, Tutur, Floriane et Riton. Merci aux thésards rennais, amateurs de gymnightique : Louise, Hubert, PY, Max, Marine et Erwan. Je tiens à saluer les potes de longue date avec qui j'ai pris un certain nombre de gamelles en vélo étant p'tit (tout s'explique...) : Aline et Médé, Manu et Ophélie, Félix. Merci aux copains de fac qui supportent, depuis des années, mes braillements sauvages sur le port de La Rochelle : Chlo (je t'aime), CM (je t'aime aussi), Marin (bouark), Gabi (mon bauf préféré, merci de réparer mes conneries chez Chlo), Pierro (lâche cette mouette) et Ben (qu'il est ténébreux).

Enfin je tiens à remercier du fond du cœur mes parents, qui au-delà de leur soutien affectif et financier, de leur éducation rurale, des pots de confiture, des tranches de jambon et des bonnes bouteilles, m'ont appris que tout est possible si tant est qu'on s'en donne la peine : "il faut vivre ses rêves et en payer le prix". Je vous aime.

Pour finir, je souhaite bon courage à mon frère Tristan, qui lui aussi s'est lancé dans l'aven-

ture de la recherche.

Résumé

La pêche au chalut de fond est une activité très répandue au sein des plateaux continentaux Nord Européens. Cette activité est susceptible d'altérer les habitats benthiques, la structure et la biodiversité des communautés benthiques ainsi que le fonctionnement de l'écosystème benthique. Toutefois, les effets du chalutage de fond sont variables selon les habitats considérés et, en particulier, selon l'intensité des sources naturelles de perturbations auxquels les écosystèmes benthiques sont exposés. Par conséquent, il est difficile de prédire les effets de l'activité de pêche, ce qui impose une investigation systématique dans chaque pêcherie.

Le Golfe de Gascogne (GdG) héberge une importante pêcherie à langoustines et à merlu dans laquelle le chalutage de fond tiens une place majeure, tans d'un point de vue économique que par l'effort de pêche qui y est exercé. Cependant, l'écosystème benthique du GdG reste, encore à ce jour, relativement méconnu. Cette thèse participe à combler ce manque de connaissance en étudiant le rôle des facteurs naturels et du chalutage de fond sur la structure et le fonctionnement des communautés benthiques. L'attention s'est portée sur une zone de sédiments meubles -appelée "Grande Vasière" (GV)- qui concentre l'essentiel de l'effort de pêche au sein du GdG.

A l'échelle de la GV, nos résultats suggèrent que le chalutage de fond serait le principal moteur de structuration du mégabenthos ($>$ 10 mm). Cependant, cette hypothèse n'a pas pu être formellement acceptée en raison de la difficulté à dissocier l'activité de pêche de certaines caractéristiques environnementales (profondeur, strates sédimentaires). Par conséquent, les travaux ont été poursuivis sur une zone restreinte de la GV, choisie de manière à minimiser les variations dans les caractéristiques de l'habitat, tout en conservant un gradient d'intensité de chalutage représentatif de celui qui a été observé à l'échelle de la GV. Les résultats obtenus sur cette zone suggèrent que le chalutage entraine des modifications de la structure des communautés méga- et macro-benthiques ($>$ 1 mm) mais que ces effets sont saisonniers et temporaires. Ils proviendraient essentiellement d'une disponibilité alimentaire accrue pour les prédateurs-charognards de la mégafaune et de modifications des caractéristiques sédimentaires pour la macrofaune. *A contrario*, l'étude de la diversité fonctionnelle, via l'analyse des traits biologiques des organismes, suggère que les changements dans la structure macro- et méga-benthique ont des répercussions mineures dans le fonctionnement de l'écosystème.

Nous avons conclu qu'il est possible que l'écosystème benthique de la GV du GdG ait été façonné par plusieurs décennies de pêche intensive et qu'il soit actuellement adapté à des per-

turbations anthropiques chroniques.

Mots clefs : Écologie benthique ; perturbations anthropiques ; biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ; Golfe de Gascogne ; pennatule et à mégafaune fouisseuse ;

Bottom trawling is a widespread fishing activity that covers most of the North-European continental shelves. This activity is likely to alter the benthic habitats, the structure and biodiversity of benthic communities as well as the ecosystem functioning. However, bottom trawling effects vary according to the habitats and, specifically according to the magnitude of the natural sources of disruptions. Consequently, it is difficult to predict the effects of the fishing activity. So, a specific investigation has to be conducted in each fishery in order to characterize the effect of bottom trawling.

The Bay of Biscay (BoB) is fished for Norway lobsters and hake. Bottom trawling is one of the most important fishing activities, both economically and regarding to the fishing effort. Nevertheless, the benthic ecosystem of the BoB is still relatively unknown. The present thesis participates to fill this lack of knowledge by investigating the role of natural factors and bottom trawling on the structure and functioning of the benthic communities. We focused on a soft bottom area called "Grande Vasière" (GV) that crystalizes most of the fishing effort within the BoB.

At the GV scale, our results suggest that bottom trawling is the main factor that drives the megabenthic structure (> 10mm). However, this hypothesis has not been formally verified because of the difficulty to dissociate the effects of the fishing intensity and from those of certain environmental characteristics (depth, sediment classes). Hence, our further works have be conducted on a restricted part of the GV, chosen in order to minimize the environmental variations while conserving the gradient of trawling intensity that has been previously observed at the GV scale. Results obtained on this small area suggest that bottom trawling modifies the structure of both mega- and macrobenthic (> 1mm) communities. However, the effects were seasonal and transient. They could be attributable to an increase of food availability for megafaunal predator-scavengers and to changes of the sedimentary characteristics for macrofauna. *A contrario*, the investigation of functional diversity thanks to a biological traits analysis, suggests that changes in the structure of benthic communities have minor repercussions on the benthic ecosystem functioning.

We concluded that the benthic ecosystem functioning of the GV has been adapted to several decades of intensive trawling.

Key words : benthic ecology ; anthropogenic disruptions ; biodiversity and ecosystem functioning ; Bay of Biscay ; seapens and burrowing megafauna ;

Table des matières

I Introduction générale **19**

1.1 Le déclin de la biodiversité : la grande problématique du XXI^{ème} siècle 20

1.2 Lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes 21

1.2.1 De la diversité taxonomique... 21

1.2.2 ... à la diversité fonctionnelle 23

1.3 Les écosystèmes côtiers : des systèmes sous pression anthropique 26

1.3.1 Importance des écosystèmes côtiers 26

1.3.2 Sources de perturbation des écosystèmes côtiers 27

1.4 Le chalutage de fond : une source de perturbation pour les écosystèmes benthiques côtiers ? 28

1.4.1 Description de l'engin de pêche 28

1.4.2 Effets du chalutage sur l'habitat benthique 28

1.4.3 Effets du chalutage sur les communautés benthiques 30

1.4.4 Conséquences des effets directs et indirects du chalutage sur les écosystème benthiques 32

1.4.5 Un outil d'évaluation de l'intensité de chalutage : le système VMS 34

1.5 Cas d'étude de la pêcherie bentho-demersale du Golfe de Gascogne 35

1.5.1 Caractéristiques environnementales 35

1.5.2 Importance de la pêche au chalut de fond au sein du Golfe de Gascogne . 39

1.5.3 La "Grande Vasière" du Golfe de Gascogne : un écosystème encore mal connu 41

1.6 Objectifs de la thèse et démarche adoptée 47

II Communautés méga-benthiques de la "Grande Vasière" et facteurs de structuration. Quelle est l'empreinte du chalutage ? **50**

2.1 Introduction 51

2.2 Material & Methods . . . 53
2.2.1 Studied area . . . 53
2.2.2 Environmental characteristics . . . 54
2.2.3 Trawling intensity . . . 55
2.2.4 Biological sampling . . . 55
2.2.5 Data analysis . . . 56
2.3 Results . . . 57
2.3.1 Environmental characteristics of the "Grande Vasière" . . . 57
2.3.2 Trawling intensity at the GV scale . . . 57
2.3.3 General characteristics of the megabenthic community . . . 57
2.3.4 Environmental characteristics and trawling intensity estimates for each cluster of stations . . . 64
2.4 Discussion . . . 65
2.4.1 The "Grande Vasière" : a circalittoral ecosystem under trawling pressure 65
2.4.2 The megabenthic community of the "Grande Vasière" . . . 66
2.4.3 The footprint of trawling . . . 66
2.4.4 Potential consequences on ecosystem functioning . . . 68
2.5 Conclusion . . . 69

III Effet du chalutage sur la diversité structurelle à petite échelle spatiale 72

3.1 Introduction . . . 73
3.2 Material & Methods . . . 75
3.2.1 Studied area . . . 75
3.2.2 Environmental characteristics . . . 77
3.2.3 Trawling intensity . . . 77
3.2.4 Biological data . . . 78
3.2.5 Data analysis . . . 79
3.3 Results . . . 80
3.3.1 Characteristics of the studied area . . . 80
3.3.2 Relationships between the trawling intensity and the sedimentary characteristics . . . 85
3.3.3 Effects of bottom-trawling on benthic communities . . . 86

3.4 Discussion . . . 91
3.4.1 Benthic communities of strongly exploited areas . . . 91
3.4.2 Bottom-trawling effects on sedimentary characteristics . . . 92
3.4.3 Bottom-trawling effects on benthic communities in a strongly exploited area . . . 93
3.5 Conclusion . . . 97

IV Functional response of a benthic ecosystem to bottom-trawling gradients in a context of decades of fishing 99

4.1 Introduction . . . 100
4.2 Materials & Methods . . . 102
4.2.1 Area investigated . . . 102
4.2.2 Bottom-trawling intensity . . . 103
4.2.3 Biological material . . . 104
4.2.4 Biological trait dataset . . . 105
4.2.5 Functional diversity and functional group characteristics . . . 107
4.2.6 Assessing bottom-trawling effects on ecosystem functioning . . . 107
4.3 Results . . . 108
4.3.1 Temporal variability of bottom-trawling intensity . . . 108
4.3.2 Functional diversity and functional group characteristics . . . 108
4.3.3 Assessing bottom-trawling effects on ecosystem functioning . . . 111
4.4 Discussion . . . 117
4.4.1 Bottom-trawling effects on benthic community functional diversity . . . 117
4.4.2 Bottom-trawling effects on functional group characteristics . . . 121

V Synthèse 126

5.1 L'écosystème benthique de la "Grande Vasière" . . . 127
5.1.1 Les communautés benthiques . . . 127
5.1.2 Fonctionnement de l'écosystème benthique . . . 129
5.2 Effets du chalutage sur l'écosystème benthique de la " Grande Vasière " : importance d'une approche multi-échelles . . . 131
5.2.1 Des effets variables selon l'échelle spatiale . . . 131
5.2.2 Des effets variables selon les périodes de l'année . . . 132

5.2.3 Des effets variables selon les compartiments biologiques 134
5.2.4 Des réponses au chalutage variables entre la diversité structurelle et le fonctionnement de l'écosystème 135
5.3 Perspectives 136
5.3.1 Vers une caractérisation plus fine de la réponse des communautés benthiques au chalutage, selon les habitats 136
5.3.2 Vers une meilleure compréhension de la variabilité temporelle de la réponse des communautés benthique au chalutage 136
5.3.3 De la communauté à l'écosystème 137
5.4 Chalutage et services écosystémiques 137
5.5 Vers des mesures de gestions de la pêcherie bentho-demersale du Golfe de Gascogne ? 139
5.5.1 Vers une préservation des habitats menacés ? 140
5.5.2 Vers des méthodes de pêche alternatives ? 140
5.6 Conclusion générale 141

Bibliographie **143**

Chapitre I

Introduction générale

1.1 Le déclin de la biodiversité : la grande problématique du XXI^{ème} siècle

La biodiversité est définie comme "la variabilité de tous les types d'organismes vivants incluant, notamment, les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques ainsi que les complexes écologiques dont les espèces font partie. Cela inclut la diversité inter- et intra-spécifique ainsi que la diversité entre les écosystèmes" (Conférence sur la diversité biologique de Rio, 1992). La biodiversité se décline en trois composantes : la diversité génétique (variabilité intra-spécifique), la diversité spécifique (variabilité au sein d'un écosystème) et la diversité des écosystèmes (variabilité entre les écosystèmes).

Notre planète subit actuellement une perte de biodiversité sans précédent à l'échelle des temps géologiques (Balmford et al., 2003; Jenkins, 2003) et trop rapide pour être compensée par les mécanismes de spéciation. En effet, selon certaines estimations -incluant les oiseaux, les mammifères et les amphibiens- le taux d'extinction actuel serait 48 à 476 fois plus élevé en comparaison aux grandes crises écologiques qu'a connu notre planète au cours de son histoire (Baillie et al., 2004). La liste rouge dressée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) indique que, sur 38047 espèces recensées, près de la moitié seraient en danger d'extinction, 844 seraient déjà éteintes et 3700 espèces seraient menacées. En outre, ces chiffres pourraient être largement sous-estimés dans la mesure où, sur les 5 à 30 millions d'espèces estimées, seules 1,9 millions ont été décrites dont 2,5% ont fait l'objet d'une évaluation par l'IUCN. Il est donc possible qu'un grand nombre d'espèces disparaissent avant même d'avoir été été décrites.

La crise écologique actuelle serait essentiellement due aux activités humaines, conduisant certains auteurs à parler d'Anthropocène pour décrire l'ère actuelle. En effet, selon Dulvy et al. (2003), l'exploitation des espèces et la disparition des habitats seraient responsables de 55% et 37% des extinctions constatées. Environ 6% d'entre elles seraient imputables à d'autres facteurs, tels que le changement climatique, les pollutions et/ou les maladies. Pour McCauley et al. (2015), l'érosion actuelle de la biodiversité serait le prémisse d'une crise écologique de plus grande envergure, en lien avec l'augmentation croissante de la population humaine. Ce contexte alarmant pose une question fondamentale à la communauté scientifique : **quelles sont les conséquences du déclin de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les biens et services qu'ils apportent à l'humanité ?** (Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2006; Tilman et al., 2014; Balvanera et al., 2006; Worm et al., 2006; Cardinale et al., 2012).

1.2 Lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes

1.2.1 De la diversité taxonomique...

Le fonctionnement des écosystèmes est le fruit (i) des interactions entre les individus et leur environnement physico-chimique, ainsi que (ii) entre les individus eux-mêmes (Figure 1.1). Cela inclut un certain nombre de processus écologiques parmi lesquels la production de biomasse, la résistance aux invasions biologiques, l'utilisation des ressources, les relations trophiques, la résistance et la résilience face à une perturbation (Stachowicz et al., 2007; Cooper et al., 2008). Ceux-ci sont assurés par les organismes, via des processus écologiques (*e.g.* bioturbation, décomposition de la matière organique).

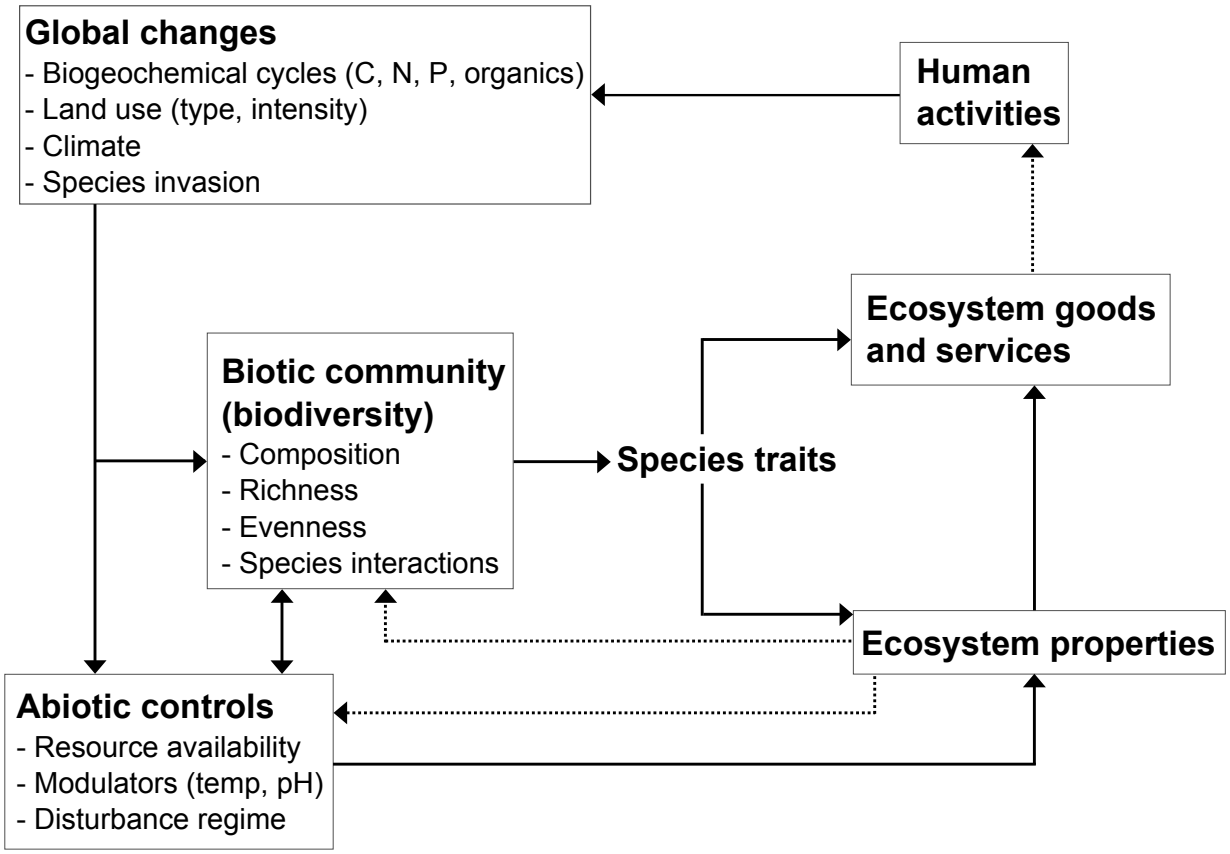


FIGURE 1.1 – Liens entre les activités humaines, les changements globaux, les contrôles biotiques et abiotiques sur le fonctionnement de l'écosystème ("propriétés de l'écosystème"), ainsi que les biens et services que les écosystèmes apportent à l'humanité. D'après Chapin et al. (2000) et modifié par Hooper et al. (2005).

Elton (1958) fut le premier à suggérer l'existence d'une relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème. C'est l'hypothèse de diversité-stabilité : plus une communauté

est riche et moins elle est susceptible d'être colonisée par des espèces invasives, en réduisant l'espace vacant dans la niche écologique. Le concept de niche écologique, formalisé par Hutchinson (1957), consiste en un hyper-volume -à n-dimensions- dont les axes seraient des facteurs physiques et/ou environnementaux déterminant l'existence des espèces. L'hypothèse de diversité-stabilité a fait l'objet de nombreux débats au sein de la communauté scientifique depuis les années 60, tant sur l'existence du lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, que sur la nature de ce lien (May, 1973; McNaughton, 1977; Lawton, 1994; Vitousek and Hooper, 1994). Plusieurs centaines d'expériences de manipulation de la biodiversité -remobilisées dans des synthèses (Hooper et al., 2005; Schmera et al., 2017; Tilman et al., 2014; Loreau et al., 2001) et des méta-analyses (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2006)- ont ainsi été conduites dans le but de tester les concepts théoriques. En particulier, les synthèses réalisées par Loreau et al. (2001) et Hooper et al. (2005) suggèrent que :

1. un minimum d'espèces est nécessaire pour maintenir la stabilité du fonctionnement ;
2. la complémentarité fonctionnelle, associée à une plus grande diversité, conduit à une augmentation de l'intensité de certains processus écosystèmiques ;
3. certains processus écosystèmiques peuvent être initialement insensibles à la perte d'espèces en raison d'une redondance fonctionnelle ou d'effets biotiques relativement faibles ;
4. même des espèces relativement rares peuvent fortement influencer le fonctionnement de l'écosystème.

Cependant, il convient de mentionner certaines limites relatives à ces études, et susceptibles de remettre en question les hypothèses reliant la biodiversité au fonctionnement des écosystèmes.

Premièrement, la grande majorité de ces études se sont focalisées sur un seul modèle biologique (les plantes herbacées), un seul niveau trophique (les producteurs primaires) et un seul processus écologique (la production primaire) (*e.g.* Cardinale et al., 2007; Tilman, 2001a). Quelques études, plus rares, ont cependant été conduites sur des bactéries (Bell et al., 2005), de l'épifaune sessile benthique (Stachowicz et al., 1999) et sur des champignons mycorhiziens (Van der Heijden et al., 1998).

Deuxièmement, les expériences ont été essentiellement conduites en laboratoire et/ ou en mésocosme (cultures expérimentales), avec tous les biais expérimentaux inhérents à ce type d'approches. Le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes reste donc largement irrésolu dans un grand nombre d'écosystèmes.

Troisièmement, beaucoup de protocoles expérimentaux ont consisté à manipuler la biodi-

versité de manière aléatoire. Or, ceci pourrait être peu représentatif de la manière dont une perturbation affecte les organismes et les processus écologiques qu'ils assurent (Solan et al., 2004). En effet, les espèces ont différents degrés de sensibilité face à une perturbation. Certaines sont très vulnérables tandis que d'autres sont moins impactées, voire capable d'en bénéficier. En admettant que les espèces assurent des rôles écologiques différents, une perturbation aura des effets variables sur le fonctionnement de l'écosystème selon les modifications de la composition spécifique -et nous allons le voir, selon les modifications de la composition en traits biologiques- qu'elle entraine.

Enfin, malgré l'effort considérable qui a été porté sur le lien entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème, la biodiversité a été quasi-exclusivement abordée via la richesse spécifique et, dans une moindre mesure, par l'équitabilité (Tilman et al., 2014). Or, ces estimations de la biodiversité, supposent *de facto* que les espèces assurent un rôle analogue dans l'écosystème. De plus, elles ne permettent pas véritablement de comprendre (i) les mécanismes régissant le lien entre la biodiversité et le fonctionnement, ni (ii) la manière dont les espèces sont affectées par une perturbation (Hooper et al., 2005; McGill et al., 2006). Ceci a conduit au développement d'une nouvelle méthode d'estimation de la biodiversité : la diversité fonctionnelle.

1.2.2 ... à la diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle est la composante de la biodiversité qui intègre la gamme et la valeur des traits biologiques (Tilman, 2001b), c'est-à-dire un ensemble de caractéristiques d'histoire de vie, morphologiques et/ou comportementales mesurables chez un organisme.

Les traits "d'effet" Certains traits peuvent être utilisés comme proxys des fonctions écologiques réalisées par les organismes (Naeem et al., 1999; Bremner, 2008). Dans ce cas, on parlera de "traits d'effet" (Lavorel and Garnier, 2002). Ce concept a permis la formalisation de différentes hypothèses expliquant le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. En particulier, le mécanisme "d'identité fonctionnelle", également appelé mécanisme de "rapport de masse" (Garnier et al., 2004), et le mécanisme de "complémentarité de niche" (Diaz and Cabido, 2001) sont les plus couramment vérifiés. Le mécanisme "d'identité fonctionnelle" suggère que le fonctionnement de l'écosystème est piloté par les traits des espèces dominants la biomasse car elles utiliseraient la plus grande proportion des ressources -au sens large du terme - disponibles (Cadotte et al., 2011). Le mécanisme de "complémentarité de niche" suggère que c'est la dissimilarité fonctionnelle qui conditionne le fonctionnement de l'écosystème.

Dans ce cas, une plus grande variété de traits fonctionnels offrirait une plus grande possibilité d'utilisation des ressources potentielles.

Lequel des mécanismes "d'identité fonctionnelle" et de "complémentarité de niche" régit le fonctionnement de l'écosystème reste encore irrésolu. Une étude menée par Dolbeth et al. (2015), a mis en évidence que le mécanisme d'identité fonctionnelle, était celui qui prédisait le mieux la production secondaire des communautés benthiques, dans l'estuaire de Mondego (Portugal). Une méta-analyse réalisée par Gagic et al. (2015), le long d'un gradient d'utilisation des terres, a obtenu des résultats plus contrastés. En effet, dans certains cas, le fonctionnement -abordé via 7 processus écologiques telles que la pollinisation, la bioturbation, le cycle des nutriments- était principalement assuré par des traits uniques, ce qui penche en faveur du mécanisme d'identité. En revanche, dans d'autres cas, il était principalement prédit par des indices de diversité fonctionnelle (en particulier l'équitabilité et la divergence fonctionnelle), ce qui soutient l'hypothèse de complémentarité : les communautés ayant une répartition uniforme des espèces dans l'espace multi-dimensionnel des traits, permettraient des niveaux plus élevés de certains processus écosystèmiques.

Les traits "réponse" Les traits biologiques peuvent également être utilisés pour comprendre la manière dont une perturbation sélectionne les organismes, via des processus non-aléatoires (Srivastava, 2002; Solan et al., 2004). Dans ce cas, on parlera de traits "réponse". La diversité fonctionnelle peut ainsi permettre de prédire les effets des perturbations environnementales et anthropiques dans le fonctionnement des écosystèmes (Solan et al., 2004; Tillin et al., 2006; Garnier et al., 2007; de Juan et al., 2007). Un modèle développé par Solan et al. (2004) sur les invertébrés benthiques et simulant différents scénarios d'extinction, en lien avec leurs traits biologiques, prédit que la perte de richesse spécifique entraine systématiquement une diminution de l'intensité de la bioturbation (estimée à partir de la profondeur du sédiment remaniée par les espèces bioturbatrices). Cependant, l'intensité de cette diminution dépendrait de l'ordre dans lequel les espèces disparaissent. En effet, le risque d'extinction -dépendant des traits "réponse"- était souvent corrélé aux traits biologiques qui déterminent l'intensité de la bioturbation (traits "d'effet"). Cette étude souligne l'importance de comprendre pourquoi les espèces sont vulnérables à une perturbation et comment les traits "réponse", co-varient avec les traits "d'effet".

Estimation de la diversité fonctionnelle La diversité fonctionnelle est le plus souvent estimée de 2 manières. Soit via le regroupement d'espèces en groupes fonctionnels (Naeem, 2002), soit via le calcul d'indices de diversité fonctionnelle (Figure 1.2) comme la richesse,

l'équitabilité, la divergence (Villeger et al., 2008), la dispersion (Laliberté and Legendre, 2010) fonctionnelles ou encore l'originalité fonctionnelle quantifiant la manière dont les modifications d'abondance change la redondance fonctionnelle entre les espèces (Mouillot et al., 2008). Les 2 méthodes reposent sur la construction d'un espace multi-dimensionnel dont les axes représenteraient des traits fonctionnels. Dans le premier cas, les espèces présentant des traits fonctionnels similaires sont regroupées par une méthode d'ordination. Dans le second cas, les indices de diversité fonctionnels résument la distribution des espèces dans cet espace. Aucune méthode ne fait réellement consensus (Petchey and Gaston, 2006) car elles englobent chacune une composante particulière de la diversité fonctionnelle. Il est donc nécessaire de combiner plusieurs indices et méthodes afin d'appréhender la diversité fonctionnelle. Quelle que soit la méthode choisie, le choix des traits s'avère primordial. Il dépendra de la question posée par l'étude et notamment des fonctions auxquelles on s'intéressera (Paganelli et al., 2012). Il devra également limiter les traits peu ou pas informatifs ainsi que les traits redondants, tout en conservant la vision la plus exhaustive possible des fonctions réalisées par les organismes (Petchey and Gaston, 2006).

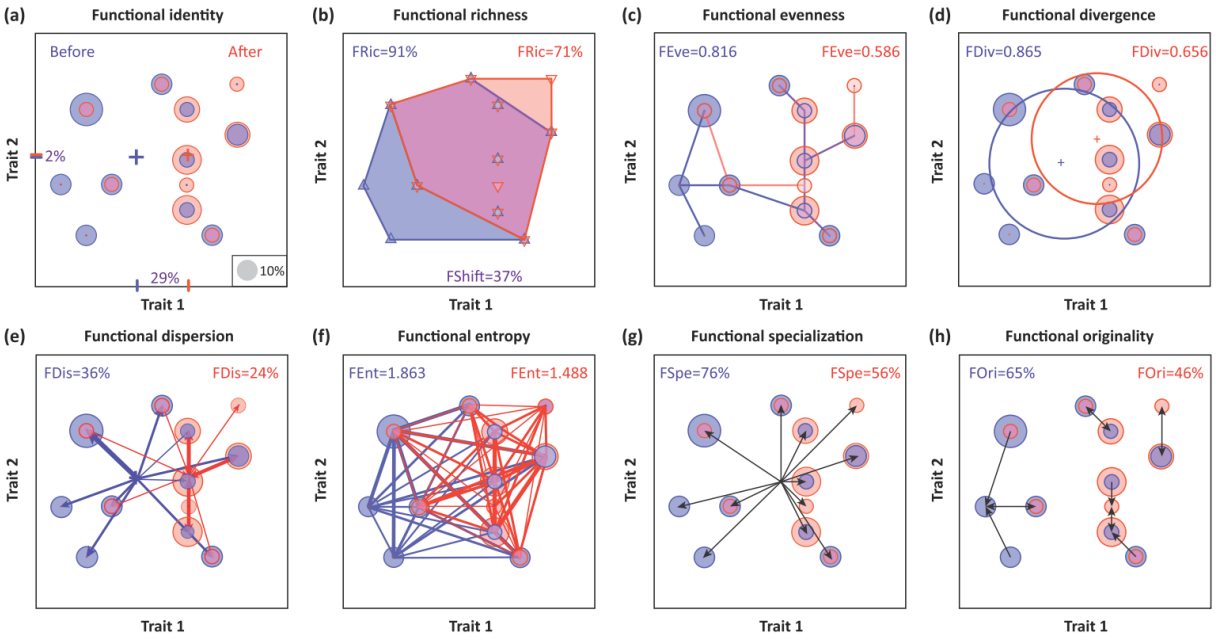


FIGURE 1.2 – Principes de calcul des indices de diversité fonctionnelle après avoir représenté les espèces dans un espace multi-dimensionnel de traits quantitatifs. La taille des cercles est proportionnelle aux abondances relatives des espèces avant (bleu) et après (rouge) une perturbation théorique. D'après Mouillot et al. (2013).

1.3 Les écosystèmes côtiers : des systèmes sous pression anthropique

1.3.1 Importance des écosystèmes côtiers

Les zones côtières représentent les parties de l'océan où les processus physiques, biologiques et bio-géochimiques sont directement influencés par la terre.

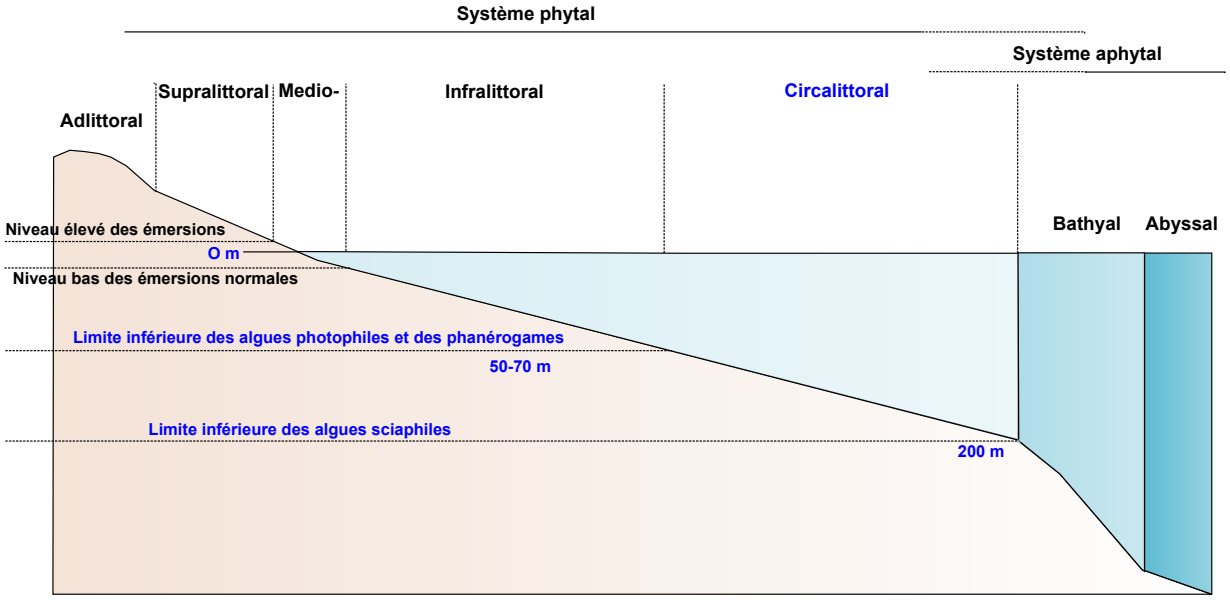


FIGURE 1.3 – Schéma des différents étages

Elles sont souvent limitées, au large, par la marge continentale, généralement située aux alentours de 200 m de profondeur (figure 1.3). Les zones côtières sont caractérisées par une forte variabilité temporelle et géographique dans la distribution des conditions environnementales comme la salinité, la température, etc. Elles reçoivent des quantités considérables d'eau douce, de nutriments, de matières organiques dissoutes et particulaires, de sédiments et de contaminants. Elles échangent également de l'énergie et de la matière avec l'océan ouvert. Au regard de leur profondeur relativement faible, la lumière pénètre dans une grande partie de la colonne d'eau. La faible profondeur des eaux côtières favorise également le couplage bentho-pélagique. Ces caractéristiques ainsi que les apports importants favorisent une forte production primaire. En effet, malgré leur taille relativement réduite (seulement 7% de la surface de l'océan mondial) les zones côtières assureraient 20% de la production primaire de l'océan mondial (Gattuso et al., 1998). De plus, la biodiversité des milieux côtiers est généralement plus élevée que celle de l'océan ouvert en raison d'une plus grande gamme d'habitat près de la côte (Gray, 1997). En outre, les zones côtières assurent de nombreuses fonctions (stockage du carbone Wollast,

1998; Duarte et al., 2005).

Les écosystèmes côtiers apportent de nombreux biens et services écosystèmiques aux populations humaines (Beaumont et al., 2007) tels que la production de nourriture, des matières premières (*e.g.* farine de poisson pour l'aquaculture, algues pour l'industrie et les engrais, produits pharmaceutiques), la régulation des gaz et du climat (*e.g.* stockage de CO_2 dans les tissus vivant, puits de carbone), la prévention de certaines perturbations (*e.g.* structures biogènes amortissant l'impact des vagues), la bio-remédiation des déchets (*e.g.* séquestration des polluants dans le sédiment par les organismes bioturbateurs, purification de l'eau par les organismes filtreurs), etc.

1.3.2 Sources de perturbation des écosystèmes côtiers

Une grande proportion des populations humaines vit à proximité des côtes et cette proportion est croissante. Les zones côtières sont donc soumises à de nombreuses perturbations d'origine anthropique. Par exemple, certaines activités terrestres comme l'agriculture ou la déforestation entrainent le lessivage des sols et augmentent le transport de sédiments (Syvitski et al., 2005), de polluants et de nutriments vers les eaux côtières (Vitousek et al., 1997), pouvant parfois conduire à une eutrophisation (Nixon et al., 1996) et à des phénomènes d'hypoxie ou d'anoxie (Diaz and Rosenberg, 2008). De plus, les activités humaines sont susceptibles de détruire les habitats côtiers, de dégrader la qualité de l'eau et d'accélérer les invasions biologiques (Lotze et al., 2006). La pêche représenterait une source importante de perturbation pour les écosystèmes côtiers (Worm et al., 2006). En particulier, le chalutage de fond est une activité très répandue. Ainsi, en Europe, 53 à 99% de la surface de l'Atlantique Nord-Est, de la mer Baltique et la Méditerranée serait chalutée chaque année (Eigaard et al., 2016a, entre 2010 et 2012 et entre 0 et 200m de profondeur). Il a rapidement été reconnu que le chalutage pouvait entrainer de profondes modifications du fond marin et des communautés benthiques. Ainsi, les effets de cette activité ont fait l'objet de centaines d'études scientifiques, en particulier en Mer du Nord (Jennings et al., 2001a; Tillin et al., 2006) et en Mer d'Irlande (Kaiser and Spencer, 1996; Hinz et al., 2009) et d'un grand nombre de synthèses (Hutchings, 1990; Jones, 1992; Thrush and Dayton, 2002) et de méta-analyses (Collie et al., 2000; Kaiser et al., 2006).

1.4 Le chalutage de fond : une source de perturbation pour les écosystèmes benthiques côtiers ?

1.4.1 Description de l'engin de pêche

Le chalut de fond est le principal engin de pêche utilisé pour capturer des crustacés et des poissons bentho-demersaux. Le chalut de fond fait partie des engins trainants. Il s'agit d'un filet - de forme conique- remorqué par un bateau (figure 1.4) à environ 4 nœuds (Le Gall, 2004). La partie antérieure du chalut -la bouche- constitue l'ouverture par laquelle les organismes sont capturés. Sa face ventrale peut être équipée de lests - les bourrelets- assurant le maintien du chalut sur le fond. Selon les espèces ciblées et/ ou le type de substrat chaluté, les lests prennent la forme de chaines, de rouleaux en métal ou en caoutchouc (appelés "diabolos"). Dans certains cas, le ventre du chalut peut également être équipé de chaines pour extraire les espèces benthiques.

De chaque côté de la bouche, de lourds panneaux (environ 1 tonne) assurent l'écartement horizontal du filet. Ils sont reliés aux treuils des chalutiers par des câbles en acier appelés "funes". Tout le long du filet, des ralingues (bouts peu extensibles), forment un squelette rigide permettant au chalut de conserver sa forme lors de son remorquage. Le cul-de-chalut concentre les poissons. C'est par là qu'ils seront déchargés.

Les dimensions de chacune des parties varient selon la taille et la puissance des chalutiers. Depuis 1990, l'adoption, par certaines pêcheries européennes de chaluts à panneaux jumeaux -c'est à dire 2 chaluts accolés- a permis d'augmenter considérablement la surface chalutée pour une même longueur de traine.

1.4.2 Effets du chalutage sur l'habitat benthique

Modification de la topographie du fond marin Le chalutage est susceptible de réduire la complexité de l'habitat benthique, en lissant les structures topographiques générées par les processus naturels ou par les organismes (Watling and Norse, 1998; Thrush et al., 2006). A petite échelle spatiale, les parties les plus lourdes du chalut comme les panneaux peuvent pénétrer dans le sédiment et générer des sillons détectables, entre autres, à l'aide de sonars (Dellapenna et al., 2006; Smith et al., 2007; Lucchetti and Sala, 2012; Palanques et al., 2014; Mengual et al., 2016) ou par des méthodes optiques (O'Neill et al., 2009). Ces traces pourraient être observables 18 mois après le passage du chalut sur un fond vaseux (Tuck et al., 1998).

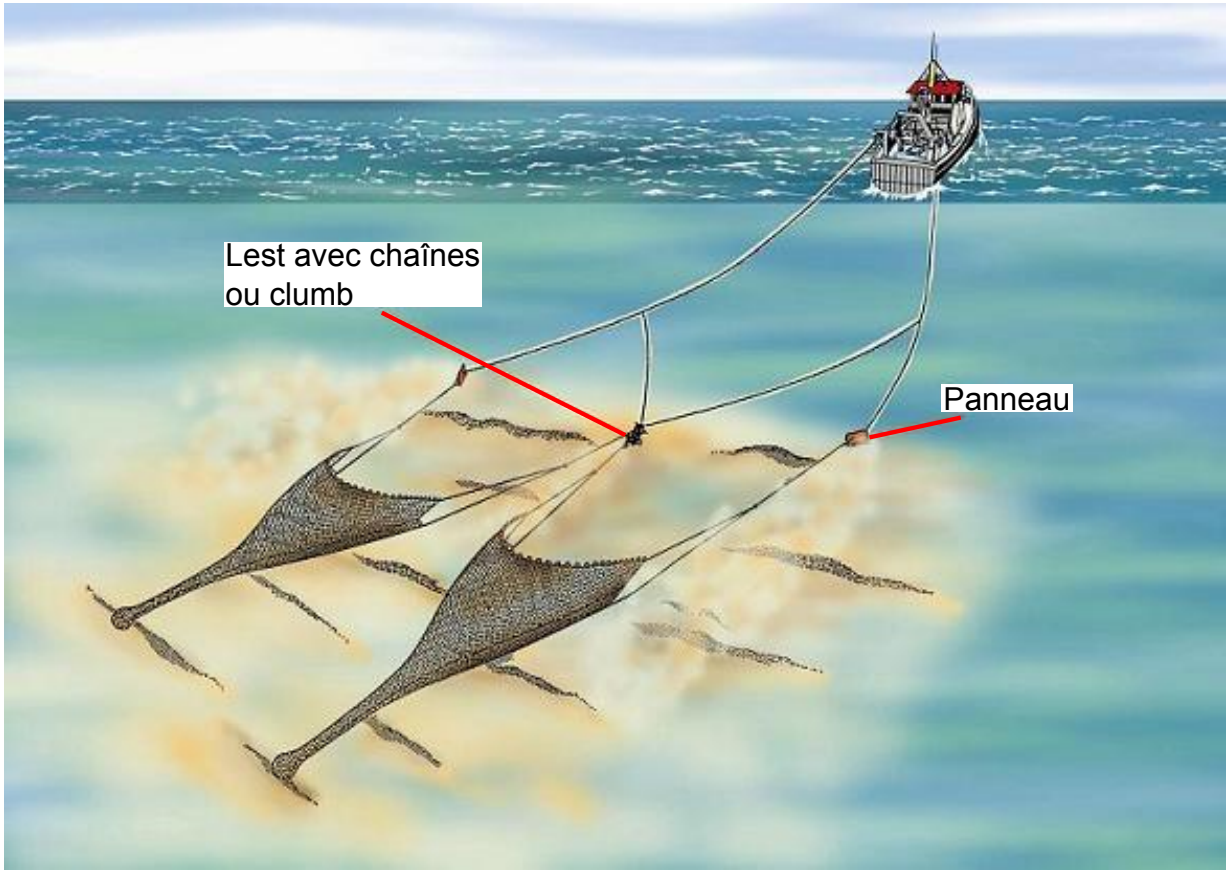


FIGURE 1.4 – Schéma d'un chalut jumeau utilisé sur la façade Atlantique française. Source www.ifremer.fr

Modification de la structure sédimentaire Le passage d'un chalut pourrait remettre en suspension le sédiment superficiel (Palanques et al., 2001; De Madron et al., 2005; Ferré et al., 2008; Bradshaw et al., 2012; Mengual et al., 2016) ce qui augmenterait la turbidité locale et pourrait libérer des contaminants et de la matière organique enfouis dans le sédiment. Sous certaines conditions hydrologiques particulières, l'advection des particules fines remises en suspension par le chalutage pourrait augmenter la granulométrie (dévasement) et réduire la qualité du tri du sédiment à long-terme, sur les sites de pêche (Brown et al., 2005; Trimmer et al., 2005).

Modification des processus bio-géochimiques à l'interface eau-sédiment Le remaniement du sédiment est susceptible d'entrainer des échanges d'eau et de nutriments à l'interface eau-sédiment (De Madron et al., 2005) ce qui pourrait modifier les processus biogéochimiques au niveau de cette interface. Par exemple, lors d'une étude menée en Mer d'Irlande, Sciberras et al. (2016) ont observé une augmentation de la concentration en chlorophylle a et de la concentration en ammonium dans les strates sédimentaires profondes (supérieures à 5 cm), le

long d'un gradient d'intensité de chalutage. En revanche, les concentrations en ammonium et en silicate diminuaient dans les strates superficielles, lorsque l'intensité de chalutage augmentait. Ces auteurs l'expliquaient par la remise en suspension du sédiment superficiel et de l'enfouissement de la matière organique par les passages répétés des engins de pêche sur le fond. Ils concluaient que le chalutage pourrait modifier les processus de reminéralisation de la matière organique et les cycles des nutriments. Une étude menée par Trimmer et al. (2005) au Sud de la Mer du Nord a directement mesuré les processus biogéochimiques et a observé un taux plus élevé de sulfato-reduction dans les sites les plus chalutés en comparaison à des sites peu chalutés. Ils avaient également suggéré que l'enfouissement de matière organique dans les strates profondes du sédiment serait responsable de ce patron.

1.4.3 Effets du chalutage sur les communautés benthiques

Espèces ciblées par la pêcherie Quel que soit le type de pêche, celle-ci entraine un taux élevé de mortalité chez les espèces ciblées par la pêcherie. Une forte diminution de leur biomasse est d'ailleurs constatée lors du développement de nouvelles pêcheries (Goni, 1998). Aujourd'hui, 70% des stocks mondiaux de poissons seraient largement surexploités (i.e. la mortalité par pêche excède la capacité des stocks à se régénérer). Près de la moitié d'entre eux ont une biomasse réduite à moins de 10% des stocks non exploités (FAO, 2012). De plus, depuis les années 50, la flotte mondiale a augmenté sa puissance moyenne d'un facteur 10. Toutefois, à puissance équivalente, les débarquements globaux sont actuellement moitié moins élevés qu'ils ne l'étaient dans les années 50 (Watson et al., 2013) ce qui montrerait le degré d'abrasion des stocks. Une étude réalisée par Thurstan et al. (2010) en Angleterre et au Pays de Galles a estimé que les débarquements par unité d'effort avaient été réduits de 94% entre 1889 et 2007. Un certain nombre d'auteurs suggèrent que d'autres stocks seront bientôt surexploités et en risque d'effondrement (*e.g.* Pauly, 2008). La surexploitation pourrait diminuer le niveau trophique moyen des captures, changer la structure de taille des populations exploitées et affecter leur capacité reproductive (Policansky and Magnuson, 1998; Jorgensen et al., 2007). En outre, la surexploitation pourrait entrainer une perte d'information génétique par sélection non-aléatoire (Ward and Elliott, 2001). Il est alors possible de perdre des allèles rares, critiques pour répondre à un stress environnemental extrême.

Autres espèces Le chalutage de fond n'est pas seulement susceptible d'impacter les espèces ciblées. En effet, les éléments lourds du chaluts (*e.g.* panneaux) peuvent entrer en contact avec l'ensemble des organismes présents sur le fond marin et entrainer des dommages et la mortalité

de ces derniers. Ceci représente un impact à court/ moyen-terme. De manière générale, les espèces sessiles, les espèces à longue durée de vie et/ ou de grande taille ainsi que les espèces suspensivores seraient les plus vulnérables au passage d'un chalut sur le fond. Une étude réalisée par Bergman and van Santbrink (2000) a mis en évidence qu'un seul trait de chalut à perche (4 à 12 m de large) est susceptible d'entrainer un taux de mortalité de 68% chez certains bivalves (*e.g. Gari fervensis*) et de 10 à 40% chez certains spatangues tels qu'*Echinocardium cordatum*. Certaines études ont révélé les blessures générées par le chalutage sur certaines étoiles de mer (*Asteria rubens*, *Astropecten irregularis*) ou certains bivalves (*Artica islandica*, *Ensis siliqua*) (Gaspar et al., 1994; Kaiser and Spencer, 1996). Une étude réalisée sur la mégafaune de la mer de Bering par Buhl-Mortensen et al. (2016) a observé une diminution des abondances de certaines éponges (*Craniella zetlandica*, Phakellia, Axinella), de certains cnidaires comme la pennatule *Funiculina quadrangularis*, de la polychète tubicole *Ditrupa arietina* et de l'oursin *Spatangus purpureus*, le long d'un gradient d'intensité de chalutage.

Les petits organismes, essentiellement des polychètes, seraient capables de soutenir des taux de mortalités plus importants que les grands organismes, en raison de leurs taux de croissance et de reproduction élevés. De plus ils pourraient bénéficier d'une compétition réduite avec les grands organismes dans les zones chalutées. Cependant, si leur biomasse pourrait augmenter dans les zones modérément exploitées (Hiddink et al., 2008), en revanche, certaines études suggèrent qu'à des niveaux élevés d'intensité de chalutage, les abondances et les biomasses des petits organismes pourraient diminuer à leur tour (Jennings et al., 2002; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b). Certains organismes pourraient bénéficier d'une plus grande disponibilité alimentaire dans les zones chalutées. Par exemple, les organismes déposivores pourraient profiter d'un enrichissement en matière organique dans le sédiment (Frid et al., 2000). De même, les prédateurs-charognards pourrait bénéficier des organismes détruits et/ ou extraits du sédiment lors du passage du chalut (Groenewold and Fonds, 2000; Rumohr and Kujawski, 2000; Bergmann et al., 2002; Bozzano and Sardá, 2002). Certains auteurs ont ainsi observé une agrégation à court terme de leurs abondances dans des zones venant d'êtres chalutées (Kaiser and Spencer, 1994; Mangano et al., 2015). Ils pourraient également profiter des rejets de pêche. En effet, le chalutage de fond est la 2ème activité la plus génératrice de prises accessoires de par son manque de sélectivité (Diamond and Beukers-Stewart, 2011). Les rejets de pêche pourraient agir comme un raccourci dans la chaine alimentaire en permettant à certains prédateurs-charognards de s'alimenter sur des niveaux trophiques qui leurs sont supérieurs. Cependant, la part des rejets dans l'alimentation des prédateurs-charognards reste encore débattue. Par exemple, Catchpole et al. (2006) ont estimé que les rejets contribueraient à 37% de l'énergie qui est nécessaire

aux prédateurs-charognards durant la période de pêche. A l'inverse, Kaiser and Hiddink (2007) suggèrent que les rejets soutiendraient la production des prédateurs-charognards uniquement à hauteur de 3 jours par an.

1.4.4 Conséquences des effets directs et indirects du chalutage sur les écosystème benthiques

Modification de la structure des communautés benthiques A long terme, les effets du chalutage sur les habitats benthiques, les espèces ciblées et les autres espèces sont susceptibles de modifier la composition taxonomique des communautés benthiques, que ce soit pour la macrofaune (Frid et al., 2000; Mangano et al., 2014) ou pour la mégafaune (Buhl-Mortensen et al., 2016). Une étude menée par Hinz et al. (2009) a mis en évidence une diminution des abondances, de la biomasse et de la richesse de la macrofaune le long d'un gradient d'intensité de chalutage dans une pêcherie à langoustines située au Nord-Est de la Mer d'Irlande. Ils ont également observé une diminution des abondances et de la richesse spécifique de la mégafaune. La composition taxonomique était également clairement différenciée le long du gradient d'intensité du chalutage, pour la macrofaune comme pour la mégafaune. Une étude réalisée par Reiss et al. (2009b) a également permis d'observer une diminution de la biomasse et de la richesse spécifique et des changements dans la composition taxonomique de la macrofaune le long d'un gradient d'intensité de chalutage, sur un site exploité depuis des décennies en Allemagne (Mer du Nord).

Modification du fonctionnement de l'écosystème benthique Au-delà de la modification de la structure des communautés, le chalutage pourrait également modifier le fonctionnement de l'écosystème benthique. En effet, plusieurs études ont mis en évidence une diminution de la production secondaire macro- (Jennings et al., 2001a; Reiss et al., 2009b) , et mégabenthique (Hermsen et al., 2003), en lien avec l'intensité du chalutage. Une étude réalisée par Hiddink et al. (2006) en Mer du Nord et reposant sur des données de terrain ainsi que sur un modèle basé sur la taille des organismes suggère que la production secondaire benthique serait réduite de 21% dans les zones chalutées par rapport à des zones fermées à la pêche. Bolam et al. (2014) ont mis en évidence qu'au sud de la mer du Nord, la production secondaire est principalement assurée par des espèces peu vulnérables au chalutage. En revanche, dans la partie Nord la production est essentiellement conduite par des espèces vulnérables au chalutage. Dans le premier cas, le chalutage aurait peu d'effet sur la production secondaire tandis que dans le

deuxième cas, il serait susceptible de la réduire de manière considérable.

Le chalutage est également susceptible de modifier le fonctionnement de l'écosystème via le déclin des populations d'espèces ingénieurs au rôle fonctionnel clef (Coleman and Williams, 2002). En effet, de nombreux auteurs ont observé une diminution des abondances ou de la biomasse de certaines spatangues dans les zones chalutées (Bergman and van Santbrink, 2000; Jennings et al., 2002; Pommer et al., 2016). Or, ces espèces jouent un rôle essentiel dans certains processus biogéochimiques à l'interface eau-sédiment via leur activité de bioturbation et de bioirrigation (Lohrer et al., 2004, 2005; Mermillod-Blondin and Rosenberg, 2006; Meysman et al., 2006; Olsgard et al., 2008).Une étude réalisée en mésocosme par Olsgard et al. (2008) a montré que les espèces fouillant le sédiment (*e.g. Brissopsis lyrifera*) augmentent la perte d'azote inorganique dissous dans le sédiment. Cet auteur a également montré que certaines espèces galéricoles (*e.g. Calocaris macandreae* et *Amphiura chiajei*) augmentaient la concentration en azote inorganique dissous dans le sédiment. En supprimant ces espèces, l'effet du chalutage sur le fonctionnement de l'écosystème pourrait être disproportionnellement grand par rapport à la diminution de richesse spécifique.

L'utilisation de plus en plus répandue des traits biologiques dans les études sur les effets du chalutage a montré des changements dans la composition en traits fonctionnels dûs à la sélection non-aléatoire des organismes par la perturbation (Bremner et al., 2003b; Tillin et al., 2006; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007). Comme les traits fonctionnels représentent des proxys des fonctions écosystèmiques, le chalutage est susceptible de modifier différentes facettes du fonctionnement de l'écosystème.

Des conséquences variables selon les habitats benthiques L'ordre de grandeur de la perturbation générée par le chalutage serait variable selon la présence d'espèces vulnérables, des caractéristiques de la pêcherie (intensité et distribution du chalutage, type d'engin utilisé) (Guyonnet et al., 2008; Rijnsdorp et al., 2016; Mengual et al., 2016) et de l'habitat considéré (Hiddink et al., 2006; Kaiser et al., 2006; Diesing et al., 2013; van Denderen et al., 2015a). En effet, une étude conduite à large échelle (plus de 340 km) par Moritz et al. (2015) a observé des effets marginaux sur la mégafaune benthique dans le Golfe du St Laurent (Canada), chaluté depuis plusieurs décennies. Ils avaient émis l'hypothèse que cette activité avait supprimé les espèces vulnérables et que les communautés avaient atteint un état d'équilibre dans lequel la perturbation par le chalutage entraine peu d'impact. Une étude menée par van Denderen et al. (2015a) en Mer du Nord et en Mer d'Irlande a observé que les traits biologiques des organismes benthiques étaient très similaires entre des zones soumises à des niveaux de per-

turbations naturelles élevées et des zones chalutées. Ils ont ainsi conclu que les perturbations naturelles et la perturbation par le chalutage affectent les communautés benthiques de la même manière. Par conséquent, les effets du chalutage pourraient être faibles, voir indétectables, dans les zones naturellement perturbées. Des chalutages expérimentaux réalisés selon un protocole BACI (Before After Control Impact), dans une zone côtière du Sud de l'Australie (environ 20 m de profondeur) fermée à la pêche depuis 15 ans, n'a pas observé d'effet du chalutage sur la communauté macrobenthique (Drabsch et al., 2001). La diversité des réponses rend particulièrement difficile de dégager une théorie générale à propos de la perturbation générée par le chalutage. Une investigation spécifique doit donc être conduite dans chaque pêcherie.

1.4.5 Un outil d'évaluation de l'intensité de chalutage : le système VMS

La compréhension et la quantification de l'impact du chalutage nécessite d'être en mesure d'en estimer l'intensité avec précision. Dans ce cadre, le développement du système de surveillance des navires (VMS) au début des années 2000, et la mise à disposition de ces données pour les scientifiques, bien que cela puisse parfois poser questions (Hinz et al., 2013), a révolutionné notre compréhension de l'ampleur et de l'intensité de l'effort de pêche. D'abord installé sur les navires de plus de 24 mètres, ce système a été étendu aux navires de plus de 15 m en 2005 puis aux navires de plus de 12 m à partir de 2012. Les données VMS permettent de prendre en compte la distribution mosaïquée du chalutage, à la fois dans le temps et dans l'espace (van Denderen et al., 2015a). En effet, ce système enregistre automatiquement la position des navires de pêche toutes les 2 heures, voire toutes les heures pour les navires français, avec une précision de 10 m (http://www.fao.org/3/a-a0959e/). Les données VMS permettent ainsi de cartographier de manière relativement précise l'emprise spatiale et l'intensité de l'activité de pêche.

Parmi les indicateurs utilisés pour quantifier l'intensité de chalutage à partir des données VMS, l'unité la plus commune correspond sans nul doute à l'empreinte spatiale de l'activité de pêche. Celle-ci représente la proportion d'une surface de 1 km^2 qui a été chalutée en un an (Eigaard et al., 2016a, 2015; Tillin et al., 2006). Il est toutefois possible de s'interroger sur la manière d'agréger cet indicateur d'un point de vue temporel. En effet, une agrégation des données VMS sur une période d'un an ignore la variabilité saisonnière dans la structure des communautés benthiques ainsi que la saisonnalité dans l'effort de pêche (les effets du chalutage peuvent donc être variable au sein d'une année, selon la saison étudiée, van Denderen et al.

2015a).

1.5 Cas d'étude de la pêcherie bentho-demersale du Golfe de Gascogne

Le Golfe de Gascogne est une partie de l'Atlantique Nord s'étendant depuis la pointe de Pen-Marc'h, en Bretagne, jusqu'au Cap Ortegal, sur la côte Nord de la Galice (Espagne). Le plateau continental s'étend sur près de 150 km au nord des côtes françaises, puis se rétrécie pour atteindre 5 km de large, au nord de l'Espagne. Il est limité en profondeur par l'isobathe 180 m. Au-delà, le talus, à pente relativement raide (10-12%) est parcouru de nombreux canyons débouchant sur une vaste plaine abyssale, à plus de 4000 m de profondeur.

1.5.1 Caractéristiques environnementales

Les caractéristiques environnementales du Golfe de Gascogne présentent une forte variabilité spatio-temporelle en lien avec les panaches estuariens.

Température et salinité En hiver, les houles et les courants entrainent une homogénéisation des masses d'eau (10-12 ° C, salinité equivalente à environ 36psu) (Zarauz et al., 2007). Au printemps, les courbes iso-halines et isothermes tournent perpendiculairement à la côte et la distribution des masses d'eau change complètement. Cela entraine une stratification verticale et les eaux marines sont séquestrées sur le fond. Les températures de surface augmentent et vont de 12,6 à 15,7 ° C. En été, la stratification thermique est bien établie et s'étend jusqu'à 50 m de profondeur (Puillat et al., 2004). Au centre de la baie, la moyenne estivale de la température de surface est comprise entre 18-20 ° C.

Le long de l'isobathe 100 m, un "bourrelet froid", caractérisée par des variations de moins d'1 ° C entre le printemps et l'automne, et situé sous la thermocline saisonnière, entraine une hydrographie relativement stable tout au long de l'année (Castaing et al., 1999; Planque et al., 2004), formant ainsi un paysage hydrologique particulier (figure 1.5). La température de fond en été y varie entre 10,9 et 11,5 ° C.

Nutriments et blooms phyto-planctoniques La répartition spatio-temporelle des nutriments dépend des apports par les cours d'eau, des forçages hydrodynamiques et des processus biotiques (consommation par les producteurs primaires) (Lezama-Ochoa et al., 2011; Gohin

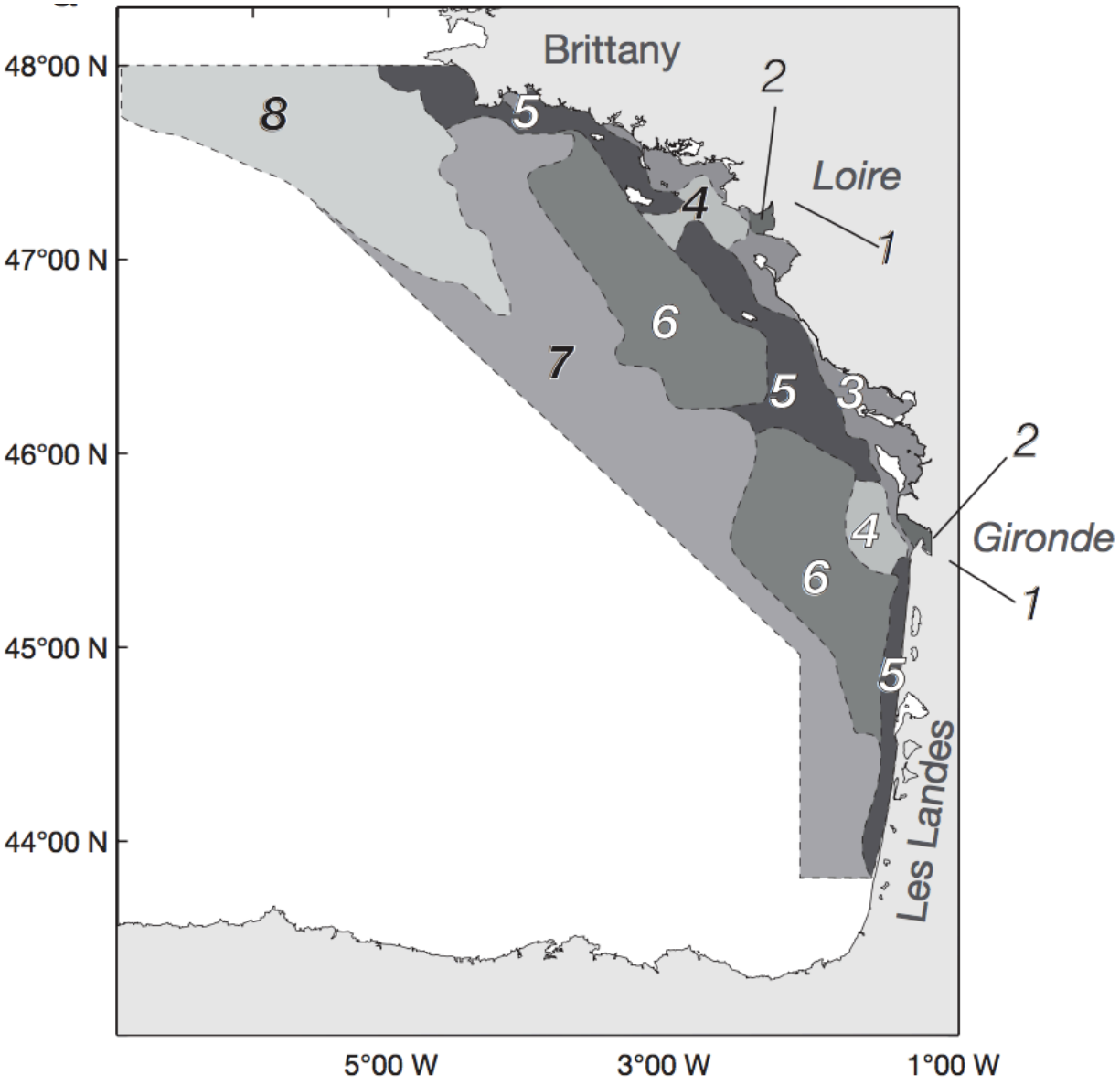


FIGURE 1.5 – Distribution spatiale des huit paysage hydrologique décrit par Planque et al. (2004) au sein du Golfe de Gascogne : (1) partie supérieure des estuaires,(2) embouchure des estuaires, (3) zone côtière, (4) panache des fleuves, (5) zone proche côtière, (6) centre du plateau, (7) plateau "ouvert", (8) partie nord-ouest du plateau.

et al., 2003; Guillaud et al., 2008). Ainsi, de fortes concentrations sont observées durant l'hiver, jusqu'à l'isobathe 50m. Au début du printemps, un gradient de nitrates de l'embouchure des rivières jusqu'à l'isobathe 100m est observé. Les silicates pourraient être limités dans la partie Nord du Golfe. Les premiers blooms phytoplanctoniques apparaissent à proximité des panaches fluviaux, quand la stratification thermo-haline s'établit et que les conditions anticycloniques sont favorables (Morin et al., 1991; Zarauz et al., 2007). Elle s'étend tout le long du plateau continental avec des pics à proximité de l'estuaire de la Gironde et le long de la côte landaise. En été, la stratification de la colonne d'eau entraine une couche de mélange où les nitrates sont complètement appauvris (Lezama-Ochoa et al., 2011) ce qui limite la croissance du phytoplancton (Guillaud et al., 2008).

Structure sédimentaire La distribution des sédiments sur le plateau continental du golfe de Gascogne montre une diminution de la taille des grains du nord (sables moyens à grossiers) vers le sud (sables fins à très fins) (figure 1.6). Les fleuves sont les principales sources de particules fines (Jouanneau et al., 1999). 60% d'entre-elles proviendraient de la Gironde. Ces apports fluctuent de manière saisonnière, en suivant l'intensité des précipitations. Les eaux estuariennes originaires de la Gironde et de la Loire se répandent vers le nord du plateau continental où elles se retrouvent bloquées au niveau du bourrelet froid. Une grande partie de la matière en suspension est ainsi déposée sur les vasières du plateau (Castaing et al., 1999).

Hormis près des côtes, les courants de marées sont insuffisants pour remettre en suspension le sédiment et se limitent à charrier le matériel remis en suspension par les houles. Les tempêtes hivernales sont les seuls processus capables de remettre en suspension le sédiment superficiel. Elles seraient susceptibles de diviser par deux la superficie de la GV (Pinot, 1976).

Evolution à long terme des caractéristiques physico-chimiques du Golfe de Gascogne Durant les dernières décennies, des changements à grandes échelles ont été observés dans l'hydrographie et le climat du Golfe. Entre 1971 et 1998, Planque et al. (2003) ont observé une augmentation de la température de surface de plus de 0.6 $^\circ$ C. De même, Marcos and Tsimplis (2007) ont montré que le niveau moyen de la mer avait augmenté de $3.09 \pm 0.21 \mathrm{mm.an}^{-1}$ sur la période 1993-2002.

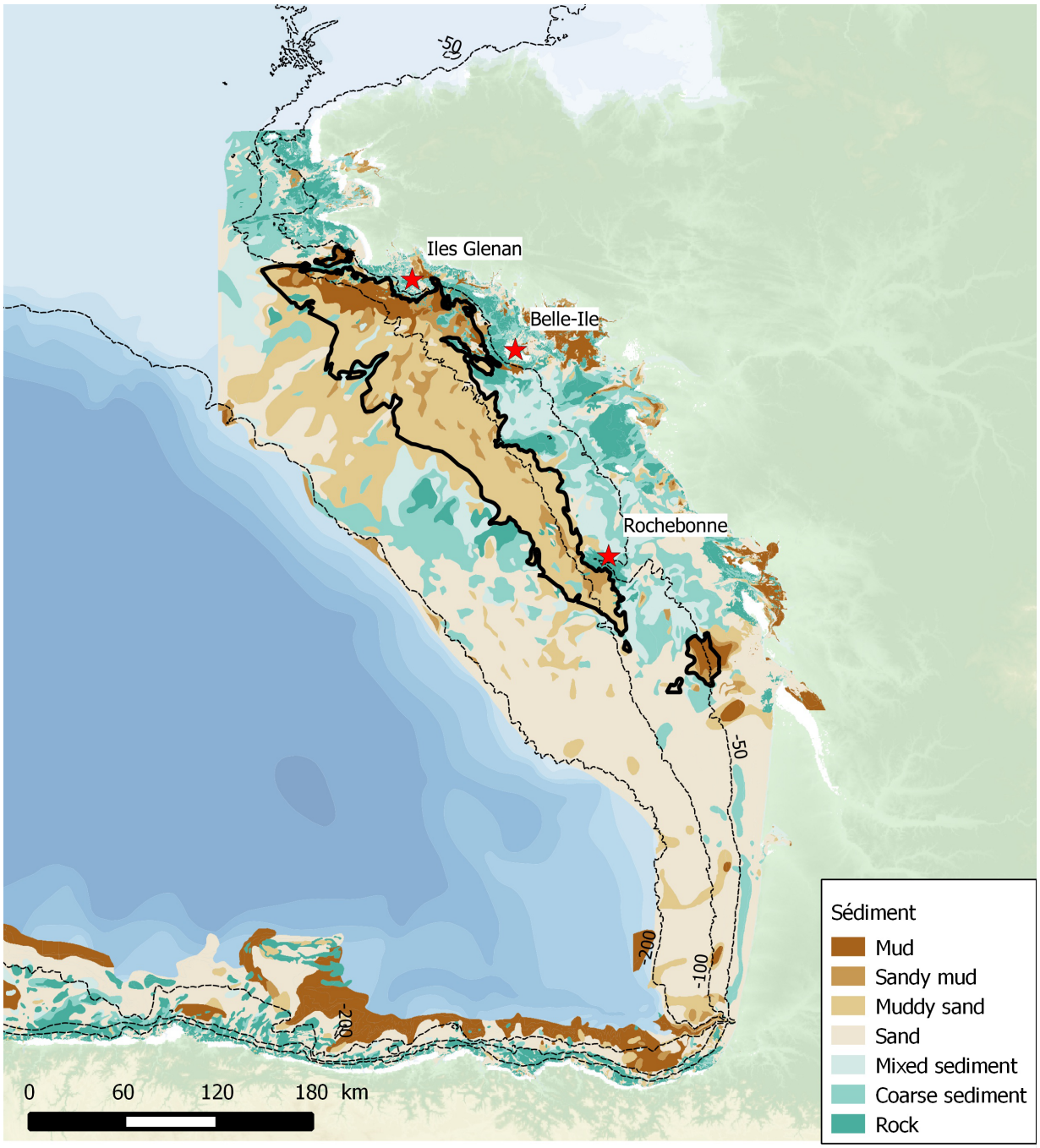


FIGURE 1.6 – Carte des types sédimentaires présents dans le Golfe de Gascogne. La "Grande Vasière" est matérialisée par le trait noir. Les isobathes 50, 100 et 200 m (bordure du plateau continental) sont représentés par les traits en pointillé.

1.5.2 Importance de la pêche au chalut de fond au sein du Golfe de Gascogne

La "Grande Vasière" représente le principal site de pêche dans le Golfe de Gascogne (figure 1.7). Les ports de Concarneau, de Lorient, de St Nazaire, des Sables d'Olonne, de La Rochelle et de La Cotinière sont les points de départs et de débarquement de la flottille langoustinière du Golfe. Sur cette zone, la pêche à la langoustine est un important secteur économique (Leblond et al., 2014). Bien qu'elle ne fasse pas partie des 10 espèces principales en terme de volumes débarqués (2700 tonnes) sur la façade Atlantique Française, en revanche, la langoustine est la troisième espèce la plus importante pour les ventes en criées, devant les baudroies et la sole commune. En effet, avec un prix au kilo de quasiment 11 euros, la pêche à la langoustine a généré un revenu brut de plus de 30 millions d'euro en 2012, soit 8% du revenu total de la façade Atlantique.

Entre la fin de la seconde guerre mondiale et jusqu'aux années 1990, l'effort de pêche a considérablement augmenté grâce aux subventions nationales et Européennes pour reconstruire et moderniser la flotte française (Mesnil, 2008). Une chute brutale du nombre de navire a eu lieu au milieu des années 90, en raison d'un programme de déclassement, de la baisse des débarquements, des prix bas et du manque de compétitivité des produits français sur le marché d'exportation. Cela n'a toutefois pas affecté l'effort de pêche qui est resté relativement stable.

La flottille langoustinière regroupe aujourd'hui environ 200 navires. Ils emploient essentiellement des chaluts jumeaux dont la maille minimale est limitée à 70 mm. La taille minimale des langoustines, fixée en 2013, est de 9 cm. Les quotas s'élèvent à 9439 tonnes pour la France. Le rapport du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 2014) constate une augmentation de la biomasse des langoustines dans le Golfe de Gascogne de 19% entre 2007-2009 et 2010. Toutefois, la mortalité reste très supérieure (40%) au rendement maximum durable. Paradoxalement, le recrutement est en baisse depuis 2006. Le Golfe de Gascogne apparait relativement singulier au regard de l'intensité du chalutage qui y est exercée par rapport aux principaux sites d'étude de la Mer du Nord. En effet, l'intensité de chalutage y est 1 à 10 fois supérieure (voir les chapitre deux, trois et quatre).

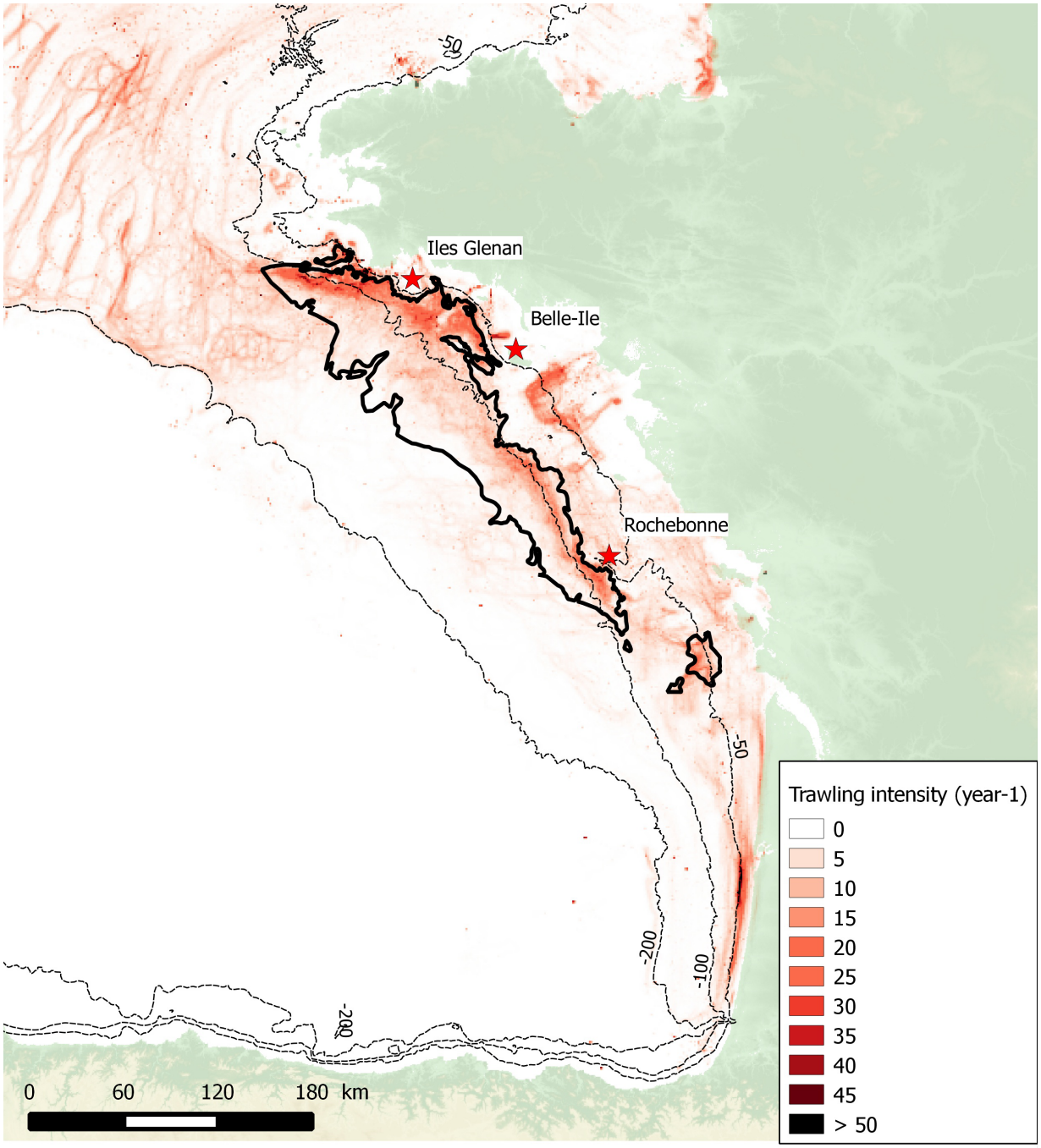


FIGURE 1.7 – Somme annuelle (2012) de l'intensité de chalutage exercée dans le Golfe de Gascogne. La "Grande Vasière" est matérialisée par le trait noir. Les isobathes 50, 100 et 200 m (bordure du plateau continental) sont représentés par les traits en pointillé.

1.5.3 La "Grande Vasière" du Golfe de Gascogne : un écosystème encore mal connu

La "Grande Vasière" (GV), occupe la partie médiane du plateau continental, le long de l'isobathe 100m (figure 1.6). Elle se prolonge sur 250 km, des îles Glénan, au nord, jusqu'au Sud-ouest du plateau de Rochebonne, au sud. Elle est large de 30km et couvre une surface d'environ 9000 km^2.

La GV forme une zone sableuse hétéroclite et mosaïquée dans laquelle le sédiment fin compte pour 25% de la masse sèche totale du sédiment (Pinot, 1976; Lesueur et al., 2001; Dubrulle et al., 2007)(plus grande étendue de sédiment fin dans le Golfe de Gascogne (75% des dépôts totaux). Sa teneur en vase et son épaisseur (jusqu'à 12 m) décroissent dans le sens Nord-Sud. Elle est caractérisée par une hydrographie (température, densité, salinité) relativement stables (Planque et al., 2004), peu altérée durant le printemps. Sur cette zone, le taux de sédimentation maximum est de 0.2 $cm.an^{-1}$ (Lesueur et al., 2001).

Les communautés mégabenthiques de la "Grande Vasière" Les premiers travaux, réalisés par Le Danois (1948) dans les années 30, ont permis de décrire le faciès de la communauté mégabenthique présente sur la "Grande Vasière" (figure 1.8). Cependant, cet auteur s'était principalement focalisé sur la bordure du plateau continental et seules quelques traines de chalut avaient été réalisées sur la GV. De plus, Le Danois (1948) n'avait pas réellement fait de véritables mesures quantitatives des abondances et de la biomasse de la mégafaune benthique. A ce jour, la structure de la communauté mégabenthique à l'échelle de la GV n'a encore jamais fait l'objet d'une véritable quantification.

Les communautés macrobenthiques de la "Grande Vasière" Glémarec (1969) est le premier auteur à avoir réellement caractérisé la macrofaune benthique de la GV à l'aide de plus de 3000 points d'échantillonnage à la drague Rallier du Baty, répartis dans les parties Nord et centrales du Golfe de Gascogne. Il avait ainsi identifié 3 grands assemblages bio-sédimentaires sur la GV (figure 1.9) :

1. les vases du Nord-Est, étaient dominées par les polychètes *Ninoe armoricana* et *Sternaspis scutata*. Suivant le taux de pélite cet assemblage pouvait être co-dominé par *Scalibregma inflatum* ou *Terebellides stroemii*. Cet assemblage était également caractérisé par des crustacés comme *Nephrops norvegicus*, *Jaxea nocturna*, *Upogebia stellata* et *Goneplax rhomboides* ;

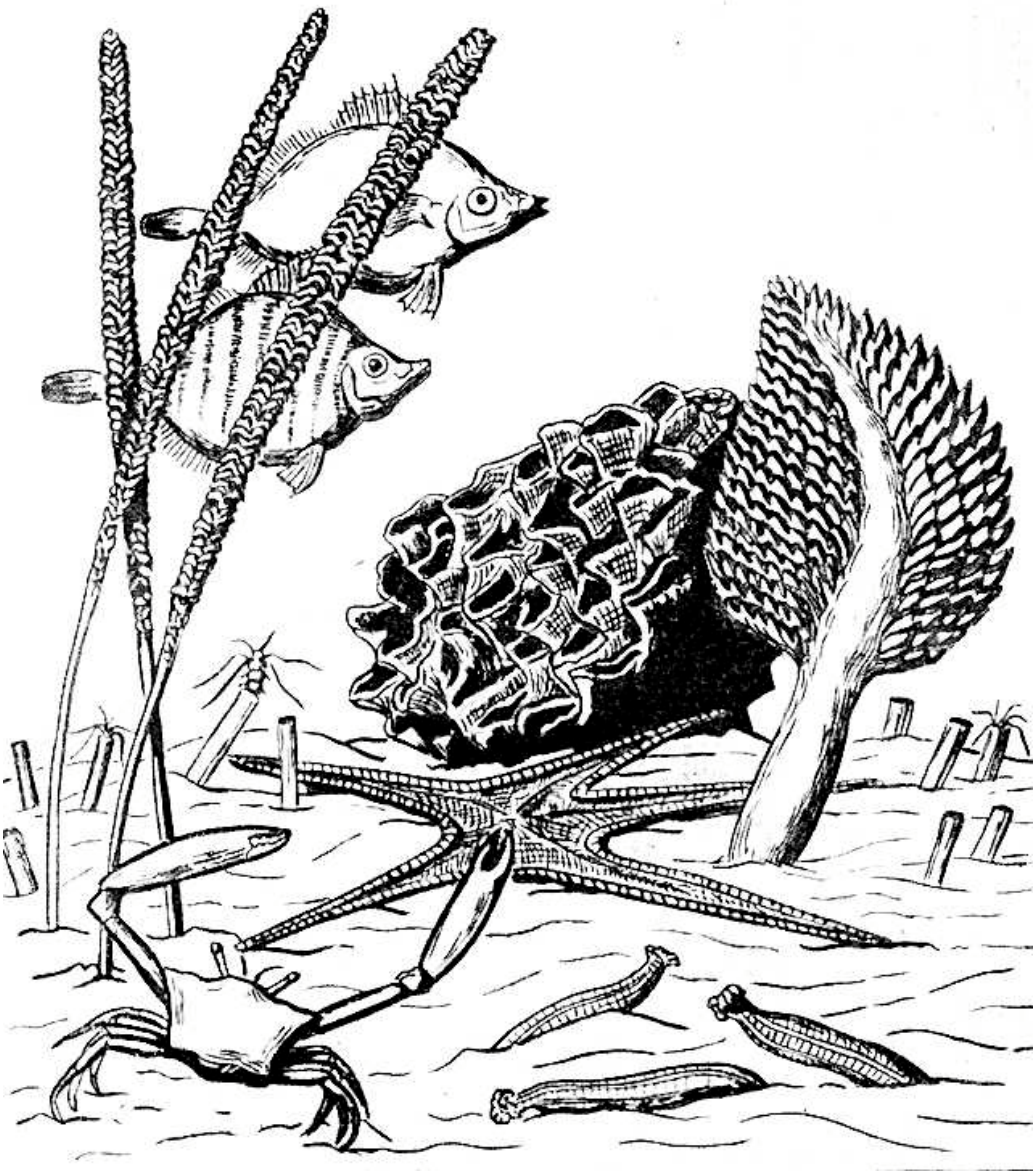


FIGURE 1.8 – Faciès biologique de la Grande Vasière décrit par Le Danois (1948) sur la base de quatre traines de chalut.

2. les vases sableuses, essentiellement localisées le long de l'isobathe 100 m étaient dominées par le bivalve *Nucula sulcata* et l'échinoderme *Brissopsis lyrifera* ;
3. les sables envasés, occupant la majeure partie de la GV, étaient dominés par les polychètes *T. stroemii* et *Auchenoplax crinita*. *Nothria britannica* pouvait également présenter des abondances élevées. Cet assemblage semblait être le plus riche et le plus diversifié.

La thèse réalisée par Le Loc'h (2004) a également contribué à la connaissance des communautés benthiques de la GV, notamment au niveau d'une zone restreinte, située au Sud-Ouest de Belle-île. Plusieurs compartiments benthiques avaient été étudiés, de la petite macrofaune jusqu'aux poissons. Cet auteur avait souligné l'importance de mener de futures études visant à étudier l'effet du chalutage sur les communautés benthiques de la GV, "*afin de garantir l'exploitation raisonnée du milieu et d'assurer la pérennité de la pêcherie bentho-démersale du plateau continental Nord Gascogne*".

Les communautés ichtyologiques de la "Grande Vasière" De nombreux travaux se sont portés sur les communautés de poissons benthiques et démersaux (Souissi et al., 2001; Poulard et al., 2003; Blanchard et al., 2004; Poulard and Blanchard, 2005; Vergnon and Blanchard, 2006). En particulier, Souissi et al. (2001) ont réalisé une cartographie de l'organisation spatiale des assemblages de poissons benthiques et démersaux ainsi que des invertébrés commerciaux dans le Golfe de Gascogne à l'aide d'une méthode multivariée spécialement développée à cette fin. Leurs résultats suggèrent que la GV est scindée en 2 assemblages. Le premier, le plus côtier était caractérisé par le tacaud (*Trisopterus minutus*). Le second assemblage, plus au large mais englobant quand même les vases Nord, était caractérisé par le gobie *Lesueurigobius friesii*, la langoustine (*Nephrops norvegicus*) et le merlu (*Merluccius merluccius*). L'impact du changement climatique sur les assemblages de poissons démersaux a également été étudié (Poulard et al., 2003; Poulard and Blanchard, 2005). Ces études ont montré une tendance à l'augmentation des abondances d'espèces ayant une une large gamme de distribution latitudinale (principalement subtropicales). A l'inverse, les abondances des espèces tempérées et des espèces présentant les aires de distribution les plus restreintes tendaient à diminuer. En particulier, Blanchard and Vandermeirsch (2005) ont montré une augmentation exponentielle des abondances du sanglier (*Capros aper*), une espèce sub-tropicale, entre 1973 et 2002. Cette espèce peut atteindre 1500 individus par traine de chalut et représente aujourd'hui une espèce dominant la communauté ichtyologique. Cette augmentation serait associée à une augmentation de la température de fond de quasiment 1 $^\circ$C durant la période de ponte (juin à août).

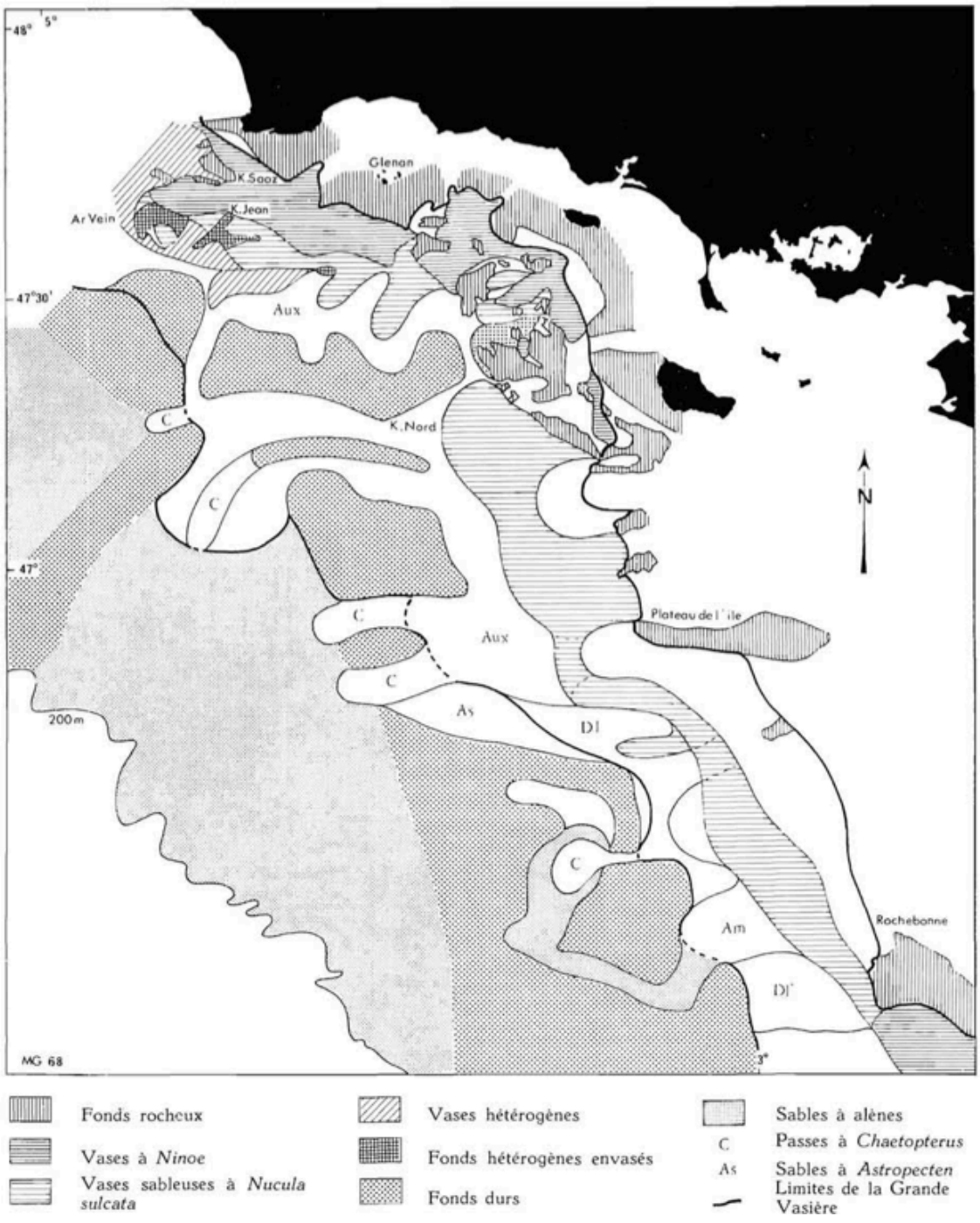


FIGURE 1.9 – Carte des entités bio-sédimentaire identifiées par Glémarec (1969).

Fonctionnement de l'écosystème benthique de la "Grande Vasière" Les études concernant le fonctionnement de l'écosystème benthique de la "Grande Vasière" se sont essentiellement focalisées sur le réseau trophique. Les premiers travaux ont été initiés par Le Loc'h and Hily (2005), sur la base d'une analyse des isotopes stables de l'azote et du carbone ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$), dans la zone centrale de la GV. Cette étude a permis d'identifier 5 groupes trophiques :

1. des suspensivores benthiques, du zooplancton et des crustacés suprabenthiques (niveau trophique proche de 2) ;
2. des déposivores (niveau trophique proche de 2,5) ;
3. un mélange de déposivores de sub-surface, de crustacés carnivores incluant les langoustines (*N. norvegicus*), la galathée (*Munida sarsi*) et les juvéniles de merlu et de polychètes carnivores (consommateurs primaires, niveau trophique proche de 3) ;
4. des espèces pélagiques et démersales (consommateurs secondaires, niveau trophique variant entre 3 et 3,7) s'alimentant sur des sources pélagiques ;
5. des top prédateurs incluant des poissons démersaux comme les adultes de merlu (*Merluccius merluccius*) ainsi que des crustacés benthiques.

De plus, l'étude de Le Loc'h and Hily (2005) a révélé des changements dans l'alimentation des langoustines et des merlus au cours de leur croissance se traduisant par des différences isotopiques entre les différentes classes de taille. Cette étude a ensuite été étendue (Le Loc'h et al., 2008), permettant une comparaison du fonctionnement trophique de la zone centrale de la GV avec celui de la marge externe. Ils n'ont ainsi observé que la macrofaune benthique de la marge externe qui était dominée par des suspensivores tandis que la zone centrale était essentiellement dominée par des déposivores de surface. Des grandes differences dans les valeurs de $\delta^{13}C$ ont été observées chez les consommateurs primaires suggérant différentes sources d'alimentation : pélagique (marge externe) et détritique (zone centrale). Lassalle et al. (2011) ont montré à l'aide d'un modèle Ecopath, que le réseau trophique du Golfe de Gascogne est contrôlé par les détritus et des contrôles de type "bottom-up".

Quel est le rôle du chalutage de fond dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème benthique de la "Grande Vasière" ? Une partie des stations échantillonnées par Glémarec (1969) a été revisitée 35 ans plus tard par Hily et al. (2008), en suivant une méthodologie similaire. Cette étude a révélé de profonds changements dans la structure bio-sédimentaire de la zone centrale de la GV. De manière générale, le nombre d'espèces par station avait augmenté entre 1966 et 2001. En particulier, le nombre d'espèces de crustacés

avait doublé alors que les abondances des échinodermes avaient été diminuées par 2. Seules 38% des espèces avaient été retrouvées dans les 2 études. Par exemple, les polychètes tubicoles *Chaetopterus variopedatus*[1] et *Ditrupa arietina* qui pouvaient parfois présenter des abondances élevées en 1966 et n'ont pas été observées en 2001. Certaines polychètes prédateurs-charognards comme *Glycera unicornis*[2], *Nephtys caeca*, *Lumbrineris impatiens* ont montré une augmentation de leurs abondances et/ ou de leur fréquence d'occurrence dans les stations revisitées. De plus, le nombre de sous-assemblages semblait avoir été réduit et la structure des communautés macrobenthiques semblait plus homogène en 35 ans d'intervalle. Les changements faunistiques constatés par Hily et al. (2008) étaient associés à des changements dans la granulométrie des stations. En effet, ils ont observé une diminution forte de la teneur en vase et une augmentation des fractions en sables fins. Hily et al. (2008) avaient suggéré que les 3 décennies de pêche au chalut séparant ces 2 études pourraient être responsables des changements observés. Cependant, ils n'avaient pas pu le démontrer faute de données historiques permettant d'estimer l'intensité de chalutage.

Malgré l'importance économique de la GV et l'intensité du chalutage, l'impact de cette activité sur les communautés benthiques n'a fait l'objet que de rares études, à petite échelle spatiale (Blanchard et al., 2004; Vergnon and Blanchard, 2006). Ces dernières suggèrent que sur la GV, la diversité spécifique et la taille des invertébrés benthiques et des poissons diminuent avec l'augmentation de la pression de pêche. Les espèces dominantes en termes d'abondances et de biomasses de la mégafaune benthique dans les zones les plus fréquemment chalutées correspondent à des carnivores opportunistes de grande taille. Il s'agit principalement de crustacés comme *Liocarcinus depurator*, *Munida rugosa* et *Nephrops norvegicus*. Les espèces fragiles y sont systématiquement exclues. Dans les zones de faible intensité de pêche, les espèces dressées ou plus fragiles comme *Alcyonium digitatum*, *Brissopsis lyrifera*, *Phaxas pellucidus*, *Pennatula phosphorea*, *Pteria hirundo* et *Virgularia mirabilis* dominent. Enfin, la structure des peuplements de poissons démersaux, à l'échelle du Golfe de Gascogne, correspondrait à un système adapté à des perturbations fréquentes (Blanchard et al., 2004). Cependant, les conclusions tirées par Blanchard et al. (2004) et Vergnon and Blanchard (2006) font encore débat. En effet leurs études souffraient d'une puissance d'échantillonnage relativement faible, avec seulement 8 stations échantillonnées dans 4 zones. De plus, les 4 zones étaient elles-mêmes inclues dans 2 rectangles statistiques CIEM utilisés pour estimer l'intensité de chalutage.

1. Anciennement *Chaetopterus sarsi*
2. Anciennement *Glycera rouxi*

1.6 Objectifs de la thèse et démarche adoptée

L'objectif général de cette thèse est de comprendre et de quantifier l'impact du chalutage sur les communautés benthiques du Golfe de Gascogne. De plus, elle vise à accroitre les connaissances sur les communautés benthiques ainsi que sur le fonctionnement de cette zone. Pour répondre à cet objectif, cette thèse est conduite sur la "Grande Vasière", le principal site de pêche du Golfe de Gascogne. Des approches complémentaires ont été mises en œuvre. Elles intègrent différentes échelles spatiales, plusieurs composantes de l'écosystème benthique ainsi que différentes méthodes d'estimation de la biodiversité : taxonomique et fonctionnelle.

Le deuxième chapitre étudie la structure de la communauté mégabenthique à l'échelle de la GV et détermine les facteurs régissant cette organisation.

Le troisième chapitre se focalise sur les effets du chalutage sur les communautés macro et mégabenthiques, dans une zone restreinte de la GV, présentant un habitat homogène mais un gradient marqué d'intensité de chalutage.

Le quatrième chapitre, également conduit à petite échelle spatiale, vise à étudier l'effet du chalutage sur la diversité fonctionnelle des communautés macro- et méga-benthiques. Il a également pour objectif de caractériser la vulnérabilité des organismes au regard de leurs traits biologiques.

Diversité structurelle

Chapitre II.

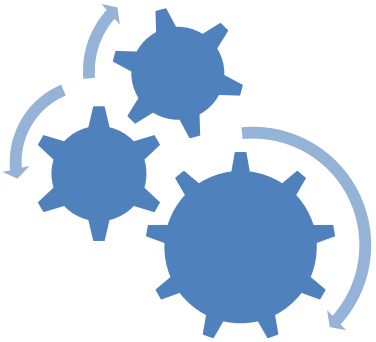
Communauté méga-benthique de la "Grande Vasière" et facteurs de structuration. Quelle est l'empreinte du chalutage ?

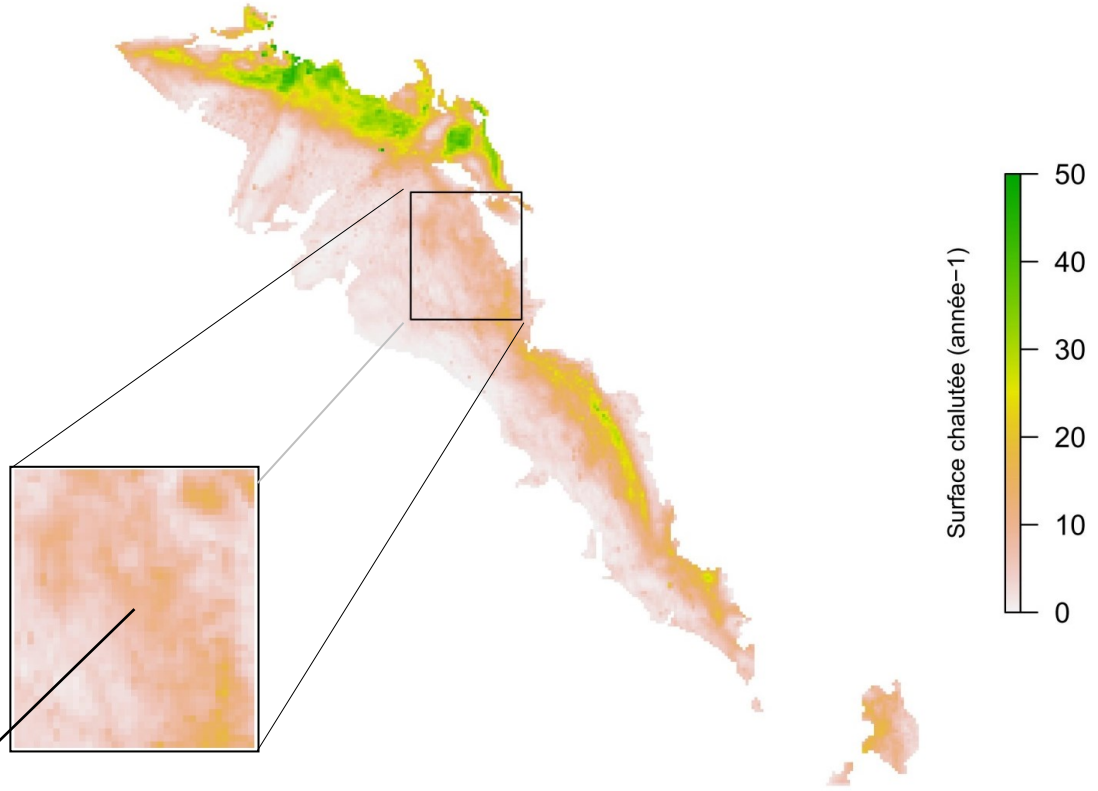
- Description de l'habitat benthique
- Structure de la communauté méga-benthique
- Facteurs de structuration

Chapitre III.

Effet du chalutage sur la diversité structurelle à petite échelle spatiale

- Effet du chalutage sur les caractéristiques sédimentaires
- Effet du chalutage sur les communautés macro- et méga-benthiques : rôle des modifications de l'habitat?





Diversité fonctionnelle

Chapitre IV.

Effet du chalutage sur le fonctionnement de l'écosystème benthique

- Analyse des traits biologiques de la macro et de la mégafaune
- Indices de diversité fonctionnelle et groupes fonctionnels

Le deuxième chapitre de cette thèse a pour objectif de positionner la "Grande Vasière" du Golfe de Gascogne dans son contexte hydrologique et sédimentaire, dans son contexte de perturbation anthropique ainsi que dans son contexte faunistique. Dans un premier temps, nous nous appuieront sur un vaste jeu de données, comprenant des sorties du modèle Mars 3d ainsi que sur des données VMS afin de caractériser l'habitat benthique de la "Grande Vasière" d'un point de vu abiotique (**H1**).

Dans un second temps, la "Grande Vasière" sera caractérisée d'un point de vue biotique. Nous nous intéresserons ainsi à la structure des communautés d'invertébrés méga-benthiques (**H2**), collectés durant 3 années au cours du programme d'évaluation du stock de langoustine LANGOLF. En effet, la structure des communautés méga-benthiques de la "Grande Vasière" reste encore largement méconnue et ce, en dépit de la longue histoire liée à l'activité de pêche dans le Golfe de Gascogne.

Enfin, nous tenterons de déterminer quels sont les facteurs naturels (température, salinité, sédiment, etc) et anthropiques (intensité du chalutage) responsables de la structure des communautés méga-benthiques (**H3**).

H1. Les caractéristiques abiotiques de la "Grande Vasière" du Golfe de Gascogne ne sont pas distribuées de manière homogène. L'habitat benthique ainsi que l'intensité de chalutage présentent des gradients marqués sur sa surface ;

H2. Les communautés méga-benthiques ne représentent pas une entité homogène mais se distribuent en assemblages faunistiques au sein de la "Grande Vasière" ;

H3. La structure des communautés méga-benthiques est façonnée par les caractéristiques environnementales et par l'activité de pêche au chalut de fond.

Chapitre II

Communautés méga-benthiques de la "Grande Vasière" et facteurs de structuration. Quelle est l'empreinte du chalutage ?

2.1 Introduction

Benthic environments are exposed to a great variety of disturbance (Gray, 1997). Among anthropogenic disruptions, trawling is assumed to be one of the most destructive fishing methods (Collie et al., 2000). Indeed, by ploughing the seabed, bottom-trawling alters the benthic habitat. For instance, it could remove the biogenic structures and homogenize the topography over large scales (Kaiser and Spence, 2002; Thrush et al., 2006, 2001). By resuspending the superficial sediment, bottom-trawling could increase the local turbidity and release buried nutrients and pollutants (Bradshaw et al., 2012; Mengual et al., 2016; Palanques et al., 2001). It could also impact sediment properties and biogeochemical processes at the sediment-water interface (Sciberras et al., 2016; Trimmer et al., 2005). As all extensive fishing method, bottom-trawling is likely to overexploit stocks of target species (Pauly, 2008). For instance, a study performed by Thurstan et al. (2010) has estimated that landings per unit of fishing power has been reduced by 94% between 1889 and 2007 in England and Whales. Overexploitation may decrease the mean trophic level (Pauly, 2008), change the size structure of exploited populations and affect their reproductive capacity (Jorgensen et al., 2007; Policansky and Magnuson, 1998). Bottom-trawling may also impact non-targeted species. Generally, sessile species, species with a long life cycle and /or filter-feeding species are the most vulnerable (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). Conversely, small species with short life cycles, mobile species, as well as opportunistic predators and/or scavengers could be less affected.

Trawling-induced habitat modifications as well as trawling impacts on targeted and non-targeted species could decrease the diversity and biomass (Hiddink et al., 2006; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b) and might modify the taxonomic composition of benthic communities (Buhl-Mortensen et al., 2016; Frid et al., 2000; Kaiser et al., 2000; Mangano et al., 2014). Several authors also suggested that bottom-trawling alters the functional traits composition of the benthic communities (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006) and affects ecosystem processes such as secondary production (Hiddink et al., 2006; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b). Despite evidences of adverse impacts of trawling on benthic communities, some studies have reported a relatively weak or non-significant effect. For instance, a study performed by Moritz et al. (2015) in the shrimp fishery of the Gulf of St Lawrence (Canada) did not detect any significant effect of trawling on the specific richness. They observed a positive relationship between the megabenthic biomass and the trawling intensity but this pattern could be an artifact of fisher's behavior since

most of the megabenthic biomass was composed by the commercial shrimp *Pandalus borealis*. They also observed a significant but weak relationship between the taxonomic composition of the megabenthic community at the scale of the fishing grounds. This investigation -among others- raises the difficulty to draw a general pattern, transposable to all fisheries. Indeed, a growing body literature suggests that the response of benthic communities to trawling varies according to the habitat and especially depending on the magnitude of the natural sources of disruptions (Diesing et al., 2013; Hiddink et al., 2006; van Denderen et al., 2015a). For instance, a study performed by van Denderen et al. (2015a) on the macrofauna of 8 areas of the North Sea and Irish Sea showed a similar traits composition in areas exposed to high levels of natural disruptions compared to areas exposed to a high trawling intensity. They suggested that both sources of disruptions have a similar impact on benthic communities. Hence, the impact of trawling may be not-detectable in naturally disturbed areas. Consequently, a specific examination of trawling impacts should be performed in each fishery. Investigations conducted so far encompassed a broad range of sites but some particular areas have been extensively surveyed, especially the North Sea (e.g. Jennings et al., 2001a; Tillin et al., 2006) and the Irish Sea (e.g. Hinz et al., 2009; Kaiser and Spencer, 1996).

Similarly to the North Sea and the Irish Sea, the Bay of Biscay hosts a very large Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) and hake (*Merluccius merluccius*) fishing ground which started 90 years ago. Today, this activity is represented by almost 300 otter-trawlers and generates over 30 million euros for a landed biomass equivalent to 2175 tonnes for *Nephrops* (Leblond et al., 2014). The main fishing ground is located in the northern part of the Bay of Biscay, on sandy muddy sediment, and called the "Grande Vasière" (hereafter GV). Despite of the fishing importance of this circalittoral part of the continental shelf, the benthic communities of the GV remained poorly known. Only Glémarec (1969) addressed this issue at the GV scale, using a semi-quantitative dredge, and mapped benthic macrofaunal assemblages according to sediment characteristics and depth. A restricted part of his sampling stations has been revisited in early 2000 by Hily et al. (2008). The first investigation dedicated to assess the trawling impact in this area has been performed on the megabenthic community (invertebrates > 10 mm) by Blanchard et al. (2004) and Vergnon and Blanchard (2006). However, the sampling design of this study was based on only 8 hauls and 2 areas.

The aim of the present study was to describe the megabenthic community of the GV and to infer the effect of the trawling pressure from its characteristics. It was based on (i) a three years survey that covered the entire ecosystem and (ii) a fine-scale spatial resolution of the trawling pressure provided by the data and post-treatments of vessel monitoring system (VMS). For

this purpose, we followed three steps. First, the abiotic environmental context and the trawling pressure were spatially determined. Second, the megabenthic community was characterised. Third, its structure and characteristics were considered with regard to the abiotic context and the trawling intensity.

2.2 Material & Methods

2.2.1 Studied area

The present study was performed in the northern part of the continental shelf of the Bay of Biscay (French Atlantic coast, figure 2.10). An important bentho-demersal fishery takes place in this area. Main target species are hake (*Merluccius merluccius*), sole (*Solea solea*) and Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). These species are mostly caught using twin otter-trawls that constitute 70% of the gears used along the French Atlantic coast (Leblond et al., 2014). It specifically covered the "Grande Vasière" area (GV).

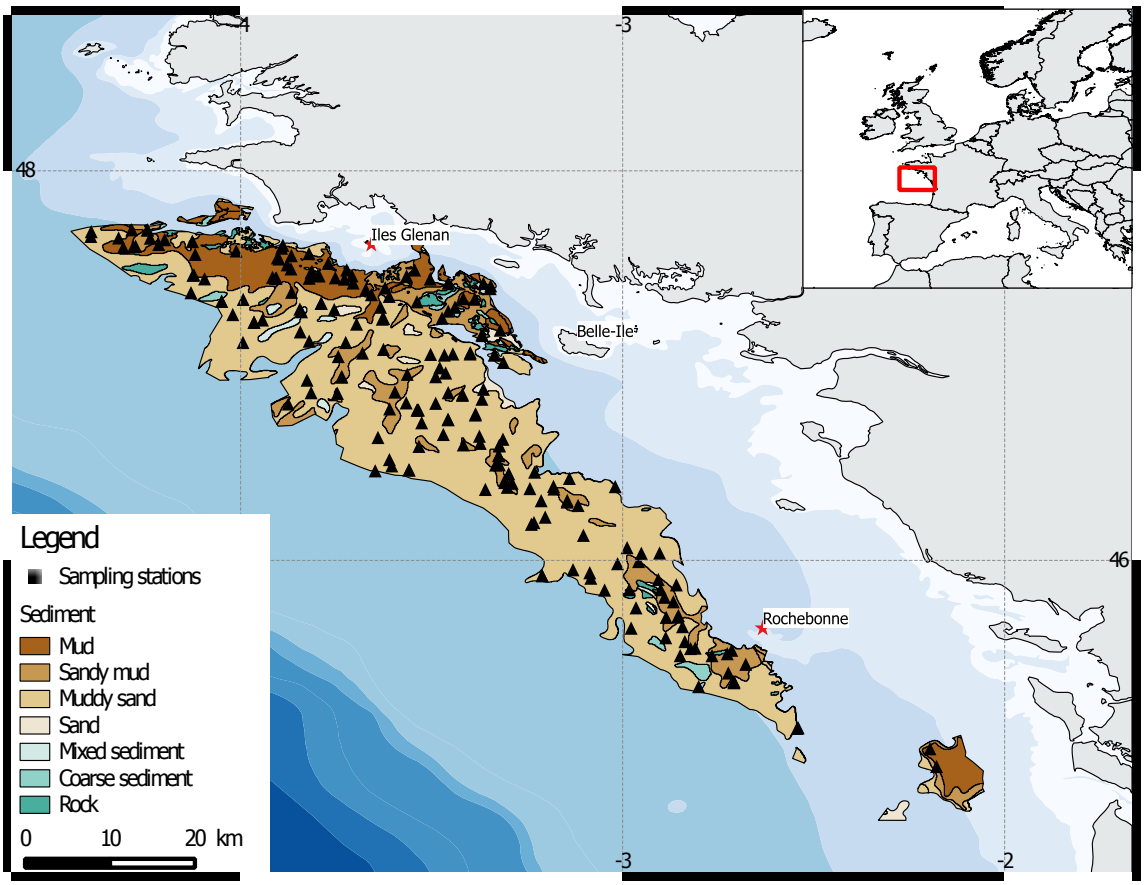


FIGURE 2.10 – Distribution of sampling stations (black triangles) in the "Grande Vasière" of the northern Bay of Biscay (French Atlantic coast).

It is composed of soft sediments (mainly muddy-sands, Dubrulle et al., 2007; Lesueur et al., 2001). It extends over 250 km along the 100 m isobath (from the Glenan Islands until the Rochebonne shelf) and is 30 km wide (8774 km^2 surface). The GV has been fished for more than 90 years (Pérotin, 1911; Roché, 1892) and currently exhibits strong gradients of trawling effort.

Benthic megafauna samples have been collected from 3 fisheries survey "LANGOLF" that aimed at evaluating the Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) population. Benthic surveys have been conducted yearly in May from 2011 to 2013. A total of 203 sampling stations have been selected over the GV (from 64 to 72 points every year). Selection of sampling stations has been based on a randomly stratified strategy from a sedimentary map of the GV established by Bouysse et al. (1986).

2.2.2 Environmental characteristics

Depth was measured on-board. Several environmental characteristics have been extracted from outputs of the Mars-3d model (Lazure and Dumas, 2008) : the absolute speed of the bottom current, the bottom temperature and the bottom salinity, as well as the chlorophyll a concentration. These data corresponded to maps of the environmental characteristics over the Bay of Biscay that has been restricted to the GV area for the present study. One map per hour was available since the 1^{th} January 2011 (current, temperature, salinity) or since the 1^{th} January 2012 (chlorophyll a concentration). Each map has a 2.5 km resolution (current, temperature, salinity) or a 4 km resolution (chlorophyll a concentration). In order to reduce the time for computation, only one map per day since the 1^{th} January 2011 or since the 1^{th} January 2012 and until the end of 2013 has been used. Mean values of environmental characteristics within each cell have been calculated on a yearly basis. Finally, cells whose geographic locations corresponded to our sampling stations have been attributed to each station.

Sedimentary characteristics were obtained from Vasquez et al. (2015). These data represented a compilation of historical sedimentary maps (e.g. Chassé, 1976) and aggregated by homogeneized sediment classes. Sediment classes that corresponded to our sampling stations have been extracted and assigned to each station. Because trawling can't be performed on rocks, when sampling stations fell on rocky substrates we attributed the values of neighbour sediments.

2.2.3 Trawling intensity

VMS (Vessel Monitoring System) data from 2011 to 2013 were used to assess the trawling intensity. They were obtained from the French Maritime Fisheries and Aquaculture Directorate (DPMA). These data included several navigation characteristics (e.g. localization, speed and direction) recorded every hour for all European vessels longer that 12 m (EC Council Regulation No. 1224/2009 of November 20, 2009). A filter has been applied on raw data in order to only conserve (i) vessels that used benthic towed gears (mostly twin and single otter-trawls) and (ii) vessels that were fishing. Vessels with a mean speed between 2 consecutive points ranging from more than 0 to 4.5 knots as well as to an elapsed time between two successive points lower than 6h were considered as fishing. Algorithms based on spline interpolations were employed to reconstruct fishing tracks. These algorithms were developed during the Benthis project (Hintzen et al., 2012). They mainly used the VMS tool package in R statistical software (R Core Team, 2013). The surface swept by each vessel has been estimated by multiplying the tracks length by the distance between trawl doors (Eigaard et al., 2015). It has been reported on a 1' x 1' resolution grid. For each cell of this grid, values have been converted to the amount (km^2) of each cell (km^2) that has been daily swept. Cells that corresponded to our sampling stations were extracted from this dataset. We used the sum of swept area per year and expressed in $year^{-1}$ to assess the trawling intensity. A value of 2 $year^{-1}$ means that a $1-km^2$ area has been fished twice in one year. The sum of the swept area has been selected instead of the trawling frequency (i.e. number of days of trawling per year and per cell) since the swept area is the most common variable used in similar studies. A preliminary analysis revealed a strong correlation between these two metrics (trawling frequency = 1.34 × swept area ; R^2=0.92 ; p-value <0.001).

2.2.4 Biological sampling

For each sampling station, a twin *Nephrops* otter-trawl has been used to collect the mega-benthic species. Each one of the 2 trawls had a 2m horizontal opening and a 40mm cod-end stretched mesh size. One 30 minutes haul at 4 knots speed has been performed per station. Organisms caught were directly frozen on board (-20 °C) before species identification, counting and weighting (fresh weight with 1 g accuracy) in the laboratory. Species abundance and their biomass were standardized by the surface swept during each haul. In order to focus on organisms closely linked to the benthic environment, we only considered species with a relatively low mobility. Hence, cephalopods and fish species were excluded from the biological dataset. Moreover, epibionts and commensal symbiotic species (i.e. *Scalpellum scalpellum*, *Pteria hirundo*, *Adamsia*

carciniopados, *Calliactis parasitica*) as well as colonial species were not conserved because of the difficulty to properly estimate their abundance and biomass.

2.2.5 Data analysis

Mean values of environmental characteristics per year have been mapped at the GV scale. Then, correlations between environmental characteristics have been assessed via a Spearman's correlation test. The distribution of the trawling intensity has also been mapped. The relationship between the trawling intensity and the sediment classes has been assessed via a Kruskal-Wallis' test, followed by a multiple comparison test (Bonferonni's correction on the p-values). The relative abundance and biomass of each species, as well as their relative occurrence (i.e. the number of stations where a given species has been observed over the total number of sampling stations) have been calculated as the main features of the megabenthic community. Then, the megabenthic community assemblages has been analyzed via a K-means partitioning (1000 iterations and 1000 random starts, algorithm according to Hartigan and Wong, 1979) performed on Hellinger-transformed abundance data. In order to reduce the noise due to rare species, species contributing to less than 0.01% of the abundances have not been considered in the partitioning. The best solution in term of number of clusters of stations has been assessed using the "Simple Structure Index" criterion (Dolnicar et al., 1999).A Permutational Multivariate Analysis of Variance (1000 random iterations) using the Euclidean distance on previously Hellinger-transformed abundance data of species contributing to more than 0.01% of the abundance, has been used to compare the multivariate specific composition between clusters. Then, several univariate descriptors have been assessed for each cluster of stations : the species richness (number of species / station), the abundance (number of individuals.1000 m^{-2}) and the total biomass (weight mass g.1000m^{-2}), the Shannon's diversity index and the Pielou's evenness, Statistical differences of univariate descriptors between clusters have been tested using Kruskal-Wallis' tests, followed by multiple comparison tests (Bonferonni's correction on the p-values). Relationships between the multivariate community structure and the environmental characteristics as well as the trawling effort have been described by superimposing the environmental characteristics and the trawling effort over a non-metric multidimensional scaling plot (nMDS ; Hellinger-transformed abundance of species contributing to more than 0.01% of the abundance). The superimposition of the environmental characteristics and of the trawling effort on the nMDS has been performed following the "envfit" procedure of the vegan package. This procedure searches the direction of the multidimensional space that maximizes the correlation

(linear relation) with the explanatory variables (here environment and trawling). The strengths of the correlation and the direction of the maximal correlation were represented by arrows on the nMDS plot. Then, the differences in the environmental characteristics and in the trawling effort between clusters have been assessed via Kruskal-Wallis' test and a multiple comparison test.

2.3 Results

2.3.1 Environmental characteristics of the "Grande Vasière"

Outputs from the Mars 3d model revealed weak fluctuations of the salinity, current speed and chlorophyll a concentration at the GV surface. Indeed, salinity ranged between 35.3 and 35.8 psu (mean values equivalent to 35.7 ± 0.1 psu), whereas current speed ranged between 0.04 and 0.17 m.s^{-1} (0.10 ± 0.02m.s^{-1}) and chlorophyll a concentration varied between 0.1 and 0.8 μg.l^{-1} ($0.20 \pm 0.08\mu$g.l^{-1}). Temperature ranged between 12.0 and 13.98 $^\circ$C for a mean value equivalent to 12.5 ± 0.3 $^\circ$C at the GV surface.

Finally, depth ranged from 47 m until 134 m with a mean value equivalent to 106 ± 16 m.

Salinity and current speed increased with depth (figure 2.11, Spearman's correlation coefficient = 0.93 and 0.74) whereas chlorophyll a concentration decreased with depth (figure 2.11, Spearman's correlation coefficient = -0.41). Temperature decreased from the Southern part of the GV towards the northern part of the GV.

2.3.2 Trawling intensity at the GV scale

The trawling intensity was equivalent to 9.6 ± 7.8year^{-1} and presented a large range, between 0.1 and 40.4 year^{-1}. It increased from 50 m until 80 m before decreasing (figure 2.12). It was significantly higher in muds and sandy mud and lower in muddy sands though this type of sediment is largely dominant in the GV (figure 2.13), the other types of substrates (sands, coarse sands...) being poorly represented.

2.3.3 General characteristics of the megabenthic community

During the 3 surveys, 105 taxons were identified. Their numbers varied annually between 66 and 77 but only 41 species were common each year. Species richness, diversity and evenness displayed relatively small fluctuations between the sampling stations. Indeed, species richness

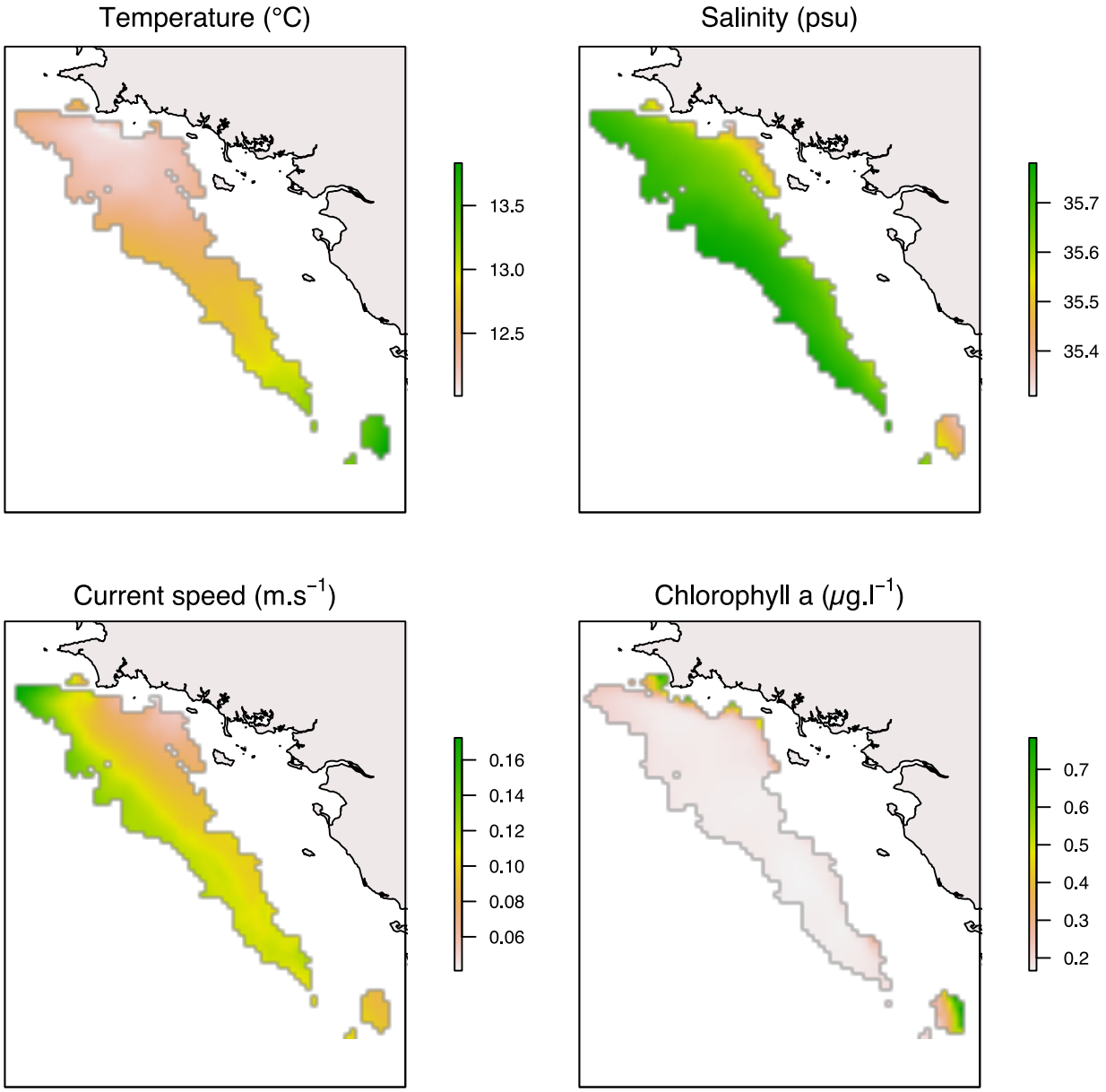


FIGURE 2.11 – Distribution of the environmental characteristics within the "Grande Vasière" of the Bay of Biscay. Environmental characteristics result from the Mars 3d model and correspond to mean values for the years 2011 to 2013 (temperature, salinity, current speed) and for 2012 to 2013 (chlorophyll a).

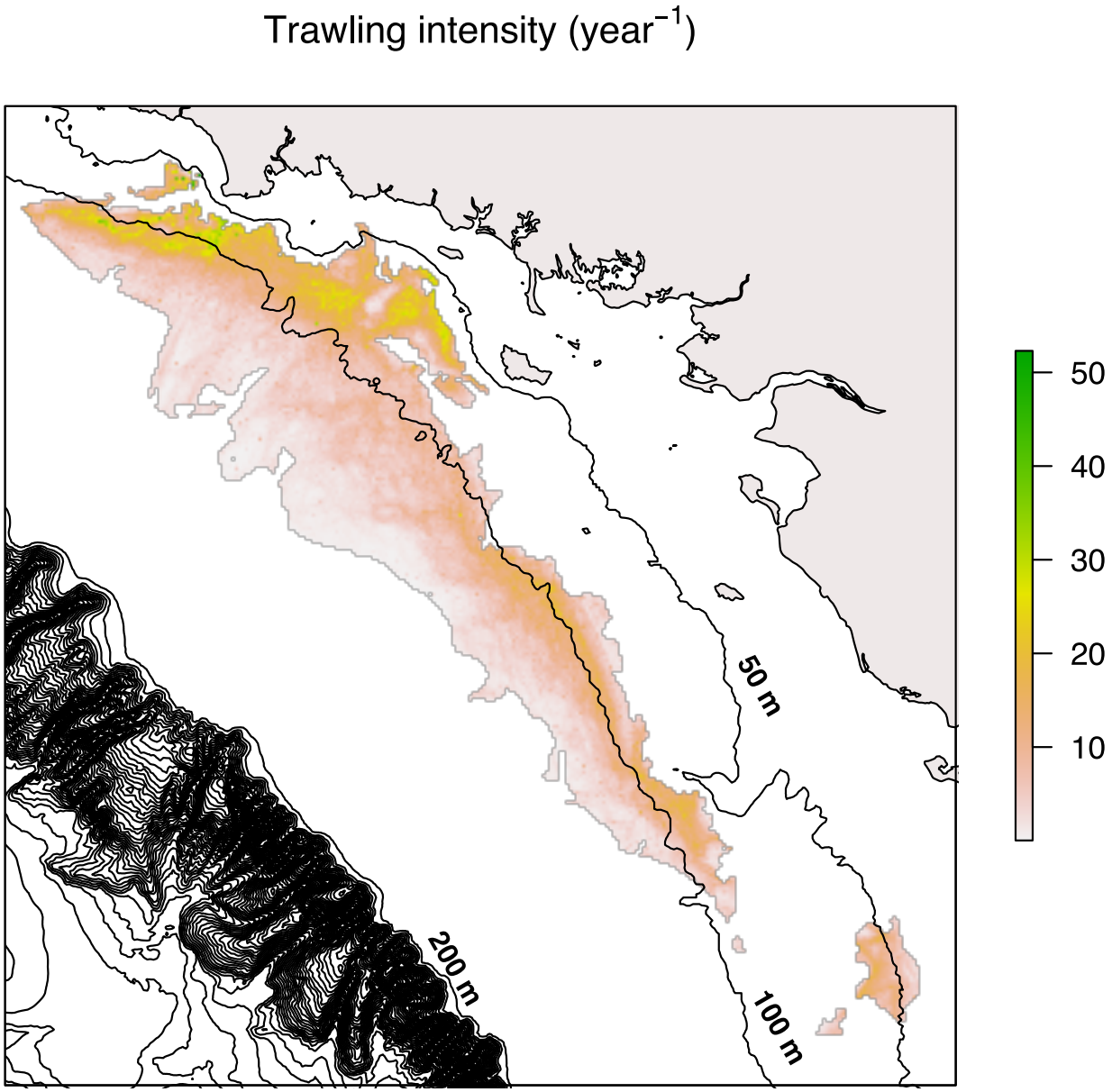


FIGURE 2.12 – Trawling intensity. Annual sum averaged between 2011 and 2013.

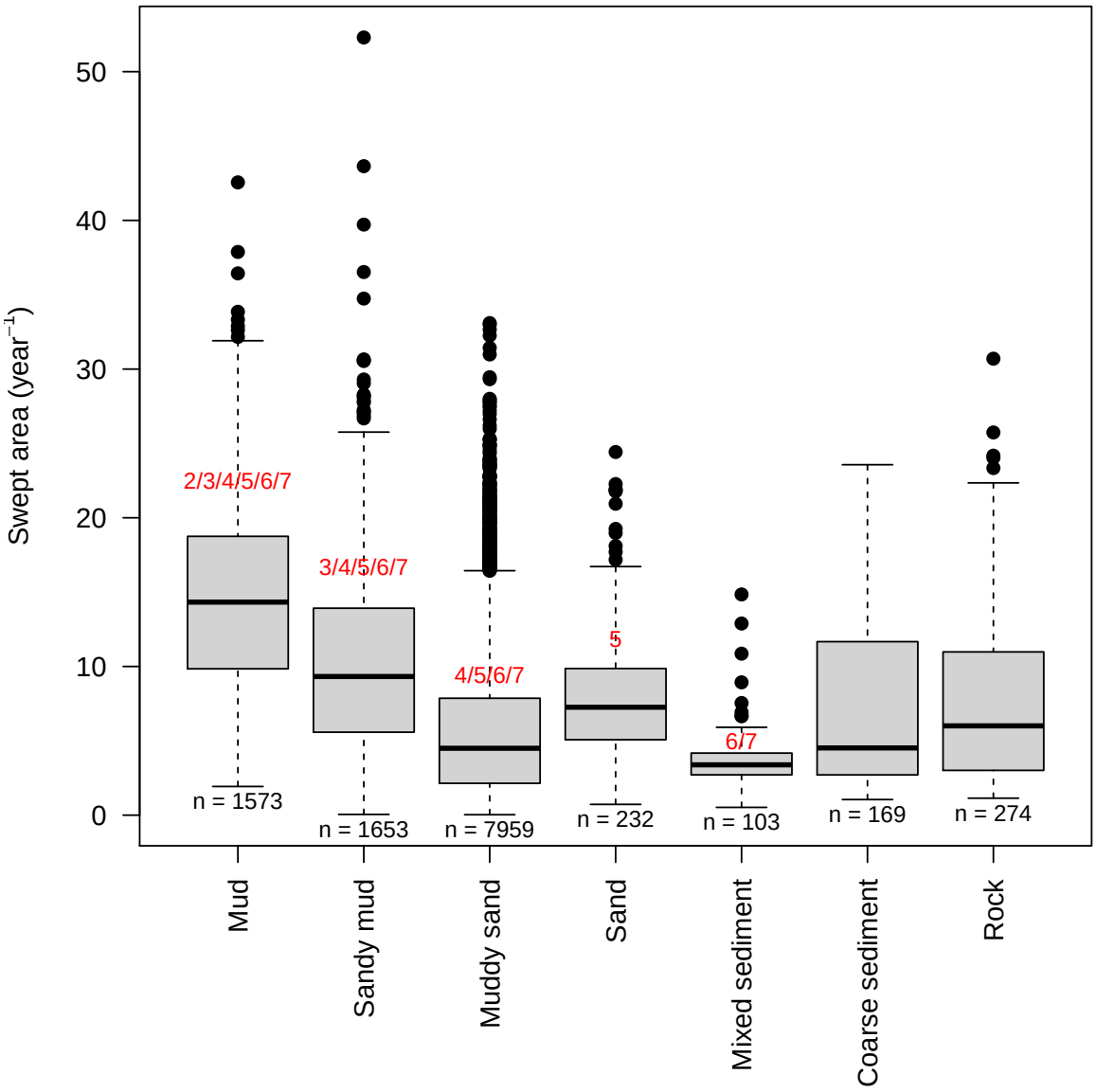


FIGURE 2.13 – Relationships between the mean trawling intensity and the sediment classes at the "Grande Vasière" scale,assessed via multiple comparison tests (Bonferonni's correction on p-values) after a Kruskal-Wallis' test. Numbers above each box indicate significant differences between sediment classes (i.e. "2" means that there is a significant difference with sandy mud).

varied around 10 ± 4 species whereas diversity and evenness varied around 1.56 ± 0.53 and 0.71 ± 0.19, respectively. Abundances and biomass showed a greater variability between the sampling stations, 2.3 ± 2.8ind.1000m^{-2} and 31.1 ± 28.0g.1000m^{-2}, respectively.

The megabenthic invertebrates community was clearly dominated by Arthropods that contributed to more than 97% of the abundance and biomass. They were observed in all stations. Specifically, *Nephrops norvegicus* and *Munida* spp. contributed to respectively 69 and 20% of the abundances and 77 and 12% of the biomass (Table 2.1). They were collected in 94 and 84% of the stations, respectively. To some extent, the megabenthic community was also characterized by echinoderms (around 2% of the abundance and biomass) such as the crinoid *Leptometra celtica*, the starfish *Astropecten irregularis* and the urchin *Brissopsis lyrifera*. Several annelids (*Sternaspis scutata* and *Aphrodita aculeata*), cnidarians (*Funiculina quadrangularis*, *Pennatula phosphorea*, *Pteroeides griseum* and *Alcyonium glomeratum*), molluscs (*Turritella communis* and *Scaphander lignarius*) and sponges have also been observed. Nevertheless, each of them contributed to less than 0.3% of the abundance and biomass.

TABLE 2.1: Taxonomic composition of the "Grande Vasière" megabenthic community. Ab. = relative abundances (%), Biom = relative biomass (%) and Occ. = relative occurrence (%) of species in the "Grande Vasière". The cluster for which each species exhibited the maximum values of abundance is also indicated ("Clust.").

Species	**Code**	**Ab.**	**Biom.**	**Occ.**	**Phylum**	**Clust.**
Nephrops norvegicus	Nephnor	69.25	77.04	94	Arthropoda	1
Munida spp.	Munispp	20.19	11.91	84	Arthropoda	2
Crangon allmanni	Cranall	2.22	0.17	69	Arthropoda	1
Solenocera membranacea	Solemem	1.63	0.38	50	Arthropoda	1
Liocarcinus depurator	Liocdep	1.33	1.09	78	Arthropoda	1
Leptometra celtica	Leptcel	0.97	0.09	12	Echinodermata	3
Chlorotocus crassicornis	Chlocra	0.67	0.11	63	Arthropoda	1
Processa canaliculata	Proccan	0.47	0.06	33	Arthropoda	1
Astropecten irregularis	Astrirr	0.43	0.21	64	Echinodermata	3
Dichelopandalus bonnieri	Dichbon	0.25	0.04	18	Arthropoda	3
Plesionika heterocarpus	Pleshet	0.24	0.05	21	Arthropoda	3
Goneplax rhomboides	Gonerho	0.21	0.1	26	Arthropoda	1
Brissopsis lyrifera	Brislyr	0.2	0.29	22	Echinodermata	3
Alpheus glaber	Alphgla	0.18	0.02	34	Arthropoda	1
Sternaspis scutata	Sterscu	0.17	0.02	13	Annelida	1
Cancer pagurus	Cancpag	0.16	6.08	59	Arthropoda	2
Pagurus prideaux	Pagupri	0.15	0.08	24	Arthropoda	1

Neopycnodonte cochlear	Neopcoc	0.12	0.06	2	Mollusca	1
Macropodia tenuirostris	Macrten	0.1	0.01	38	Arthropoda	3
Ophiura ophiura	Ophioph	0.09	0.04	13	Echinodermata	3
Aphrodita aculeata	Aphracu	0.08	0.14	22	Annelida	3
Alcyonium glomeratum	Alcyglo	0.07	0.03	23	Cnidaria	3
Funiculina quadrangularis	Funiqua	0.07	0.02	16	Cnidaria	3
Pontophilus spinosus	Pontspi	0.06	< 0.01	24	Arthropoda	3
Pennatula phosphorea	Pennpho	0.06	0.01	17	Cnidaria	3
Asterias rubens	Asterub	0.06	0.04	14	Echinodermata	3
Luidia ciliaris	Luidcil	0.05	0.42	25	Echinodermata	3
Liocarcinus holsatus	Liochol	0.05	0.06	10	Arthropoda	3
Pteroeides griseum	Ptergri	0.05	0.06	10	Cnidaria	3
Pagurus bernhardus	Paguber	0.04	0.04	5	Arthropoda	1
Turritella communis	Turrcom	0.04	< 0.01	7	Mollusca	1
Macropipus tuberculatus	Macrtub	0.04	0.03	18	Arthropoda	3
Macropodia spp.	Macr	0.03	< 0.01	11	Arthropoda	3
Scaphander lignarius	Scaplig	0.02	0.02	7	Mollusca	3
Annelida	Anne	0.02	< 0.01	11	Annelida	3
Polybius henslowii	Polyhen	0.02	0.02	2	Arthropoda	3
Stichastrella rosea	Sticros	0.02	0.03	10	Echinodermata	3
Marthasterias glacialis	Martgla	0.02	0.16	10	Echinodermata	3
Leptopentacta elongata	Leptelo	0.01	< 0.01	2	Echinodermata	3
Venus casina	Venucas	0.01	0.04	2	Mollusca	3
Parastichopus regalis	Parareg	0.01	0.28	9	Echinodermata	3
Ophiuroidea	Ophi	0.01	< 0.01	< 0.01	Echinodermata	1
Maja squinado	Majasqu	0.01	0.49	8	Arthropoda	1
Hyalinoecia tubicola	Hyaltub	0.01	< 0.01	2	Annelida	3
Others (n=63)	-	0.35	0.08	-	Various	-

Structure of the megabenthic community

K-means partitioning performed on Hellinger-transformed abundances of species allowed the distinction of 3 clusters of stations (Figure 2.14) that displayed a significant multivariate composition (Permanova, p-value <0.001). Clusters characteristics are summarized in the Table 2 and clusters for which each species exhibited the highest abundance are indicated in the table 3.6.

The first cluster discriminated 122 stations. It displayed the highest species richness (12 ± 4 species per station) and the highest biomass (336.6 ± 305.6g.1000m^{-2}). Cluster 1 also exhibited relatively high abundances (23.3 ± 22.6ind.1000m^{-2}). Conversely, this cluster showed the lowest diversity (0.8 ± 0.5) and evenness values (0.3 ± 0.2). The highest abundance of *N. norvegicus*

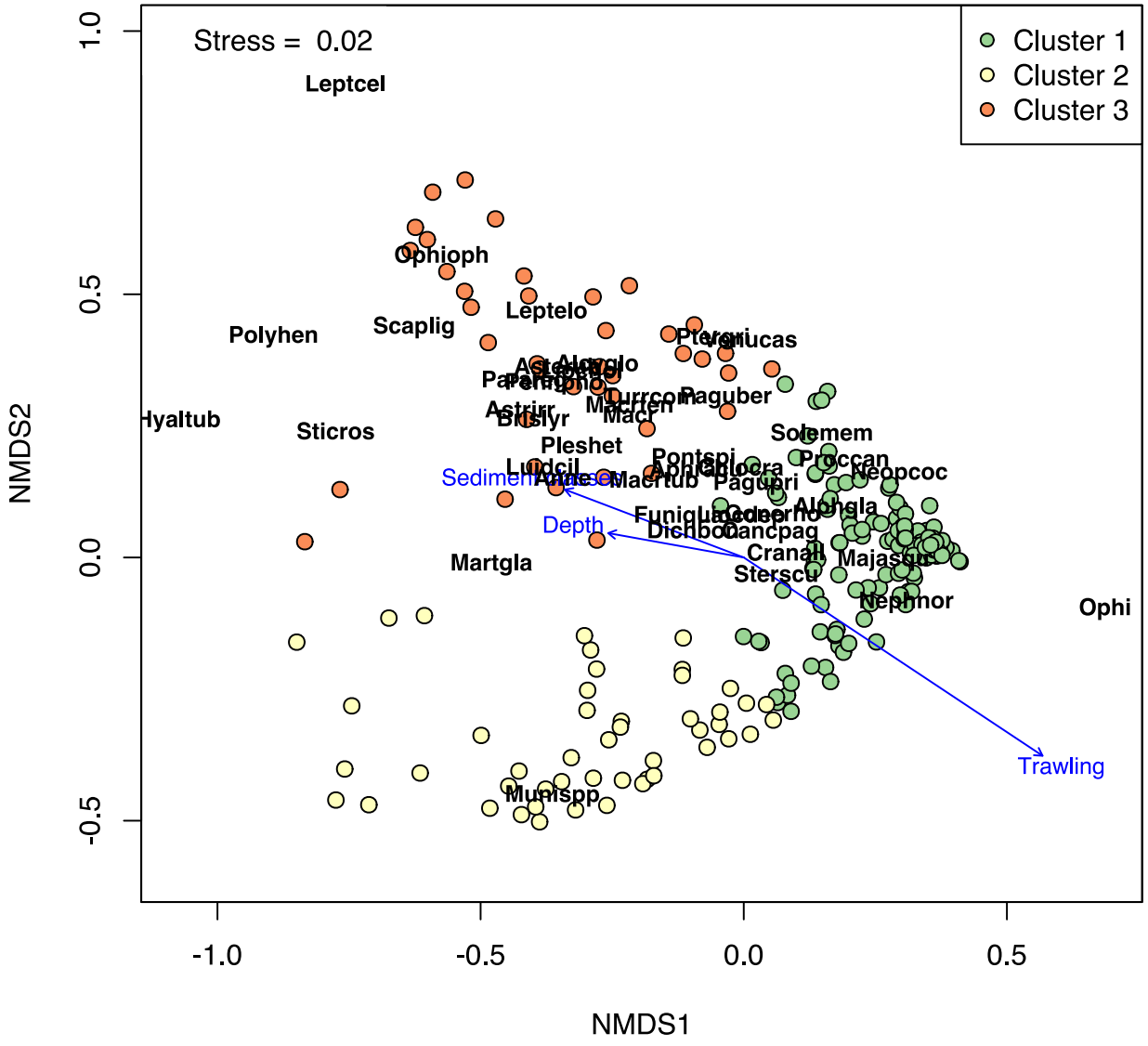


FIGURE 2.14 – K-means partitioning (algorithm of Hartigan & Wong, 1000 interactions and 1000 random starts) performed on Hellinger-transformed abundances of species. Depth, sediment classes and trawling intensity (log transformed), averaged between 2011 and 2013, have been super-imposed on the nMDS (other environmental characteristics have not been taken into account because of their stability). Codes corresponding to species scientific name are given in the table 3.6.

and of several decapods such as the crabs *Liocarcinus depurator* and *Goneplax rhomboides* were observed. The highest abundance of several shrimps such as *Crangon allmanni*, *S. membranacea*, *Chlorotocus crassicornis* and *Processa canaliculata* were also recorded.

TABLE 2.2 – Biological characteristics of each cluster of stations($mean \pm standard-deviation$). n = number of stations within each cluster, S = species richness, A = abundance (ind.1000m^{-2}), B = biomass (g.1000m^{-2}), H' = diversity, J' = evenness. Species that displayed the highest abundance among clusters are represented in the Table 3.6. Letters in red, above each value, indicate significant differences between clusters (*i.e.* a means a significant difference with the cluster 1).

Clusters	n	S	A	B	H'	J'
1$^{(a)}$	122	12 ± 4^{b}	23.3 ± 22.6^{c}	$336.6 \pm 305.6^{b/c}$	0.8 ± 0.5^{c}	$0.3 \pm 0.2^{b/c}$
2$^{(b)}$	48	10 ± 4^{c}	28.5 ± 46.3^{3}	322.2 ± 510.7^{c}	1.0 ± 0.4^{c}	0.5 ± 0.2^{c}
3$^{(c)}$	40	12 ± 5	3.7 ± 4.0	35.5 ± 33.8	1.7 ± 0.5	0.7 ± 0.2

The second cluster grouped 48 stations and exhibited the lowest species richness (10 ± 4 species per station), the highest abundance (28.5 ± 46.3ind.1000m^{-2}) and intermediate values of diversity (1.0 ± 0.4), evenness (1.0 ± 0.4) and biomass (322.2 ± 510.7g.1000m^{-2}). Cluster 2 was characterized by *Munida* spp. and *Cancer pagurus* that showed the highest abundance of the sampling area. The third cluster composed by 40 stations exhibited the highest diversity (1.7 ± 0.5) and the highest evenness (1.7 ± 0.5) but the lowest abundance (3.7 ± 4.0ind.1000m^{-2}) and the lowest biomass (35.5 ± 33.8g.1000m^{-2}). Cluster 3 also showed relatively high species richness (12 ± 5 species per station). This cluster exhibited the highest abundance of several echinoderms such as *L. celtica*, *A. irregularis*, *B. lyrifera*, but also the highest abundance of certain cnidarians such as *A. glomeratum*, *F. quadrangularis*, and *P. phosphorea*.

2.3.4 Environmental characteristics and trawling intensity estimates for each cluster of stations

Regarding to the nMDS (figure 2.14) and the localisation of the clusters within the GV (figure 2.15), clusters of stations showed a tendency to be distributed according to depth, sediment classes and trawling intensity. These three variables formed a gradient from Cluster 3 to Cluster 1. Cluster 1 was significantly shallower and displayed a higher level of trawling intensity (Table 2.3) than cluster 3. Cluster 3 had finer sediment (mainly muddy sand) than Cluster 1.

Cluster 2 appeared to be in a median position between the other clusters, with intermediate values of depth, sediment type and trawling intensity. Figure 2.15 showed a rather good spatial correspondence between cluster stations and the mapped trawling intensity. Cluster 3 and cluster 1 stations mostly corresponded to high and low trawling intensities, respectively. Cluster 2 stations were rather situated on intermediate trawling intensities.

TABLE 2.3 – Environmental characteristics and trawling intensity within each cluster of stations. Other environmental characteristics have not been taken into account because of their stability. Letters in red, above each value, indicate significant differences between clusters (*i.e.* a means a significant difference with the cluster 1).

Clusters	**Depth (m)**	**Sediment (% of stations)**	**Trawling intensity ($year^{-1}$)**
$1^{(a)}$	102 ± 12^{c}	Muddy sand (49%) Sandy mud (28%) Mud (20%)	$11.4 \pm 8.0^{b/c}$
$2^{(b)}$	106 ± 14	Muddy sand (56%) Sandy mud (31%)	8.0 ± 5.8^{c}
$3^{(c)}$	107 ± 19	Muddy sand (78%)	5.7 ± 7.9

2.4 Discussion

Because environmental sustainability of trawling become a more and more prevalent question, deepening our knowledge of how this anthropogenic activity can affect the structure and functions of the benthic community has become a necessity. Although, numerous studies throughout the world have already dealt with this subject (see Collie et al., 2000; Jones, 1992; Thrush and Dayton, 2002), very few concern the Bay of Biscay and particularly the "Grande Vasière", the site of an intense trawling activity. The ambition of this study was to help to fill this gap. It was carried out with a dual objective : (i) to characterize the megabenthic communities which are directly exposed to the action of trawling, (ii) to detect, on the basis of their characteristics, the effects of the pressure exerted.

2.4.1 The "Grande Vasière" : a circalittoral ecosystem under trawling pressure

Circalittoral ecosystems are known for their low environmental variability related to the buffering effect of their depth. This is particularly the case for the Grande Vasière (GV) considering temperature and salinity variations estimates in this study. Moreover, this region is

characterized by a well-individualized cold water bed that runs parallel to the coast between the coastal and the oceanic waters that encroach on the continental shelf (Vincent and Kurc, 1969). This permanent stratified area called "cold pool" induces a relatively homogeneous hydrologic landscape (Planque et al., 2004). This particular hydrologic structure is reflected in the trophic functioning of the benthic ecosystem (Chouvelon et al., 2015). We have considered that the slight north/south gradient of temperature and salinity observed has no incidence on the structure of the benthic community. Hence, the GV contrasted with others benthic sites of the North-eastern Europe by its slight spatial fluctuations of bottom temperature, salinity, current speed and chlorophyll a concentration (e.g. in North Sea temperature : 8.1 ± 3.5 °C ; current speed : $0.44 \pm 0.24 m.s^{-1}$; from Jennings et al., 1999). Conversely, the GV displayed a large range of trawling effort as well as a remarkably high level of exploitation. Indeed, the trawling intensity assessed in our study was until 10 times higher than in several studies performed in the North Sea (Eigaard et al., 2015).

2.4.2 The megabenthic community of the "Grande Vasière"

The community described here corresponded fairly well to the "Sea pens and burrowing megafauna" biotope complex described by Hughes (1998) for the British Isles. This subtidal community inhabits substrata, ranging from muddy sands to muds and found in true marine areas, sheltered from wave exposure and with weak tidal currents. Hence, most of the species we collected were consistent to those described by Hughes (1998) in his overview. This community is common in muddy soft bottom of European continental shelves. It is present from the North Sea (Bergman and van Santbrink, 2000; Callaway et al., 2002; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 1999; Reiss et al., 2009b; Zühlke et al., 2001) to the Mediterranean Sea (Demestre and Abelló, 1993; Fanelli et al., 2007; Neumann et al., 2013; Vafidis et al., 2008).

2.4.3 The footprint of trawling

The multivariate analysis performed in this study revealed 3 clusters of stations distributed on a gradient of depth increase as well as a gradient of trawling intensity decrease. Trawling intensity was clearly related to the sediment type, muds being more fished than sandy muds and muddy sands. As fishermen mainly target *N. norvegicus*, it seems only fair that they preferentially focus towards its habitat of mud or sandy muds (Campbell et al., 2009), situated in the shallower part of the GV. Despite the relationships between the trawling intensity and both depth and sediment classes, it is possible that such environmental characteristics play a

minor role in the benthic community structure. Benthic community may be mostly structured according to the trawling intensity since it displayed several characteristics of trawled areas. The benthic community was largely dominated by two burrowing species, *N. norvegicus* and *Munida* spp., as well as by many others predator-scavengers (e.g. *C. allmanni*, *D. bonnieri*, *P. spinosus*) which represents a common pattern in trawled areas (Bremner et al., 2003a; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). Several univariate descriptors (diversity, evenness) decreased from cluster 3 with the lowest trawling intensity towards cluster 1 with the highest trawling intensity. Many studies about bottom-trawling effect on megabenthic communities have also found similar results (Hiddink et al., 2006; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b). Leader species of clusters seem to be related to the trawling intensity as well. This was consistent with several studies that observed changes induced by trawling on the composition of mega-invertebrates community (Buhl-Mortensen et al., 2016; Frid et al., 2000; Kaiser et al., 2000; Mangano et al., 2014). Indeed, we observed that several predator-scavengers such as *C allmani*, *S. membranacea*, *L. depurator* and *C. crassicornis* displayed the highest abundances in the assemblage 1 where the trawling intensity was the highest compared to the other assemblages. Such predator-scavengers are known to benefit from the organisms damaged and/ or extracted from the sediment when trawl passes (Bergmann et al., 2002; Bozzano and Sardá, 2002; Groenewold and Fonds, 2000; Rumohr and Kujawski, 2000) as well as from fishing discards (Catchpole et al., 2006; Guerineau et al., 2010; Kaiser and Hiddink, 2007). Their increase in the most exploited areas may results from both long-term of fishing or from short-term aggregation in trawled areas. Conversely, the abundance of seapens (*F. quadrangularis*, *P. phosphorea*), crinoids (*L. celtica*), halcyons (*A. glomeratum*) and the heart urchin *B. lyrifera* showed the highest abundance in the cluster 3 where the trawling intensity was the lowest. Seapens, crinoids, halcyons and heart urchins are considered highly vulnerable because of their large size, their emergent position above the substrate and/or their fragile structure. All this make them likely to be damaged or uprooted when trawl pass (Tillin et al., 2006). Several studies have thus evidenced the decline of such vulnerable species in trawled areas (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Greathead et al., 2005; Jennings et al., 2002; Kenchington et al., 2007; Pommer et al., 2016; Tillin et al., 2006). Indeed, Tillin et al. (2006) observed a strong decrease of sessile organisms as well as a sharp decline of filter feeders organisms (including seapens) with trawling, in the North Sea. Indeed, the biomass of these organisms was equivalent to around 1000 g.1000m^{-2} at low trawling intensities (0.1 year^{-1}) whereas it fell to 10 and 1 g.1000m^{-2} when the trawling intensity reached 1 year^{-1}, in Fladen ground. Moreover, Bergman and van Santbrink (2000) found that the heart urchins

mortality could reach 40% after a single trawl pass. Hence, it is possible that vulnerable species may have been considerably removed from the most exploited areas since the beginning of the trawling activity. The chronic and high trawling pressure may prevent them to recover, especially long-living seapens (Greathead et al., 2007).

2.4.4 Potential consequences on ecosystem functioning

Several studies suggest that trawling not only impacts the benthic community structure but also the benthic ecosystem functioning (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). Here, the most exploited clusters were characterized by large abundance of predator-scavengers such as *N. norvegicus* and *Munida* spp. This pattern could result from fishermen's behaviour rather than from a positive effect of trawling on these species. Nevertheless it could also reflect a greater resistance compared to species that typified the cluster 3 because their deep burrows (until 30 cm, Rice and Chapman, 1971) may offer an efficient avoidance to the physical disruption generated when trawl pass. Burrowing species are considered efficient bioturbators due to their burrowing activity in the sediment (Kristensen et al., 2012; Mermillod-Blondin and Rosenberg, 2006; Meysman et al., 2006). This biological activity induces the reworking of the sediment and a greater oxygen and solute transport in the sediment (Kristensen et al., 2012) which could enhance certain biogeochemical processes (e.g. organic matter decomposition) (Lohrer et al., 2004; Olsgard et al., 2008). Hence, bioturbation and associated ecosystem processes could be favoured in trawled areas compared to others functions because of the higher resistance of burrowing species.

Conversely, cluster with the lowest trawling intensity exhibited the highest abundance of sessile and filter-feeding species such as seapens and crinoids. These generate a three-dimensional structure above the seabed. This is likely to reduce local hydrodynamics at the sediment-water interface and could increase the sedimentation of fine particles. The anchorage of sessile species in the sediment may help stabilize the seabed and prevent its erosion (Friedrichs et al., 2009; Rigolet et al., 2014; Tillin et al., 2006). These species also increase the small scale habitat heterogeneity which could enhance the biodiversity of associated species, provide a refuge and a substrate for settlement (Bradshaw et al., 2003). By water filtering, they may transport food from the water column to the seabed and, as such, could regulate the benthic production (Gili and Coma, 1998). Ecosystem functions associated to sessile and filter-feeding species may be reduced to limited areas with a low trawling intensity. They could not occur in the most strongly exploited areas. Consequently, one may assume that this activity has transformed the

ecosystem from a relatively stable ecosystem, characterized by great sediment stability and slow rates of biogeochemical processes at the sediment-water interface towards a relatively dynamic ecosystem, characterized by intense rate of sediment reworking and intensive rates of certain biogeochemical processes at the sediment-water interface.

2.5 Conclusion

Our results suggest that the megabenthic community structure is shaped by bottom trawling. Indeed, it seemed that the vulnerability of the organisms decrease as the trawling intensity increase : stations with a low trawling intensity were typified by large epifaunal species such as seapens and crinoids, whereas highly trawled areas were discriminated by high abundance of predator-scavengers, burrowing species and highly mobile organisms. These patterns have been commonly described in the litterature.

Nevertheless, because of strong co-variations between the trawling intensity and certain environmental variables (depth, sediment classes), their respective effects have not been clearly discriminated. Hence, further studies should be performed in smaller areas, in order to limit the variations of environmental characteristics while conserving a large gradient of trawling intensity and so, to better assess the effects of this human activity.

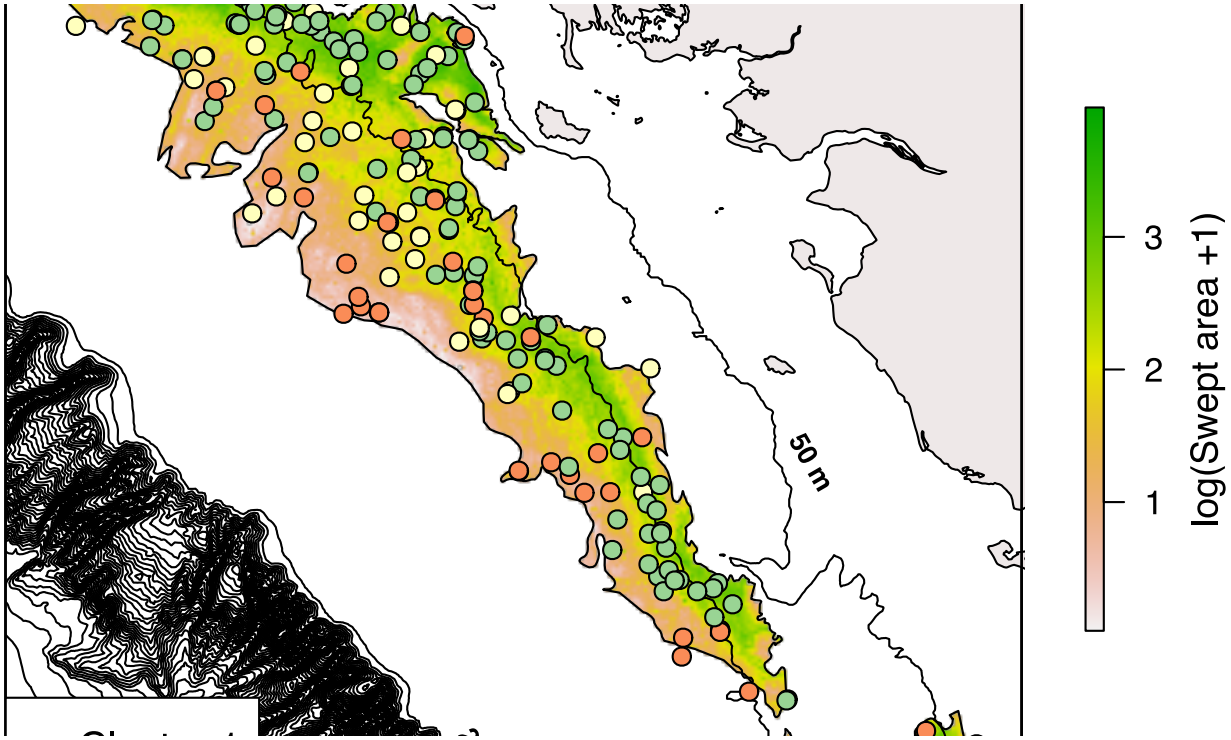


FIGURE 2.15 – Spatial organization of the megabenthic community based on clusters issued from a multivariate analysis based on species' abundances. Clusters of stations have been superimposed on the map of the trawling intensity (log transformed).

Le deuxième chapitre a permis de positionner cette thèse dans un contexte hydrologique et sédimentaire, de perturbation anthropique ainsi que dans un contexte faunistique. L'habitat benthique de la GV est apparu relativement monotone et essentiellement marqué par des variations de profondeur et de classes sédimentaires. L'analyse des données VMS a montré une intensité de chalutage remarquablement élevée et présentant des gradients marqués, depuis les vases du Nord-Est jusqu'aux sables envasés de la marge externe. 3 assemblages mégafaunistiques ont été identifiés et plusieurs indices, suggèrent qu'ils seraient principalement structurés par la pêche. Cependant, il n'a pas été possible de discriminer avec certitude l'effet du chalutage par rapport aux effets de l'habitat, une confusion étant toujours possible. Par conséquent, la suite de cette thèse se focalisera sur un habitat homogène tout en conservant un gradient marqué d'intensité de chalutage.

Le troisième chapitre consistera à quantifier et à caractériser l'effet du chalutage sur les communautés benthiques, à petite échelle spatiale. En particulier, nous essayerons de discriminer les effets induits par la modification des caractéristiques sédimentaires par le chalutage sur les communautés benthiques. Dans un premier temps, les caractéristiques sédimentaires seront mises en relations avec l'intensité de chalutage (**H1**). Puis, la structure des communautés benthique, sera mise au regard de l'intensité de chalutage, avec et sans l'effet de l'environnement (**H2**). Ce chapitre se base sur 2 campagnes d'échantillonnages (FEBBE) durant lesquelles les caractéristiques sédimentaires, les abondances et la biomasse de la faune benthique ont été mesurées. Afin d'obtenir la vision la plus large possible de la réponse des organismes benthiques nous nous intéresserons à la fois à la macrofaune et à la mégafaune.

H1. Le chalutage modifie les caractéristiques sédimentaires. Cet effet est variable selon la profondeur du sédiment ;

H2. Les modifications des caractéristiques sédimentaires représentent le principal impact du chalutage sur les communautés benthiques

Chapitre III

Effet du chalutage sur la diversité structurelle à petite échelle spatiale

3.1 Introduction

Despite international conventions for biodiversity conservation (e.g. 1992 Convention on Biological Diversity), the global biodiversity is still declining. This threats the ecosystem functioning as well as goods and services provided to humanity (Cardinale et al., 2012; Chapin et al., 2000; Hooper et al., 2005). For instance, in marine environments, biodiversity loss could impair ocean's capacity to provide food, maintain water quality, and recover from perturbations (Worm et al., 2006). Among threats for the marine biodiversity (pollutions, species invasions, habitat destruction, etc ; Gray, 1997), bottom-trawling represents the main source of disruptions for benthic ecosystems of continental shelves. This widespread fishing activity (e.g. over the continental shelf of Europe, Eigaard et al., 2015, 2016b) has received a great concern by the scientific community. Numerous studies have thus highlighted its adverse impact on the diversity, biomass (Hiddink et al., 2016, 2006; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b) and taxonomic composition of benthic communities (Buhl-Mortensen et al., 2016; Frid et al., 2000; Kaiser et al., 2000; Mangano et al., 2014). Several authors also provided evidences that bottom-trawling alters the functional composition of the benthic communities (Bremner et al., 2003a; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006) and reduces certain ecosystem processes such as secondary production (Hiddink et al., 2006; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b), and modify certain ecosystem processes (e.g. nutrient recycling, sediment reworking) by reducing the abundance of bioturbating species (Olsgard et al., 2008).

Bottom-trawling usually impacts target populations (Pauly, 2008; Thurstan et al., 2010). It induces the bycatch, death or removal of non-target populations and promotes species that benefit from trawl pass (Bremner et al., 2003a; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006) and fishing discards. Trawling also acts on the substrate through the resuspension of the superficial layer (Bradshaw et al., 2012; Mengual et al., 2016; Palanques et al., 2001) and the changes in the granulometry and the biogeochemical processes at the sediment-water interface (Sciberras et al., 2016; Trimmer et al., 2005). As a result, according to the intensity of these effects, benthic communities may be more or less affected.

Many studies have dealt with the trawling environmental impact on the benthic invertebrate community. For some of them - especially when investigating large spatial scales -, the experimental design could not discriminate between the effect of trawling and that of the habitat characteristics on the benthic community structure, since the two factors act in the same direction. Indeed, it is well-known that fishermen preferentially select types of bottoms to which targeted populations are related (e.g. *Nephrops norvegicus* : Campbell et al., 2009). Moritz et al.

(2015) have removed the effect of the environment (depth, temperature, and oxygen saturation) to investigate the effect of trawling alone, in a shrimp fishery of the Gulf of St Lawrence (Canada). By ignoring the potential co-variations between trawling and the environment, they may have greatly under-estimated the effect of fishing. In fact, they only observed a weak effect of fishing on the megabenthic community structure. Moreover, one small spatial scale study performed by Queiros et al. (2006) found that the community biomass and production in the Irish Sea decreased simultaneously with increasing trawling intensity and the proportion of the sediment silt-clay fraction. They suggest that this co-variation results from sedimentary characteristics modifications by trawling. However, they did not disentangle the effect of sedimentary modifications from all the others effects of trawling on benthic communities. One of the more convincing solution may have been achieved by Reiss et al. (2009b). As a first step, they assessed the correlation between the trawling intensity and the environmental characteristics. Then, they examined the relationship between the features of the benthic community and both the sediment characteristics (e.g. mud content, total organic carbon and nitrogen content) and the trawling intensity. Finally, they removed the effect on the environment to estimate the importance of the fishing pressure alone.

In a former study performed on the "Grande Vasière" (hereafter GV) fishing ground located in the Northern part of the Bay of Biscay, we described the megabenthic invertebrate community and discriminated three benthic assemblages which corresponded to distinct ranges of depth, sediment and fishing intensity. The present study focused on a restricted part of the GV choosen for a narrow range of environmental conditions, the homogeneity of the sedimentary substrate and the existence of a fishing pressure gradient. Therefore, the aim of the study was to appreciate the effect on the sedimentary habitat and the response of the invertebrate benthic community to the trawling intensity. Thanks to the small spatial scale of the study, we investigated in a first step the effect of trawling on the sediments. In a second step we analysed the effects of trawling on both the structure of macro- and the mega-invertebrate communities as complementary components of the benthic ecosystem. This has been firstly perfomed by linking the trawling intensity to univariate descriptors of the macro- and the mega-invertebrate communities' structure. Secondly, the same procedure has been applied after removing the effect of the sedimentary characteristics on the univariate descriptors.

3.2 Material & Methods

3.2.1 Studied area

The Bay of Biscay (BoB) is hosting an intensive bentho-demersal fishery for more than 90 years (Pérotin, 1911; Roché, 1892) and is currently exhibiting high trawling intensities. In 2012, 276 exclusive otter-trawlers operated in the BoB and generated 30 million euros for a landed biomass higher than 2000 tones (Leblond et al., 2014). Main target species are the hake (*Merluccius merluccius*), the sole (*Solea solea*) and the Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). The main fishing ground is located on the "Grande Vasière" (GV), in the northern part of the bay. This 8774 km^2 area extends over 250 km along the 100 m isobath (from the Glenan islands to the Rochebonne shelf) and is almost 30 km wide. It exhibits a homogeneous hydrological landscape with a narrow depth range, very stable bottom-temperatures and salinity and low wave energy and tidal currents (Planque et al., 2004). Superficial sediment is mostly muddy sand (Dubrulle et al., 2007).

The present study relied on two surveys performed onboard R/V Gwen Drez between -94 m and -113 m in the mid-eastern part of the GV (figure 3.16). It has been restricted to a few dozen-km^2 area that maximized the gradient of trawling intensity while limiting variations in bathymetry and hydro-sedimentary characteristics and thus, the potential targeting of certain habitat characteristics by fishermen (table 3.4).

This study examined two contexts of fishing, tackled through two sampling periods (figure 12). The first survey (FEBBE-1, http://dx.doi.org/10.17600/13050040) has been conducted in May-June2013 where the trawling intensity was at the highest level. However the cumulated fishing effort was relatively low since the beginning of the year. A second survey has been performed in August 2013 (FEBBE-2, http://dx.doi.org/10.17600/13050050), when the studied area has experienced one of the lowest level of fishing effort within a year. However, the cumulated trawling intensity since the beginning of the year was higher.

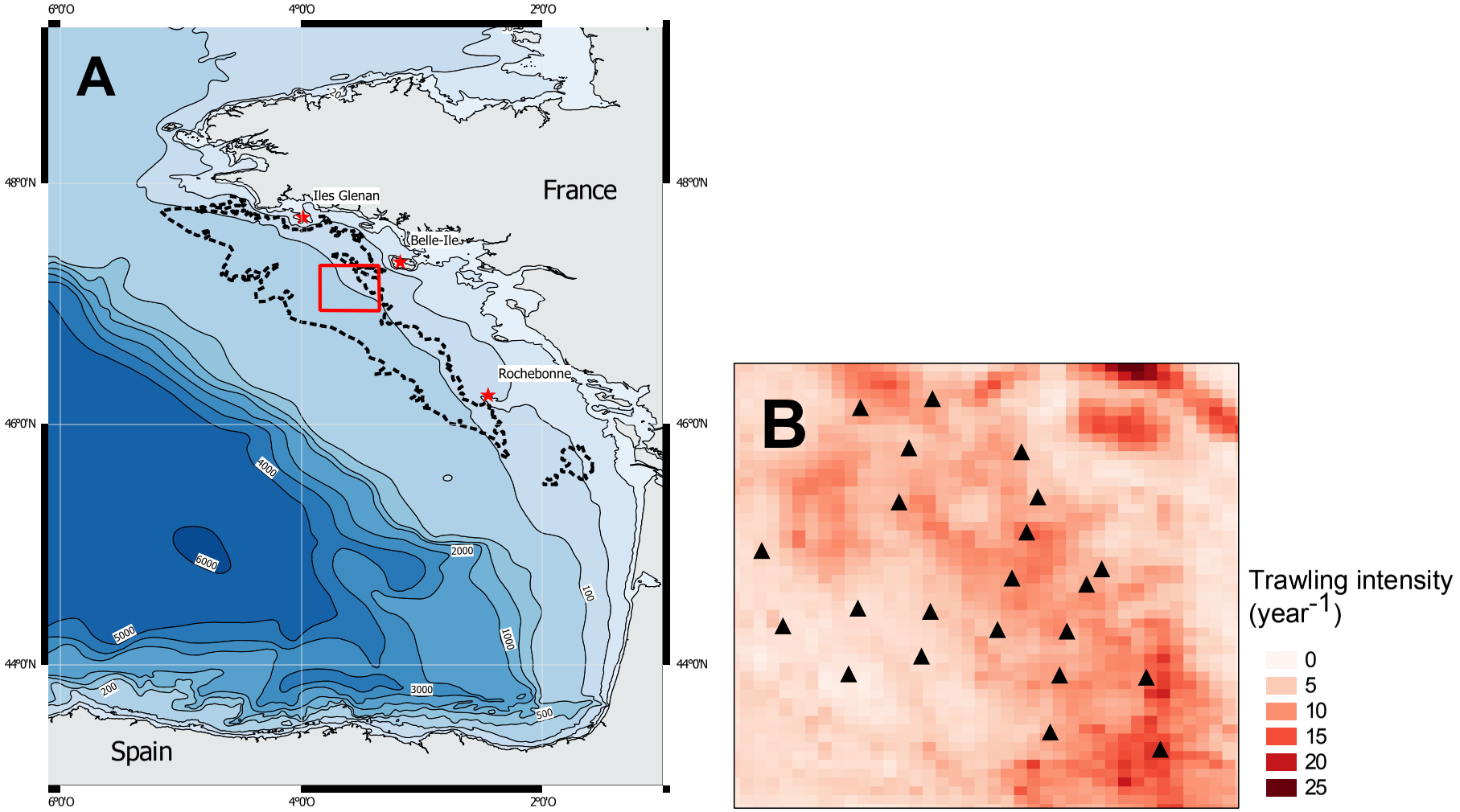


FIGURE 3.16 – Localisation of the studied area (A) within the Bay of Biscay and map of the sum of the trawling intensity at the studied area, in 2013 (B). Dashed line represents the limit of the "Grande Vasière". Red rectangle represents the limit of the studied area. Black triangles correspond to the sampling stations.

3.2.2 Environmental characteristics

Depth at our sampling stations has been obtained from the GEBCO database (www.gebco.net) while hydrological characteristics (bottom tempeture, salinity, current speed) have been extracted from the Mars 3D model (www.previmer.org). The intensity of the bed shear stress has been provided by Mengual et al. (2016).

Sedimentary characteristics have been obtained from sediment cores (one core per sampling station), performed using a Reineck box-corer, during our benthic surveys. Immediately after recovery, cores were splitted in 5 layers of 1 cm from 0 to 5 cm and 1 layer of 5 cm down to 10 cm from the sediment surface. In the laboratory and for each sedimentary layer, the distribution of particle size was measured with a laser granulometer (Malvern Mastersizer 3000). Mud percentage (< 63 μm) and a sorting index (method of statistical moments, Tanner and Balsillie, 1995) were estimated using the GRADISTAT software (Blott and Pye, 2001). Pheopigment concentration in the sediment has been used as proxy of detritic organic matter inputs from the water column. It was measured by monochromatic technique (Lorenzen, 1967). Carbon and nitrogen contents were measured by elementary analyser after sediment acidification (1 M HCl). C :N ratio has been used as proxy of the quality of organic matter.

3.2.3 Trawling intensity

The trawling intensity has been assessed thanks to Vessel Monitoring System data (VMS) provided by the French Maritime Fisheries and Aquaculture Directorate (DPMA). These data included several navigation characteristics (e.g. localization, speed and direction) recorded every hour for all European vessels longer that 12 m (EC Council Regulation No. 1224/2009 of November 20, 2009). A filter has been applied on raw data in order to only conserve (i) vessels that used benthic towed gears (mostly twin and single otter-trawls) and (ii) vessels that were fishing. This filter corresponded to a mean speed ranging between 0 and 4.5 knots as well as to an elapsed time between two successive points lower than 6h. Then, several algorithms based on spline interpolations were employed to reconstruct fishing tracks. These algorithms were developed during the Benthis project (Hintzen et al., 2012). They mainly used the VMS tool package in R statistical software (R Core Team, 2013). The surface swept by each vessel has been estimated by multiplying the tracks length by the distance between trawl doors (Eigaard et al., 2016a). It has been reported on a 1' x 1' resolution grid. For each cell of this grid values have been converted to the amount (km^2) of each cell (km^2) that has been daily swept. Cells that corresponded to our sampling stations were extracted from this dataset. More precisely, we used

the exact location for grab samples whereas we extract the averaged values of all cells crossed by each experimental trawling (see below). Classically, the trawling intensity is cumulated over one year and is expressed in year^{-1} (i.e. the amount, in km^2, of a given surface, in km^2, that has been trawled a year Reiss et al., 2009b; Tillin et al., 2006). We also used a similar unit in order to describe the overall distribution of the trawling intensity within our studied area. For this purpose, we aggregated (sum) the trawling intensity over the year 2013. This will also facilitate comparison with the trawling intensity that occur in others bentho-demersal fisheries. In addition, we assessed the cumulative trawling intensity from the 1th January 2013 until each sampling date of sampling in order to investigate the effect of trawling on the benthic communities structure at two periods (May-June and August). Hence, the unit of trawling intensity varied according to the sampling period. In order to provide an easier interpretation, the unit of the trawling intensity has been expressed in km^2 (understand km^2 per km^2 per temporal aggregation).

3.2.4 Biological data

For each station, macrofauna (>1mm) has been collected using a 0.1 m^2 Day-Grab (5 replicates per station). On board, grabs content was sieved on a 1 mm circular mesh size and fixed in a buffered formalin sweater solution (7%). In the laboratory, samples were rinsed with fresh water and macrofaunal organisms were removed from the remaining sediment. Then, in order to ensure that all the biological material has been collected, a second sorting has been performed using rose Bengal.

Commercial otter-trawl (10m of horizontal opening) equipped with a reduced cod-end mesh of 20 mm stretched has been used to collect megafauna (> 20mm). Each haul lasted 30 minutes at 4 knots. Caught megafauna has been directly frozen on board (-20 °C) and thawed in the laboratory. Macro- and mega-invertebrates were identified at the species level, counted and weighted (wet weight). Tube-dwelling polychaetes were removed from their tubes before weighing. Biomass and abundances were standardized by the sampled surface. In order to focus on organisms closely linked to the bottom, we excluded the swimming species such as fishes and large cephalopods. Epibionts, commensal symbiotic species and colonial species (e.g. Bryozoans) were also removed from the dataset because of the difficulty to properly estimate their biomass and abundance.

3.2.5 Data analysis

Relationships between the trawling intensity and the sedimentary characteristics have been examined through multiple regressions that included the interaction between the trawling intensity and the sedimentary layer (e.g. % mud = a x trawling intensity + b x layer + c x trawling intensity x layer + d). One model has been computed for each sedimentary characteristic and each sampling period. Sedimentary characteristics that were significantly correlated with the trawling intensity have been kept for further analysis.

The benthic communities structure has been assessed through five univariate descriptors : the species richness (number of species per station), the total abundances (number of individual per m^{-2} for macrofauna and number of individual per 1000 m^{-2} for megafauna) and the total biomass ($g.m^{-2}$ for macrofauna and $g.1000m^{-2}$ for megafauna), the Shannon's diversity index as well as the Pielou's evenness. Then, in a first step, they have been linked to the trawling intensity through linear models of regression (e.g. species richness = a x trawling intensity + b). One linear model has been performed for each sampling period (figure 3.17). In a second step, the relevant sedimentary characteristics have been removed to assess the effect of trawling alone. Hence, multiple regressions have been performed between each univariate descriptor and sedimentary characteristics that were significantly correlated with the trawling intensity (e.g. species richness = a x sorting + b x pheopigment + c x CN + d) and residuals from these multiple regressions have been used to compute a second set of models, with the trawling intensity (e.g. residuals from species richness = a x trawling intensity + b). A relatively similar procedure has been performed by Reiss et al. (2009b). For megafauna, all previously mentioned have been performed both by conserving and by removing the targeted species *N. norvegicus*.

Finally, a non-metric multidimensional scaling (nMDS, Bray-Curtis distance, 1000 random starts) has been performed to infer which species were involved in the response of the benthic community to depth and sedimentary characteristics. In order to reduce the noise due to rare species and to clarify the reading of the graphs, a filter based on species' relative abundances has been applied (1% for macrofauna and 0.5% for megafauna). Moreover, abundances have been log+1 transformed in order to reduce the influence of dominant species. The trawling intensity as well as the sedimentary characteristics correlated have been superimposed on the nMDS. This has been achieved following the "envfit" procedure of the vegan package. This procedure searches the direction of the multidimensional space that maximizes the correlation (linear relation) with the explanatory variables (here environment and trawling). The strengths of the correlation and the direction of the maximal correlation were represented by arrows on

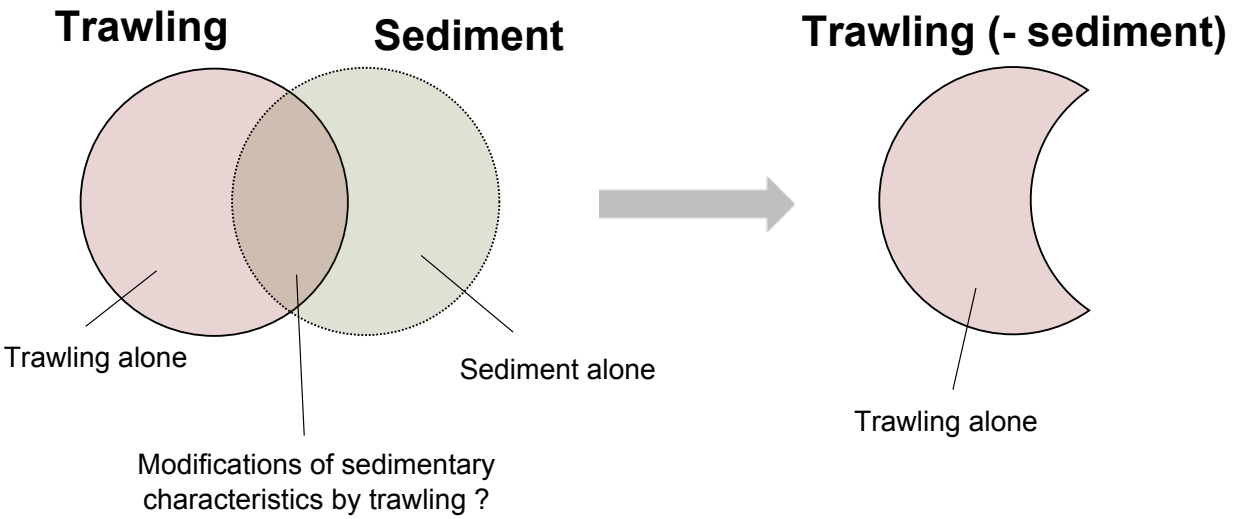


FIGURE 3.17 – Schema of the analytical method used to analyze the effect of trawling on the benthic communities' structure by deducting effects of trawling on the substratum.

the nMDS plot.

3.3 Results

3.3.1 Characteristics of the studied area

Environmental characteristics

Environmental characteristics at our studied area are summarized in table 3.4. They exhibited narrow fluctuations between sampled stations.

Indeed, depth varied between 79 and 113m (103 ± 5 m) on our studied area whereas bottom temperature ranged from 12.3 °C and 12.5 °C (12.4 ± 0.1 °C). Salinity varied between 35.43 and 35.69 psu ($35.63 \pm 0.03 psu$). Finally, current speed was particularly low, ranging from 0.07 until 0.10 m.s^{-1} (0.09 ± 0.01m.s^{-1}). The intensity of the bed shear stress was equivalent to 0.027 ± 0.002N.m^{-2}, ranging from 0.025 and 0.032 N.m^{-2}.

Sedimentary properties, measured from sediment cores, showed slightly more pronounced gradients than these of the hydrological features. Indeed, mud content was equivalent to $17.21 \pm$ 0.03% and ranged between 12.8 and 24.1%.

Mean sediment sorting was equivalent to 195 ± 52 and varied between 130 and 349. The pheopigment concentration was equivalent to $2.6 \pm 0.6 \mu$g.g$^{-1}_{sediment}$. It ranged between 1.4 and 3.6 μg.g$^{-1}_{sediment}$. The C :N ratio was equivalent to 7.9 ± 1.9 with a minimal value of 0.5 and a maximum of 9.9. Mud content, sediment sorting and C :N ratio remained relatively constant over the 10 first cm of the sediment (table 3.7). Conversely, we found a decrease of the pheopigment

concentration from the sediment surface until 10 cm.

TABLE 3.4 – Environmental characteristics of the study site. Sedimentary characteristics have been averaged over the 10 first cm of the sediment

Environmental characteristics	$Mean \pm sd$	**Source of data**
Depth (m)	-103 ± 5	GEBCO database (www.gebco.net)
Bottom temperature ($^\circ$C)	12.42 ± 0.07	Output of the MARS 3D model (www.previmer.org)
Bottom salinity (psu)	35.63 ± 0.03	
Bottom current (m.s^{-1})	0.092 ± 0.006	
Bed Shear Stress (N.m^{-2})	0.027 ± 0.002	Mengual et al. (2016)
Mud % (< 63 μm)	17.21 ± 0.03	Present study (Reineck box corer)
Sorting index	195 ± 52	
Pheopigment concentration ($\mu g.g^{-1}_{sediment}$)	2.6 ± 0.6	
C :N ratio	7.9 ± 1.9	

Trawling intensity

The trawling intensity at our sampling stations was equivalent to 7.6 ± 4.8year^{-1} for the whole 2013 year. It ranged between 1.5 and 21.6 year^{-1}. Nevertheless, the trawling intensity did not remain constant over the year 2013 and exhibited strong temporal fluctuations (figure 3.18). Indeed, the trawling intensity was relatively low from September to March. It greatly increased in April-May to reach a maximum between May and June when it decreased until August. Hence, within 2013, benthic communities did not experienced the same trawling intensity depending on when they were sampled in May-June or August. In May-June our studied area has undergone a relatively moderate trawling intensity, equivalent to 2.5 ± 2.8km^2 and 3.6 ± 2.8km^2 since the beginning of the year and for stations samples with grab and trawl, respectively. In August, it was equivalent to 5.1 and 3.1 km^2 and 9.0 ± 4.6km^2 since the beginning of the year and for stations samples with grab and trawl, respectively.

Benthic communities

Macrofauna From grab samples, about 300 species were identified (240 in May-June and 197 in August), 70% of them being identified at the species level. With the exception of a slight decrease of species richness in August as compared to May, values of the univariate descriptors were equivalent for both sampling periods. The species richness varied around 76 ± 13 species per station whereas the abundance was equivalent to $1480 \pm 321 ind.m^{-2}$ and the biomass

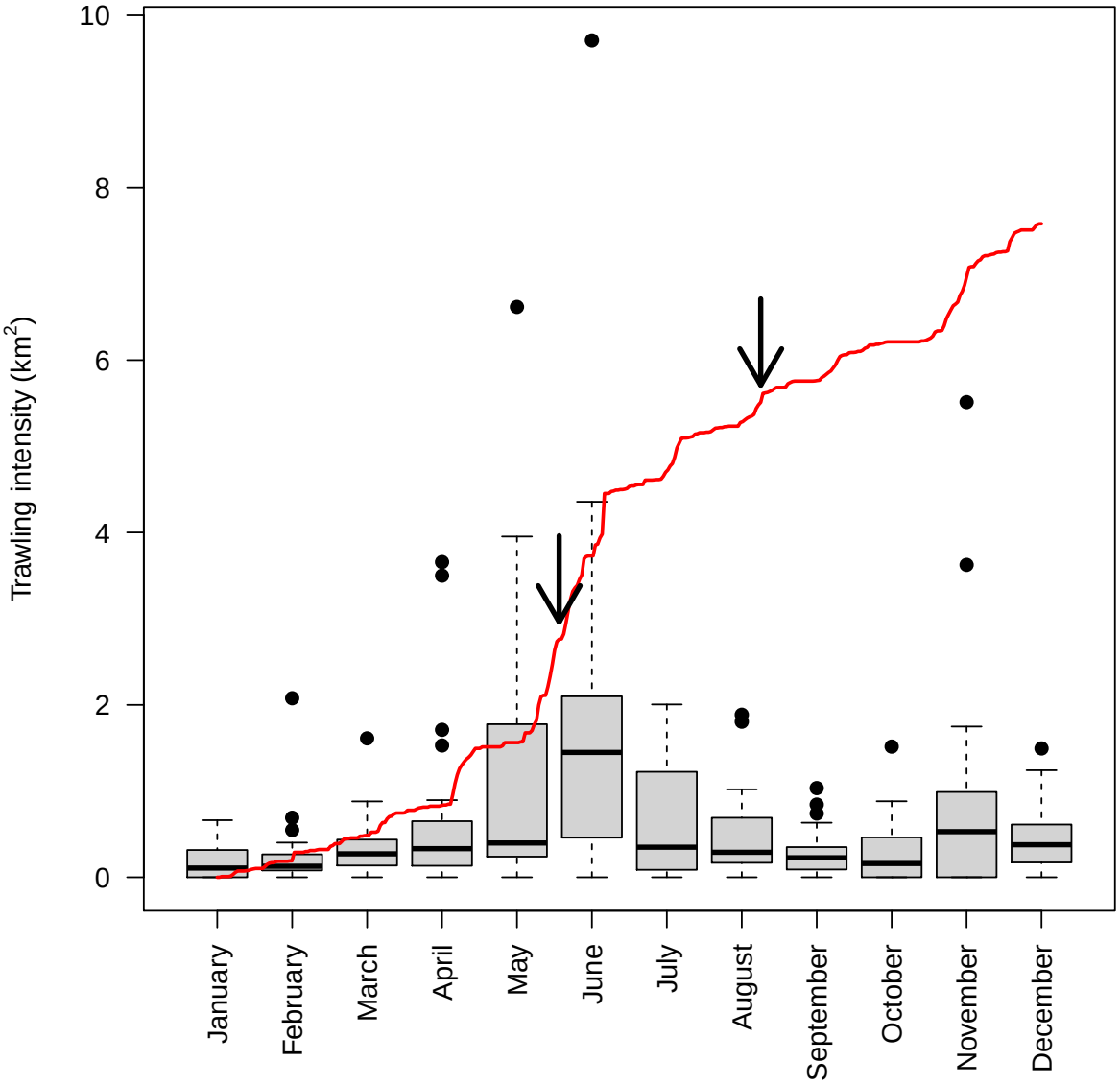


FIGURE 3.18 – Temporal variations of the trawling intensity since 1th January 2013. Trawling intensity correspond to the amount (km^2) of a 1 km^2 area that has been trawled each month. Black points represent the outliers of the distribution. Red line corresponds to the cumulative sum of the trawling intensity. Arrows represent the sampling periods.

to $25.6 \pm 14.8 g.m^{-2}$. The diversity varied around 3.4 ± 0.2, and the evenness around 0.78 ± 0.03. Macrofauna was mostly dominated by polychaetes species such as *Mediomastus fragilis*. This species has been observed in all the stations and contributed to 11% of the abundances but to less than 1% of the biomass (table 3.5). Large densities of *Terebellides stroemii* and *Spiophanes kroyeri* as well as large densities of the bivalve *Abra alba* have also been observed. They contributed to 10, 8 and 10% of the abundances but represented a tiny fraction of the biomass (2, < 1 and 1%). *T. stroemii*, *S. kroyeri* and *A. alba* were observed in all the stations. Despite low densities (0.1% of the abundances), the urchin *Brissopsis lyrifera* contributed to 64% of the biomass of macrofauna. It has been observed in 61% of the sampling stations.

TABLE 3.5 – Dominant species of macrofauna. "Ab" : relative abundance (%). "Biom" : relative biomass (%). "Occ" : relative occurrence (%).

Species	**Ab**	**Biom**	**Occ**	**Code**	**Phylum**
Mediomastus fragilis	11	< 1	100	Medifra	Annelida
Terebellides stroemii	10	2	100	Terestr	Annelida
Abra alba	10	1	100	Abraalb	Mollusca
Spiophanes kroyeri	8	< 1	100	Spiokro	Annelida
Nothria conchylega	5	< 1	100	Nothcon	Annelida
Amphicteis gunneri	4	< 1	100	Amphgun	Annelida
Prionospio spp.	4	< 1	100	Priospp	Annelida
Aricidea	3	< 1	100	Aricsp.	Annelida
Saccella commutata	2	1	100	Sacccom	Mollusca
Nemertea	2	1	100	Neme	Nemertea
Ophelina cylindricaudata	2	< 1	100	Ophecyl	Annelida
Gallardoneris iberica	2	< 1	100	Gallibe	Annelida
Nematoda	2	< 1	100	Nema	Nematoda
Notomastus latericeus	2	6	100	Notolat	Annelida
Magelona alleni	2	< 1	88	Mageall	Annelida
Lumbrineridae	1	< 1	64	Lumb	Annelida
Lumbrineris cingulata	1	< 1	94	Lumbcin	Annelida
Onchnesoma steenstrupii steenstrupii	1	< 1	100	Onchste	Sipuncula
Cirratulidae	1	< 1	67	Cirr	Annelida
Poecilochaetus serpens	1	< 1	100	Poecser	Annelida
Others (n=279)	26	87	-	-	Various

Megafauna A total of 37 megafaunal taxons has been identified from trawls (31 hauls in May-June, 29 hauls in August). 92% of them being identified at species level. The species richness varied around 9±3 species. The abundance was equivalent to 4.4±2.8ind.1000 m^{-2} whereas the

biomass fluctuated around 101.7±113.3g.1000 m^{-2}. The diversity varied around 1.2±0.4 and the evenness around 0.60±0.15. Megafauna was dominated by arthropods, and especially by *Munida* spp. and *N. norvegicus* (table 3.6). These species contributed to 41 and 27% of the abundances and to 37 and 30% of the biomass. *Munida* spp. and *N. norvegicus* were observed in 93 and 75% of the sampled stations. Note that the target species *N. norvegicus* showed a sharp reduction of its abundances (27% less in August) and biomass (52% less in August) between the two sampling periods. On the contrary, abundance and biomass of *Munida* spp. have been multiplied by 4 and 7 between the two sampling periods. The total abundance and biomass remained constant between the two sampling periods. To some extent, *Macropodia* spp. (11%) and *Astropecten irregularis* (7%) also contributed to an important fraction of the abundance. Nevertheless, they represented a small fraction of the biomass (1% each). They were found in 82 and 68% of the sampled stations. The crab *Cancer pagurus* exhibited relatively low densities (<1% of the abundances) but represented 21% of the biomass. It has been observed in 50% of the stations. Conversely, certain species were little represented. Especially, the crinoide *Leptometra celtica* and the seapens *Pennatula phosphorea* and *Funiculina quadrangularis* contributed to 1% of the abundance and to less than 1% of the biomass, each. Moreover, *L. celtica*, *P. phosphorea* and *F. quadrangularis* were observed in a restricted number of stations (14, 46 and 29% respectively).

TABLE 3.6 – Dominant species of megafauna. "Ab" : relative abundance (%). "Biom" : relative biomass (%). "Occ" : relative occurrence (%).

Species	**Ab**	**Biom**	**Occ**	**Code**	**Phylum**
Munida spp.	41	37	93	Munispp	Arthropoda
Nephrops norvegicus	27	30	75	Nephnor	Arthropoda
Macropodia spp.	11	1	82	Macrspp	Arthropoda
Astropecten irregularis	7	1	68	Astrirr	Echinodermata
Liocarcinus depurator	2	< 1	50	Liocdep	Arthropoda
Pennatula phosphorea	1	< 1	46	Pennpho	Cnidaria
Ophiura ophiura	1	< 1	11	Ophioph	Echinodermata
Funiculina quadrangularis	1	< 1	29	Funiqua	Cnidaria
Leptometra celtica	1	< 1	14	Leptcel	Echinodermata
Luidia ciliaris	1	4	50	Luidcil	Echinodermata
Cancer pagurus	1	21	50	Cancpag	Arthropoda
Macropipus tuberculatus	1	< 1	46	Macrtub	Arthropoda
Chlorotocus crassicornis	1	< 1	32	Chlocra	Arthropoda
Goneplax rhomboides	1	< 1	39	Gonerho	Arthropoda
Crangon allmanni	1	< 1	25	Cranall	Arthropoda
Others (n=22)	3	4	-	-	Various

3.3.2 Relationships between the trawling intensity and the sedimentary characteristics

Multiple regressions have been performed to assess relationships between sedimentary characteristics and the trawling intensity (table 3.7). They revealed a negative relationship between the sediment sorting index and the trawling intensity, whatever the sedimentary layer. Conversely, the interaction between the trawling intensity and the sedimentary layer appeared significant in the models performed for the pheopigment concentration and the C :N ratio.Hence, the strength of positive relations with trawling increased as the depth of the sedimentary layer increased. All significant relationships between sedimentary characteristics and the trawling intensity have been observed in August. No significant relationship with the mud content has been observed, whatever the sedimentary layer or the sampling period.

TABLE 3.7 – Outputs from multiple regressions between sedimentary characteristics and both the trawling intensity and the sedimentary layer. “Var.” indicates the percentage of variance explained by the regression. "P-value" correspond to the p-value from the variance analysis (anova) used to compare the raw mean square to the residual mean square. Asterisks denote the p-value of the different tests : 0$<***<$ 0.001 $<**<$ 0.01 $<*<$ 0.05. ns : non-significant.

	May-June			**August**		
	Slope	**Var.**	**P-value**	**Slope**	**Var.**	**P-value**
Mud						
Trawling	-0.0013	0	ns	-0.0016	0	ns
Layer	0.0002	1	ns	-0.0004	0	ns
Trawling x layer	0.0005	1	ns	0.0002	0	ns
Sorting						
Trawling	-2.6	4	ns	-5.7	11	***
Layer	1.6	0	ns	-2.1	0	ns
Trawling x layer	-0.5	0	ns	0.2	0	ns
Pheopigment concentration						
Trawling	-0.15	0	ns	-0.05	3	ns
Layer	-0.32	22	***	-0.24	13	***
Trawling x layer	0.03	2	ns	0.02	5	***
C :N ratio						
Trawling	0.09	0	ns	-0.23	1	ns
Layer	0.08	0	ns	-0.19	0	ns
Trawling x layer	-0.03	1	ns	0.05	6	***

3.3.3 Effects of bottom-trawling on benthic communities

Macrofauna First, linear models of regressions have been computed to examine the link between univariate descriptors and the trawling intensity (figure 3.19 and table S1). They revealed an increase of macrofauna evenness (+8%) as well as a decrease of species richness (-20%) and abundance (-39%) over the gradient of trawling intensity. Significant relationship between evenness and trawling has been observed in May-June whereas significant relationships with the species richness and abundance have been observed in August. No significant relation has been observed between the biomass and the trawling intensity, whatever the sampling period.

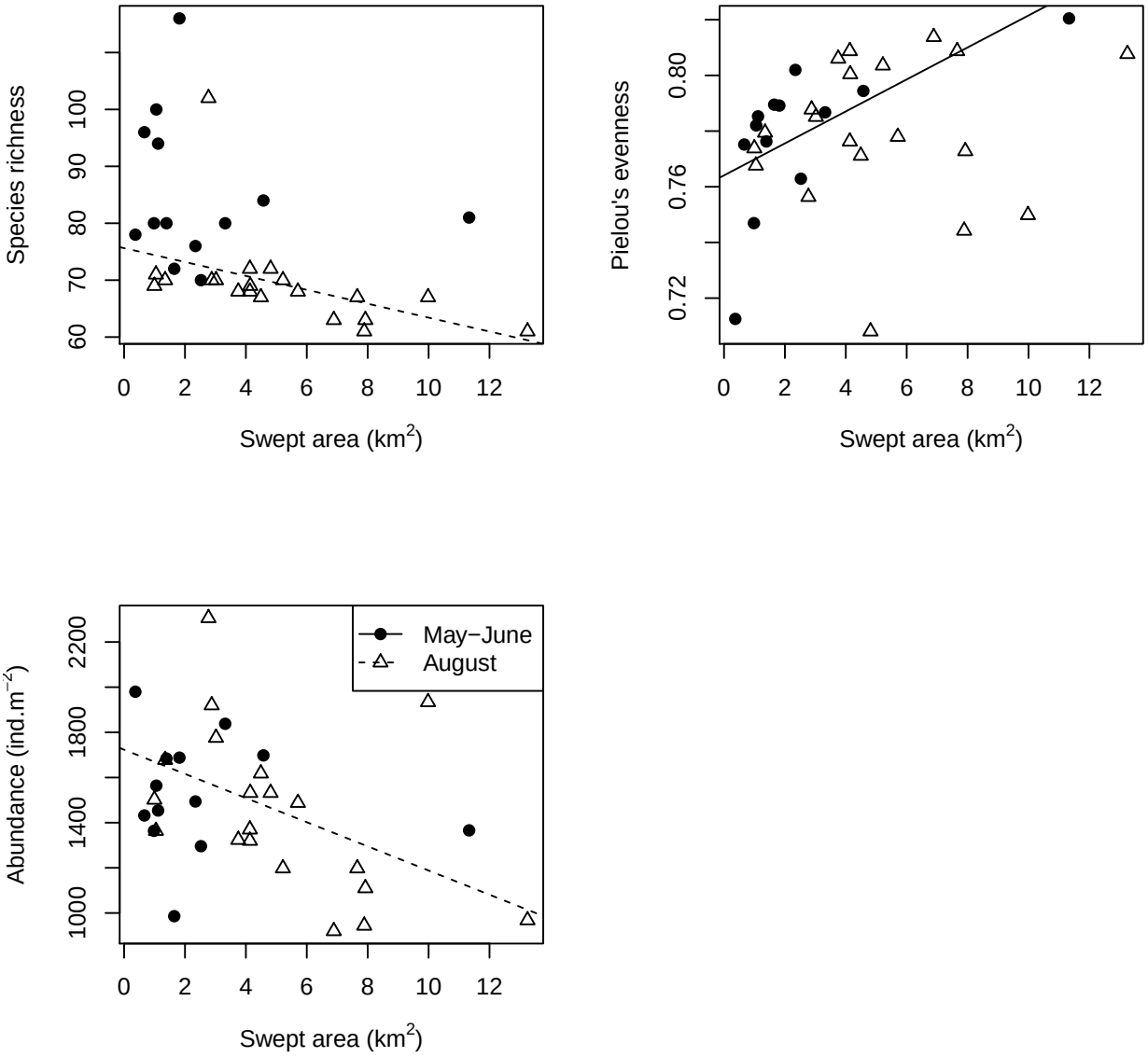


FIGURE 3.19 – Relationships between trawling intensity and univariate descriptors of the macrobenthic community. Only significant relationships are drawn (linear regressions).

Then, a second serie of linear regressions has been performed after removing the effect of the substratum (sediment sorting, pheopigment concentration and C :N ratio). By so doing, we did not found any significant relation between the trawling intensity and the residuals from species richness, diversity, abundance and biomass, whatever the sampling period (table S1). Conversely, the positive relation between the trawling intensity and the evenness was still significant in May-June.

Finally, the nMDS (figure 3.20) showed that in May-June, fluctuations in the macrobenthic community structure were mostly due to the abundance of Magelona alleni, as well as several cirratulidae and lumbrineridae species. Cirratulidae seemed to exhibit the highest abundances in stations where the highest pheopigment concentrations were found. *M. alleni* and *Poecilochaetus serpens* seemed to exhibit the highest abundances in the most trawled areas. No clear pattern appeared for the other species. In August, the macrobenthic community appeared relatively more heterogeneous than in May-June. Especially, *M. alleni*, *Aricidea* sp. and A. alba exhibited the highest abundances in the most exploited areas. Conversely, *T. stroemii*, *S. kroyeri* and *A. gunneri* tended to display the highest abundance at stations with a low trawling intensity. Other species such as *Notomastus latericeus*, *Ophelina cylindricaudata*, *Gallardoneris iberica*, *Aricidea* sp. and several Cirratulidae as well as as several nematodes also showed maximal abundances at stations of low trawling intensity. *A. alba* and *S. kroyeri* also displayed the highest abundances at stations that presented the highest pheopigment concentration and C :N ratio. Conversely, the abundances of *M. fragilis* and *L. cingulata* seemed to be negatively influenced by the pheopigment concentration and the C :N ratio. We also observed that the abundances of *A. gunneri*, *N. latericeus* as well as the abundances of several nematodes were the highest at stations where the sorting index showed the highest values. Conversely, the abundances of *M. alleni* showed the highest abundance at stations with the lowest sorting values.

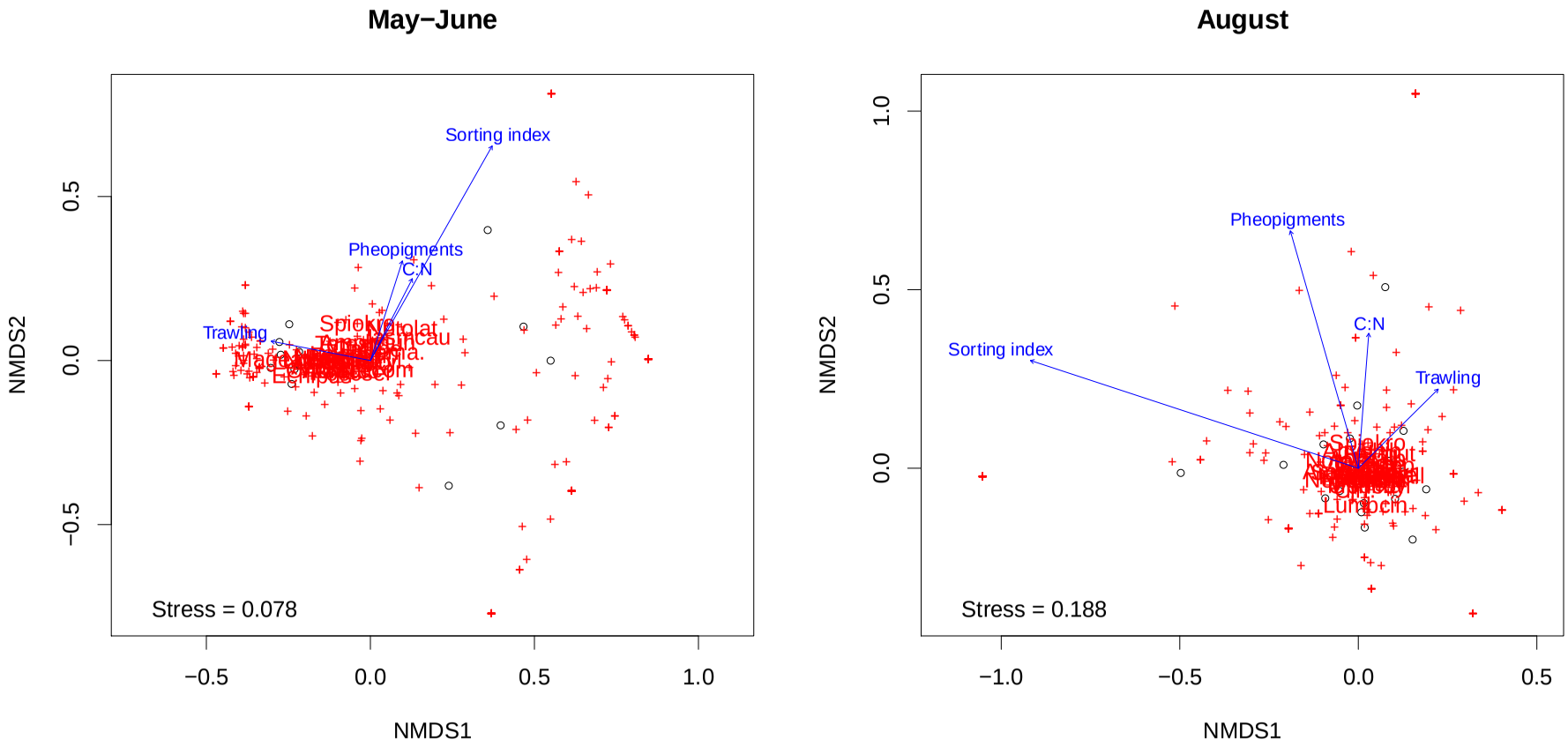


FIGURE 3.20 – Non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) on macrofauna species abundances. Only species contributing to more or equal to 1% of the abundances were used. Abundance data were log+1 transformed. Codes of species are given in theTable 3.5. The trawling intensity as well as the sedimentary characteristics were superimposed on the ordination and are represented by blue arrows. Length of each arrow is proportional to its correlation with the ordination : best predictors have the longest arrow.

Megafauna Linear models of regressions revealed a significant increase of species richness and biomass with the increase of trawling intensity, in May-June (figure 3.21 and table S2). Indeed, they respectively increased by 98 and 864% over our gradient of trawling. Nevertheless, the relationship between the biomass and the trawling intensity was not observed by removing the target species *N. norvegicus* from our analysis (not shown). No significant relation with the trawling intensity were found in August, whatever the univariate descriptor and even when removing *N. norvegicus* from the analyses. The diversity, the evenness and the abundance were never correlated to the trawling intensity. When removing the effect of the sedimentary characteristics that were significantly correlated to trawling, only the significant relation between the trawling intensity and the biomass appeared significant, but not when excluding *N. norvegicus* from our dataset.

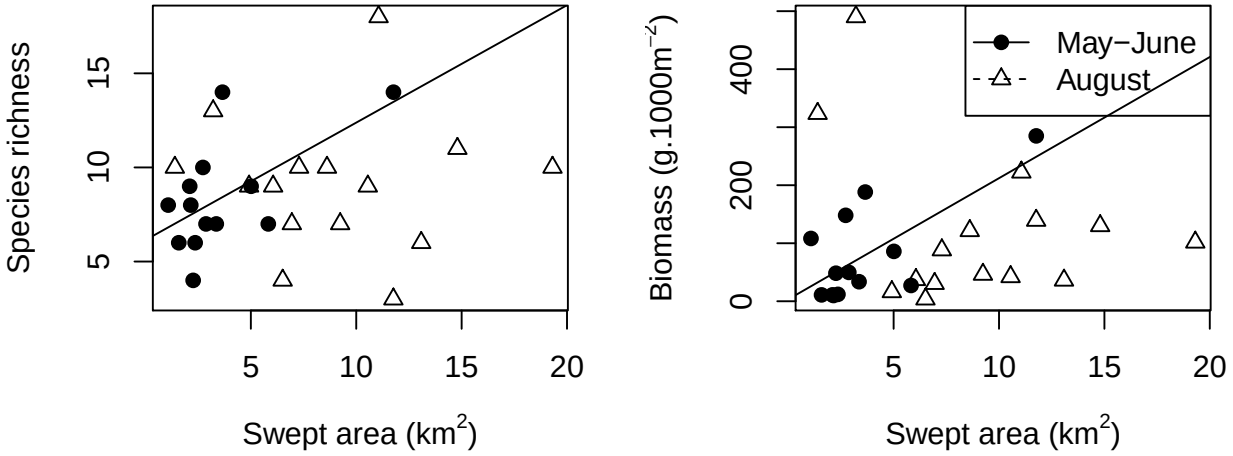


FIGURE 3.21 – Relationships between trawling intensity and univariate descriptors of the megabenthic community. Only significant relationships are drawn (linear regressions).

The nMDS (figure 3.22) revealed that stations with the highest trawling intensity also exhibited the highest abundance of *Liocarcinus depurator*, *Crangon allmani*, *N. norvegicus*, *Goneplax rhomboides*, *Chlorotocus crassicornis*, *Luidia ciliaris* and *C. pagurus*. Conversely, stations with the lowest trawling intensity exhibited the highest abundance of *P. phosphorea*, *F. quadrangularis*, *L. celtica*, *Astropecten irregularis* and *Munida spp.* Note that *Ophiura ophiura* exhibited the highest abundance in areas with the highest pheopigment concentration in May-June but not in August.

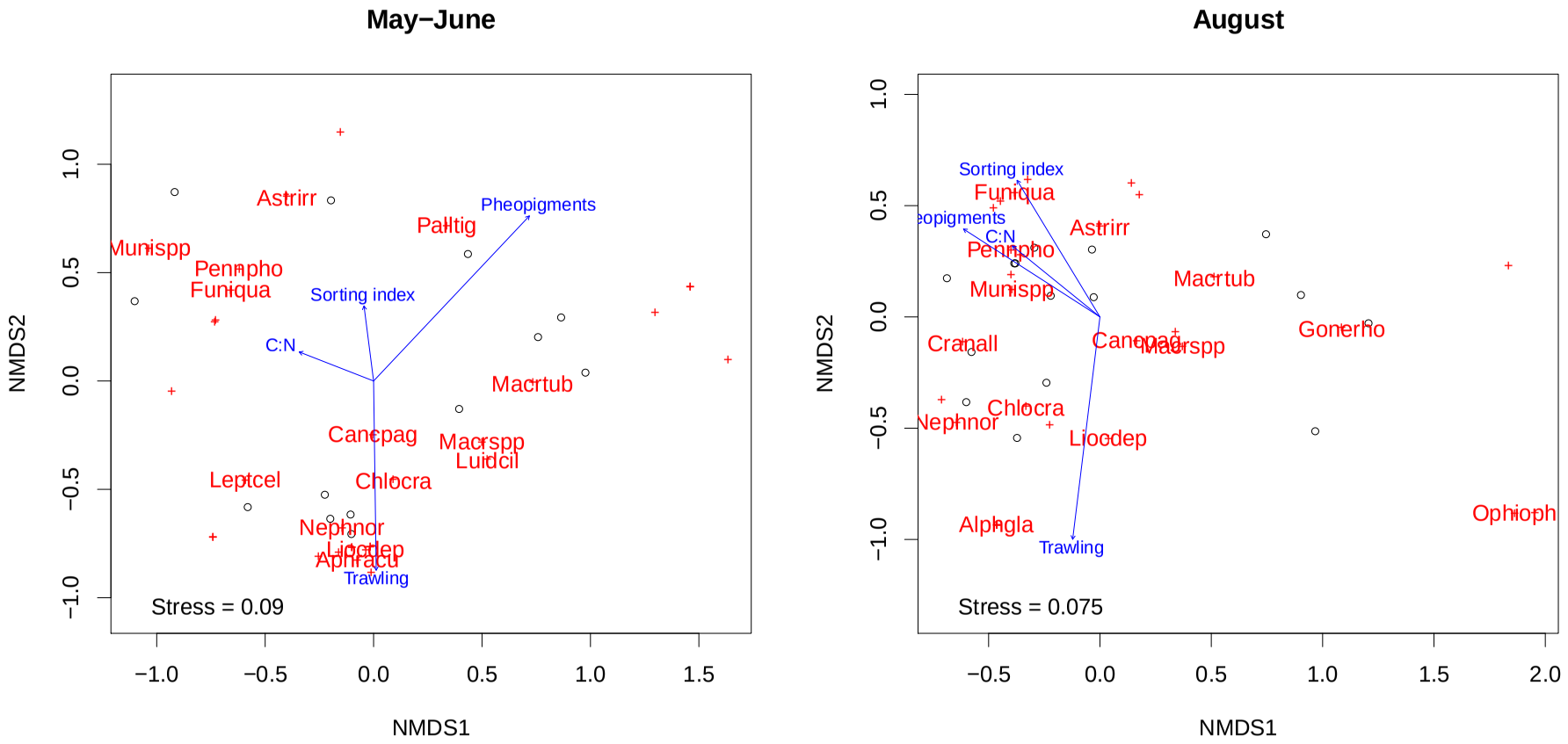


FIGURE 3.22 – Non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) on megafauna species abundances. Only species contributing to more or equal to 0.5% of the abundances were used. Abundance data were log+1 transformed. Codes of species are given in theTable 3.6. The trawling intensity as well as the sedimentary characteristics were superimposed on the ordination and are represented by blue arrows. Length of each arrow is proportional to its correlation with the ordination : best predictors have the longest arrow.

3.4 Discussion

One former study conducted at the GV scale revealed significant distinct trawling intensity ranges between megabenthic assemblages, suggesting the involvement of this activity on the benthic community structure. Nevertheless, because of strong co-variations between the trawling intensity and the habitat characteristics (mainly depth and sediment classes), the role played by trawling could not have been indisputably proven since a potential confusion with the effects of the environment could not be excluded. The present study aimed at addressing this issue by focusing on a restricted part of the GV that minimized the variations of the environmental characteristics while maximizing the gradient of trawling intensity. Indeed, the investigation confirmed the narrow range of the environmental data assessed through hydrodynamic model and of the sedimentary characteristics measured. Moreover, the VMS data analysis on the study area offered a wide range of trawling intensities.

3.4.1 Benthic communities of strongly exploited areas

Most of the species determined here were common to several soft sediments sites of continental shelves of the north-eastern European waters (Bergman and van Santbrink, 2000; Callaway et al., 2002; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 1999; Reiss et al., 2009a; Zühlke et al., 2001), for both macro- and mega-invertebrates. Especially, megafauna typically belonged to the seapens and burrowing megafauna community described by Hughes and Atkinson (1997) around the British Isles. This habitat occurs extensively in sheltered basins of fjords, sea lochs, voes and in deeper offshore waters such as the North Sea and Irish Sea basins (OSPAR other agreement 2008-7). Seapens and burrowing megafauna community is considered threatened and/or declining by the Ospar commission.

The "Grande Vasière" (GV) of the northern Bay of Biscay has been fished for decades (Pérotin, 1911; Roché, 1892) and our studied area showed a trawling intensity until 10 times higher than those reported in the North Sea and Irish Sea (Eigaard et al., 2015). As such, macrofauna was dominated by several deposit-feedeers such as *M. fragilis*, *T. stroemii*, *A. alba* and *S. kroyeri* whereas megafauna was dominated by some burrowing predator-scavengers such as *N. norvegicus* and *Munida spp.* The dominance pattern of these trophic guilds is characteristic from trawled areas (Bremner et al., 2003a; de Juan et al., 2007; Hinz et al., 2009; Kenchington et al., 2007). They could respectively benefit from an increase of organic matter in the sediment column (Frid et al., 2000) and from the organisms damaged and/ or extracted from the sediment when trawl pass (Bergmann et al., 2002; Bozzano and Sardá, 2002; Groenewold and

Fonds, 2000; Rumohr and Kujawski, 2000). Predator-scavengers could also benefit from fishing discards although the importance of discards in their diet is still controversial (Catchpole et al., 2006; Kaiser and Hiddink, 2007; Lassalle et al., 2011). Seapens such as *P. phosphorea* and *F. quadrangularis* and the crinoids *L. celtica* are considered highly vulnerable to fishing because their large size, their emergent position above the substrate and/or their fragile structure they make them likely to be damaged or uprooted when trawl pass (Tillin et al., 2006). Several studies have thus evidenced their decline in trawled areas (Bremner et al., 2003a; de Juan et al., 2007; Greathead et al., 2005; Jennings et al., 2002; Kenchington et al., 2007; Pommer et al., 2016; Tillin et al., 2006). Here, these species displayed low abundances and biomass. Their populations could have been greatly reduced since the first trawling events in our studied area since a small trawling intensity could be sufficient to considerably impact them. Indeed, a study performed by Tillin et al. (2006) in various habitats of the North Sea (25-153 m, muddy to gravely muddy sediments) found a decrease of the biomass of sessile organisms (including seapens) from 1000 g.1000m^{-2} to around 100 and until 1 g.1000m^{-2} when the trawling intensity passed from 0.1 to 1-10 year^{-1}, depending on the site. To compare, the trawling intensity at our studied area was around 7 times higher than those estimated by Tillin et al. (2006). Consequently, and as suggested by Blanchard et al. (2004), the megabenthic communities of our studied area may have been shaped by decades of fishing, through the removal of the most vulnerable species.

3.4.2 Bottom-trawling effects on sedimentary characteristics

No correlation between the mud content and the trawling intensity has been observed. This is not consistent with some studies that evidenced a decrease of the mud fraction in trawled areas (e.g. De Madron et al., 2005; Palanques et al., 2014). Nevertheless, their results could be associated to particular hydrological conditions, favouring the advection of the smallest sedimentary fractions resuspended when trawl pass. Our previous analysis, conducted at the GV scale, revealed a low speed of the bottom current. Hence, hydrological conditions at our studied area may favour sedimentation rather than sediment advection. A study performed close to our study area by Mengual et al. (2016) also did not evidence any significant relation between the trawling intensity and grain size. Conversely, we found an increase of sediment sorting with the increase of trawling intensity. A study performed by Trimmer et al. (2005) have obtained similar results in the North Sea, over a gradient of trawling intensity and suggested that the continual sediment resuspension by trawling, without significant advection, could be responsible for the

increase of sediment with trawling. We observed an increase of the pheopigment concentration as well as an increase of the C :N ratio, in relation with both the depth of the sedimentary layer and the trawling intensity. These results match up closely from those obtained by Sciberras et al. (2016) in the Irish Sea. Indeed, they found an increase of chlorophyll a concentration and an increase of the ammonium concentration in the pore-water, deeper than 5 cm below the sediment surface, in muddy sediments. Hence, as also suggested by Sciberras et al. (2016), our results suggest that, by ploughing the seabed, bottom-trawling could bury some amount of organic matter in the sediment.

By reworking the superficial sedimentary layers bottom-trawling may act as an extreme bioturbator (Duplisea et al., 2001). The comparison between the densities of *B. lyrifera* we obtained (around 1.5 ind.m^{-2}) with those used experimentally by Lohrer et al. (2005), suggest that this bioturbating species, reworked a a volume of sediment equivalent to 420 cm^3.m^{-2}.jour^{-1}. A rough estimate, based on the mean trawling intensity observed in our studied area (7.6 year^{-1}) and supposing that trawling impact the 1 to 5 cm below the sediment surface, give a volume of reworked sediment equivalent to 200 to 1000 cm^3.m^{-2}.jour^{-1}, i.e. 0.5 to 2.4 times the volume reworked by *B. lyrifera*. Bioturbation is considered as a key ecosystem functions since it control several ecosystem processes. Indeed, a study performed in mesocosm by Olsgard et al. (2008) highlighted that bioturbators such as *B. lyrifera* enhance the efflux of silicate and nitrate/ nitrite at the sediment-surface interface. Hence, by acting as a bioturbators, bottom-trawling could deeply impact certain biogeochemical processes at the sediment-surface interface. Moreover, several authors suggest that the burial of organic matter in the sediment is also likely to impact certain biogeochemical processes such as organic-matter remineralization and nutrient cycling (Sciberras et al., 2016; Trimmer et al., 2005). Trimmer et al. (2005) measured an increase of organic matter remineralization rates via sulphate reduction at high trawling disturbance areas. Further investigations at our studied area should be performed in order to assess the effect of bottom-trawling on biogeochemical processes.

3.4.3 Bottom-trawling effects on benthic communities in a strongly exploited area

Sediment has long-term recognized as one of the main structuring factor of benthic communities in soft bottoms (Gray, 1981). Indeed, a study performed by Dutertre et al. (2013) in coastal areas of the Northern Bay of Biscay, suggests that even small variations of sedimentary characteristics could have detectable effects on the benthic community structure. The main

objective of the present study was to assess the effects of trawling on the benthic communities structures. Especially, we tried to discriminate the effects which fall under sedimentary characteristics modifications from all the other potential effect of trawling.

Early size-based models suggest that trawling enhance small organisms macrofaunal through a decrease of competition with the larger organisms (Duplisea et al., 2002). Nevertheless, it is increasingly recognized that high levels of trawling reduce both small and large organisms, even if the magnitude of this decline varies according to the size of the organisms (Hiddink et al., 2016, 2006; Hinz et al., 2009; Johnson et al., 2015; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b). Hence, our results are relatively consistent with the literature as we observed a decrease of macrofaunal richness and abundance with the increase of trawling intensity. Indeed, some studies performed in the North Sea (Jennings et al., 2001a; Reiss et al., 2009b) and the Irish Sea (Hinz et al., 2009) have observed a decrease of macrofaunal abondances, biomass and/or species richness over gradients of trawling intensity. However, no significant relationship with trawling has been observed by removing the effect of the sedimentary characteristics which suggests that modifications of sedimentary characteristics represent the main adverse impact of trawling on macrobenthic communities. In a larger extent, a study performed by Hily et al. (2008) at our studied area and using semi-quantitative dredges, evidenced deep modifications of the macrobenthic community structure between the end of the 60s (Glémarec, 1969) and the early 2000s. These changes were also associated to large modifications of the sedimentary structure as they observed a decrease of the finest sedimentary fractions. Here, the mud content (around 17%) was slightly lower than those observed early 2000s (around 19% Le Loc'h, 2004) but our study did not provide evidence that these changes result from trawling since no significant relationship with mud has been observed. However, it is possible that trawling still impacts the macrobenthic community structure through the modifications of other sedimentary characteristics such as the sediment sorting and the burial of organic matter, not considered by Hily et al. (2008) and Glémarec (1969). Further investigations, based upon a similar protocol than historical studies (semi-quantitative dredges) are needed in order to evaluate trends in the evolution of the macrobenthic community structure.

Multidimensional analyses suggest that the response of macrobenthic species to trawling depends from a balance between (i) the impact of sediment sorting modifications and (ii) the increase of organic matter in the sediment. This could conduct to some paradoxes such as the increase of the abundance of certain vulnerable species, such as *A. alba*, *S. kroyeri* and *T. stroemii*, in highly exploited areas. Indeed, Bergman and van Santbrink (2000) evidenced that the mortality of the bivalve *A. alba* could reach 38% after a single 4m beam trawl pass. *S. kroyeri*

and *T. stroemii* are tube-dwelling polychaetes. As mentioned for seapens, and all proportion guarded, theses sessile species, which emerge from the substrate, are more likely to be physically impacted by the fishing gears than those living within the sediment. A study performed by de Juan et al. (2007) in the Mediterranean sea have thus observed higher abundance of tube-dwelling polychaetes (Pectinaridae, Terebellidae and Serpulidae) in an undisturbed area compared to an adjacent trawled area.These deposit feeders could benefit from a greater food supplies by trawling and it seems here that such positive effects could exceed the negative effects induced by the physical disruption. Conversely, sediment characteristics modifications by trawling could paradoxically reduce the abundance of little vulnerable species. Indeed, nematodes are small organisms that are highly productive and could complete their entire life cycle in few weeks Gee and Warwick (1984). As such, they were expected to withstand high mortality rates. However, we observed a decrease of their abundance when the trawling intensity increased. This result agrees with a study performed by Hinz et al. (2008) in the Irish Sea and in the North Sea. Indeed they found a decrease of nematode abundance, production, and genus richness, in response to trawling. Multivariate analysis showed that the decline of nematodes was associated with a lower sediment sorting induced by trawling. Such infaunal species that move between the sediment particles could be greatly impacted by the increase of sediment sorting by bottom-trawling since it could reduce the porosity and thus, could impeding their deplacement. Hinz et al. (2008) have also suggested a similar mechanism. Our findings stress the importance to couple size-based models to (i) some physical models that predict the response of sedimentary characteristics to an increase of trawling intensity and (ii) to some biological models that predict the response of benthic communities to changes in sedimentary characteristics. This should greatly improve predictions at high levels of trawling intensity. Moreover, it means that management measures that aim at mitigating the impact of trawling on the benthic habitat (sedimentary characteristics) should have higher priority.

Megafauna response to trawling showed a different pattern than macrofauna. Indeed, while several negative relationships with trawling have been observed for macrofauna, species richness and biomass of megafauna increased with the trawling intensity. This pattern seemed to be not related to changes in sedimentary characteristics since the significant relationships between megafauna and trawling have been observed in May-June whereas the significant relationships between trawling and sedimentary characteristics have been observed in August. Positive relationships between the richness and biomass of megafauna contrast with results from the literature. Indeed, both size-based models (Duplisea et al., 2002; Hiddink et al., 2006; Queiros et al., 2006) and field studies (Buhl-Mortensen et al., 2016; Hinz et al., 2009; Jennings et al.,

2001a) showed a decrease of megafauna biomass, abundance and/ or species richness when the trawling intensity increase. For instance, a study performed Buhl-Mortensen et al. (2016), showed a decrease of both the density and diversity of the megabenthos over a gradient of trawling effort in the continental shelf of the Barents Sea. These relationships were detectable in both hard and sandy substrate, but not in muddy sediments. These decreases were mostly associated with the decline of large and sessile organisms such as sponge, seapens (*Funiculina quadrangularis*), tube dwelling polychaetes (*Ditrupa arietina*) and spatangues (*Spatangus purpureus*). Nevertheless, we assumed that the megabenthic community of our studied area has been shaped by decades of trawling, through a strong decline of the most vulnerable organisms. Hence, remaining species could benefit from food supplies by trawling. Consequently, the increase of species richness with trawling may reflect a short term aggregation of predator-scavengers, as observed by several authors (Bergmann et al., 2002; Bozzano and Sardá, 2002; Groenewold and Fonds, 2000; Rumohr and Kujawski, 2000). Their response may depend from a balance between (i) predator-scavengers' mortality rates (ii) predator-scavengers' mobility and (iii) prey's availability. Indeed, multivariate analysis revealed that stations with the highest trawling intensities displayed the highest abundances of very mobile organisms (e.g. *C. crassicornis*, *C. allmanni*) that could quickly move towards trawled areas. Conversely, stations with the lowest trawling intensities exhibited the highest abundances of less mobile organisms such as several starfishes (*A. irregularis* and *L. ciliaris*) that could be attract in trawled areas (Mangano et al., 2015) but that could also be damaged when trawl pass (Kaiser and Spencer, 1996). The increase of megafauna biomass with trawling could be an artifact due to fishermen' behavior that target *Nephrops* which dominated the biomass in May-June. Indeed, this pattern has not been observed in August, when *Munida* spp., which is not targeted by the GV fishery, dominated the biomass of megafauna. A similar "false-positive" has also been obtained by Moritz et al. (2015) in the shrimp fishery of the Gulf of St Lawrence (Canada). Indeed, they observed an increase of megafauna biomass with the increase of trawling but the commercial shrimp *Pandalus borealis* dominated the bulk of the biomass. The change in the dominance pattern between *Nephrops* and *Munida* between the two sampling period suggests a sharp decrease of *Nephrops* population. This matched with a decrease of the trawling intensity in August. *Nephrops* is considered relatively resistant to the physical harvesting (Johnson et al., 2013) because its deep burrows (until 30 cm, Rice and Chapman, 1971) may offer an efficient protection. However, a study performed by Hiddink et al. (2016) observed a sharp decrease of this species in the North Sea, in relation with an increase of the trawling intensity. They observed that the catch tended towards zero when the trawling intensity reached 6-8 year^{-1}. This threshold almost corresponded

to the trawling intensity observed in August. Hence, despite the relative resistance of *Nephrops*, the high level of trawling pressure exerted on the GV could be sufficient to adversely impact the main target species, at least seasonality, in the GV which could induce a redistribution of the trawling pressure, out from our studied area.

3.5 Conclusion

We observed an increase of the megafaunal species richness and biomass as the trawling intensity increased. These patterns were mostly imputable to a greater food availability for predator-scavengers that dominated the megabenthic communities and that are knwon to aggregate after trawl pass. However, these effects were transcient and seasonal.

Our results showed contrasted effects of bottom trawling on macrofaunal species. Indeed, we observed a decrease of species richness and abundance as the trawling intensity increased whereas the evenness of the macrobenthic community increased with the trawling intensity. Relationshsips were seasonal and seemed mostly imputable to modifications of the sediment characteristics by bottom trawling (also seasonal). This sometimes resulted in paradoxal responses of certain macrobenthic species, such as a decrease of poorly vulnerable species in highly trawled areas (e.g. nematods) which suggests that indirect effects of trawling (i.e. modifications of the habitat) have a greater impact that its direct effects (i.e. mortality of the organisms when trawl pass). Consequently, the use of fishing gears (e.g. "jumpers") that reduce the footprint of trawling on the seabed may considerably mitigate the adverse impact of trawling.

Le chapitre trois a permis de mettre en évidence des relations entre les caractéristiques sédimentaires et l'intensité du chalutage. Ces relations variaient selon les caractéristiques sédimentaires considérées, la profondeur du sédiment et/ ou les périodes d'échantillonnage. La mise en relation de la structure des communautés avec l'intensité du chalutage a montré des relations variables selon le compartiment benthique, la période d'échantillonnage et selon que l'effet des caractéristiques sédimentaires avait été conservé ou non. Plusieurs relations positives entre la mégafaune et l'intensité du chalutage ont été observées tandis que les relations entre la macrofaune et le chalutage étaient principalement négatives. En faisant l'hypothèse d'une causalité entre les caractéristiques sédimentaires et le chalutage, nos résultats suggèrent que cela représenteraient le principal facteur de modification de la structure macrobenthique. En revanche, cela ne semblait pas impacter la mégafaune.

Le quatrième chapitre de cette thèse se focalise sur les effets du chalutage sur le fonctionnement de l'écosystème benthique (**H1**). Il se base sur l'analyse des traits biologiques des organismes macro- et mégabenthiques provenant d'une base de données construite par plusieurs benthologues européens. La diversité fonctionnelle sera estimée à l'aide de 3 indices. De plus, plusieurs groupes fonctionnels seront identifiés à l'aide de la méthode du "codage flou". Les indices de diversité fonctionnels ainsi que les caractéristiques de chaque groupe fonctionnel seront mis en relation avec l'intensité du chalutage. Afin de prendre en compte les différentes échelles temporelles dans les réponses fonctionnelles, l'intensité du chalutage, estimée à partir des données VMS, sera estimée à court, moyen et long terme.

H1. Le chalutage modifie le fonctionnement de l'écosystème en modifiant la diversité fonctionnelle

Chapitre IV

Functional response of a benthic ecosystem to bottom-trawling gradients in a context of decades of fishing

Alexandre E. Robert, Hervé Le Bris, Stanislas F. Dubois, Lucas Pinsivy, Pascal Laffargue

Article soumis au journal PlosOne

4.1 Introduction

Global biodiversity loss and its impacts on goods and services provided to humanity is a major concern in the 21st century (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2012; Worm et al., 2006). Among threats to marine environments (e.g. pollution, watershed alteration, physical alteration of coasts Gray, 1997), bottom trawling is often considered as a major source of disruption of benthic ecosystems on continental shelves (Collie et al., 2000; Hiddink et al., 2006; Kaiser et al., 2006; Thrush and Dayton, 2002). The magnitude of bottom-trawling effects varies according to habitat, natural sources of disruption (Diesing et al., 2013; Hiddink et al., 2006; van Denderen et al., 2015a) and design of fishing equipment (Guyonnet et al., 2008; Mengual et al., 2016). Most studies agree that bottom trawling changes the structure of benthic communities and reduces their biomass and diversity (Ball et al., 2000; Blanchard et al., 2004; Buhl-Mortensen et al., 2016; Frid et al., 2000; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Mangano et al., 2014; Queiros et al., 2006 but see Moritz et al., 2015; Sciberras et al., 2016). Benthic community structure can change due to non-random loss of species. Bottom trawling can overexploit targeted species, sharply reducing biomass of their stocks (Pauly, 2008; Thurstan et al., 2010). Bottom trawling is likely to damage certain fragile species. Overall, vulnerability of benthic organisms depends on their size, life span and location on or in the seabed (Blanchard et al., 2004; Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Duplisea et al., 2002; Hermsen et al., 2003; Jennings et al., 2001a; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). Several authors have observed a decline in certain populations of sessile, epifaunal, filter-feeding and large organisms when trawling intensity (TI) increases. Small organisms seem to be less vulnerable because their high reproductive rates allow them to withstand high mortality rates (Brey, 1999). Highly trawled areas are often dominated by opportunistic organisms such as deposit feeders and predator-scavenger invertebrates (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). Bottom trawling may change benthic community structure indirectly by altering the benthic habitat. For instance, by plowing the seabed, bottom trawling is likely to homogenize its topography over a large spatial scale (Thrush et al., 2006, 2001). Bottom trawling can also resuspend the superficial sediment layer (Dellapenna et al., 2006; De Madron et al., 2005; Ferré et al., 2008; Palanques et al., 2014), which is likely to affect sediment properties (e.g. texture, sorting, porosity) and certain biogeochemical processes (e.g. organic-matter remineralization, nutrient cycling Duplisea et al., 2001; Sciberras et al., 2016; Trimmer et al., 2005). Growing evidence suggests that changes in community structure can modify functional diversity and ecosystem functioning (Hooper et al., 2005; Schmera et al., 2017). Several stu-

dies have observed that bottom trawling can change benthic production (Duplisea et al., 2002; Hermsen et al., 2003; Jennings et al., 2002, 2001a; Queiros et al., 2006) and trophic relations (Jennings et al., 2001c). Several authors also suggested that bottom trawling can greatly impact certain ecosystem functions and processes (e.g. nutrient recycling, sediment reworking) supported by key engineer species such as bioturbators (Coleman and Williams, 2002; Hiddink et al., 2016; Jennings et al., 2001a; Mangano et al., 2014; Pommer et al., 2016). Although previous studies focused on certain ecosystem functions and processes, only a few considered impacts of bottom trawling on overall ecosystem functioning (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). These latter studies performed biological trait analysis of organisms, assuming that traits are proxies of ecosystem functions (Bremner, 2008). Then, promising functional diversity indices (Villeger et al., 2008) were specially designed to summarize patterns of species distribution in functional trait space (Mason et al., 2005). As mentioned in the recent review by Schmera et al. (2017), studies on functional diversity indices focused mostly on mathematical means of measuring functional diversity and the underlying conceptual framework. These indices were seldom tested in field experiments and, to our knowledge, were never used to infer effects of bottom trawling on benthic ecosystem functioning. The present study assesses effects of bottom trawling on ecosystem functioning of a muddy sand area that experienced decades of bentho-demersal fishing. We used a functional approach based on biological trait analysis of benthic invertebrate species. First, synthetic functional diversity indices were calculated by assuming that bottom trawling changes species' positions within functional trait space. Then, to provide better insight into ecosystem functions that could be improved or weakened by bottom trawling, we focused on functional groups identified via an ordination method. We assumed that species with similar trait compositions perform similar functions within the benthic ecosystem and that responses to bottom trawling vary among functional groups. As components of the benthic invertebrate community, macro- and megafauna were included to consider a wider range of traits that could best assess benthic ecosystem responses to bottom trawling. Because of the lack of pristine area, this study was based on gradients of trawling intensity (TI). They were estimated using Vessel Monitoring System (VMS) data that provide high-resolution maps of trawling activity. TI was assessed using different temporal scales, varying from one week to one year, to account for short- and long-term biological processes and the seasonality of trawling (van Denderen et al., 2015b).

The main hypothesis was that functional diversity indices and that biological parameters (*e.g.* richness, biomass...) of each functional group decrease as bottom-trawling increases.

4.2 Materials & Methods

4.2.1 Area investigated

The northern continental shelf of the Bay of Biscay (French Atlantic coast) has been at the core of an intensive benthic-demersal fishery for more than 90 years (Pérotin, 1911; Roché, 1892). Main target species are hake (*Merluccius merluccius*), sole (*Solea solea*) and Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). They are caught mostly in twin otter-trawls, which currently constitute 70% of the trawls used along the French Atlantic coast (Leblond et al., 2014). The main fishing ground is located in the "Grande Vasière" (GV) in the northern part of the bay (figure 4.23). This 8774 km^2 area extends over 250 km along the 100 m isobath (from the Glenan Islands to the Rochebonne shelf) and is almost 30 km wide. It has a narrow range of depths (50-150 m), stable bottom temperatures (around 11 $^\circ$C) and salinity (34.5 psu) and low wave energy and tidal currents (Planque et al., 2004). Its bottom is covered by a mosaic of soft sediments (Dubrulle et al., 2007). The present study was conducted in the mid-eastern part of the GV, close to Belle-Ile Island (47°8' N, 3°34' W). Sampling was restricted to an area of a few dozen km^2 on muddy sand sediment with homogeneous habitat characteristics (Table 4.8). TI reflected gradients that occur at the fishery scale. During the main fishing period, two surveys were conducted : 23 May to 1 June 2013 and 21-29 August 2013.

TABLE 4.8 – Characteristics of the study area ($mean \pm standard - deviation$). Sediment characteristics correspond to those in the upper 10 cm of sediment. All other environmental characteristics were averaged over the year 2013.

Environmental characteristics	$Mean \pm SD$	**Source of data**
Depth (m)	-103 ± 5	GEBCO database (www.gebco.net)
Bottom temperature ($^\circ$C)	12.42 ± 0.07	Output of the MARS 3D model (www.previmer.org)
Bottom salinity (psu)	35.63 ± 0.03	
Bottom current ($m.s^{-1}$)	0.092 ± 0.006	
Bed Shear Stress ($N.m^{-2}$)	0.027 ± 0.002	(Mengual et al., 2016)
Mud % (<63 μm)	19.2 ± 6.6	Present study (Reineck box corer)
Sorting index	212 ± 62	
Phaeopigment concentration ($\mu g.g^{-1}_{sediment}$)	3.0 ± 1.3	
C :N ratio	8.1 ± 1.7	

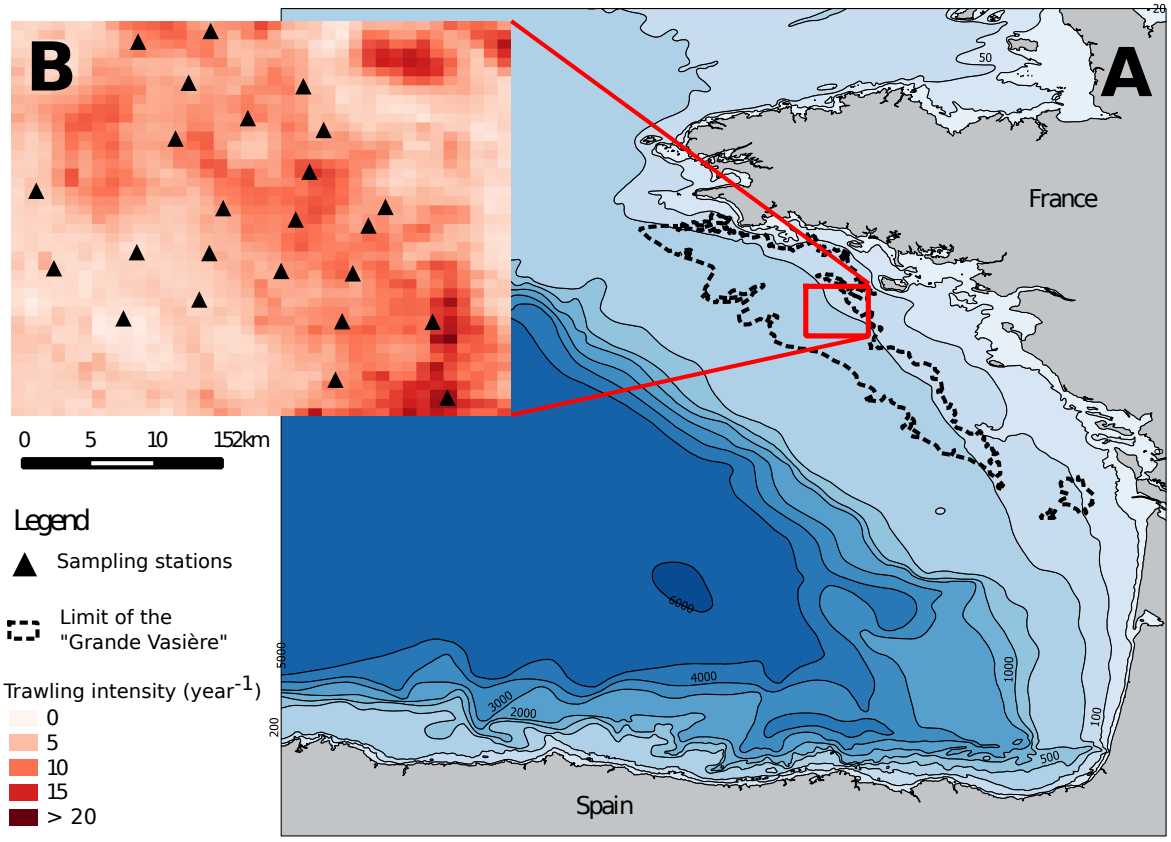


FIGURE 4.23 – Map of trawling intensity in the study area (red rectangle), superimposed onto a map of the "Grande Vasière" fishing grounds of the French Atlantic coast. Bottom-trawling intensity was defined from Vessel Monitoring System data aggregated (sum) for 2013. Trawling intensity is expressed as the swept area (km^2) per year for each 1-km^2 area.

4.2.2 Bottom-trawling intensity

VMS data from 2012 and 2013 were used to determine TI gradients. The VMS tracks vessels over 12 m long, providing information about their position, speed and direction. These data are recorded hourly and are aggregated to a spatial resolution of 1 km^2. Aggregation involves several algorithms that estimate the area swept each day by trawls. These algorithms were developed during the Benthis project (Hintzen et al., 2012) and mainly use the VMS tool package in R statistical software (R Core Team, 2013). Swept area (km^2) per km^2 is expressed per unit of time and represents TI. For instance, 2 day^{-1} means that a 1 km^2 area was swept twice in one day. Daily TIs for the areas that corresponded to our sampling stations were then extracted from this dataset. Previous analysis (not shown) found a strong correlation between swept area and trawling frequency (i.e. number of days of trawling per year ; Trawling frequency = 1.34 × swept area ; R^2=0.92 ; p-value <0.001). In most studies, TI is estimated by averaging

or summing VMS data over one year (Hiddink et al., 2016; Tillin et al., 2006). As explained by van Denderen et al. (2015b), this ignores temporal patterns of biological processes and distribution of trawling activity within a year. For instance, it is expected that mobile epifaunal predator-scavengers respond to the food supplied by bottom trawling at the scale of a trawling event, whereas less mobile predator-scavengers respond over a longer period. We examined the distribution of TI within a year and identified different patterns. To cover temporal scales in functional response, we summed TI over four different time scales : 1 week (short-term responses), 3 months, 6 months and 1 year before the sampling date. These aggregations roughly encompassed the multiple temporal patterns in TI distribution and the response time of biological processes. A Spearman's correlation test was used to assess correlations between the four temporal aggregations of TI.

4.2.3 Biological material

Invertebrate megafauna (>10 mm) were collected using a commercial otter-trawl (10 m horizontal opening) equipped with a reduced cod-end mesh of 20 mm when stretched. A total of 33 stations were sampled (16 in May-June 2013, 17 in August 2013). One 30-minute haul at 4 knots was performed at each station. Organisms caught were immediately frozen onboard (-20 $^{\circ}$C) and thawed in the laboratory. Invertebrate macrofauna (>1 mm) were collected using a 0.1 m^2 Day grab. Thirty-eight stations (16 in May-June 2013, 22 in August 2013) were sampled, and 5 grabs were performed at each. Grab contents were sieved onboard in a 1 mm circular mesh before being placed in a buffered formalin solution (10%). In the laboratory, samples were rinsed with fresh water, and macrofauna were extracted from the remaining sediment. A second sorting was performed using rose Bengal stain to ensure that all biological material had been collected. For each station, organisms from grabs and scientific trawling were identified as much as possible to the species level and counted. After blotting, macrofauna and megafauna were weighed (wet weight) with a precision of 10^{-5} g and 1 g, respectively. Biomass and abundance were standardized by the area sampled and expressed per m^2. To focus on organisms closely linked to the benthic environment, we excluded swimming species such as fishes and large cephalopods. Epibionts, commensal symbiotic species and colonial species (i.e. bryozoans) were also removed from the dataset because of the difficulty in adequately estimating their biomass and abundance. Few species were collected in both grab and trawl samples. To avoid attributing them to more than one functional group, we used values from the equipment that provided the highest count, as a proxy of their catchability.

4.2.4 Biological trait dataset

For biological trait analysis, based on the literature, four traits were selected to characterize responses of organisms to bottom trawling and provide a more extensive view of ecosystem functioning, while limiting redundant information (table 4.9).

The traits include (i) position of organisms in the sediment, which relates to habitat use and the potential of organisms to be damaged by passage of the trawl on the seabed ; (ii) feeding mode, which relates to resource availability and use ; (iii) living habits, which relate to sediment reworking and biogeochemical fluxes at the water-sediment interface ; and (iv) adult size (mean weight), which relates to productivity (Brey, 1999). Adult size was calculated directly from our measurements. Each trait was separated into 2-5 modalities to encompass the wide range of characteristics of macro- and megafauna. It was assumed that a combination of the traits "adult size", "living habits" and "position in the sediment" provides information about species mobility. Affinity of the organisms to these modalities was fuzzy-coded (Chevene et al., 1994) by giving them a score ranging from 0 (no affinity for a given modality) to 3 (full affinity). The fuzzy-coded matrix was provided by experts (Benthis project) and obtained from the literature. When no data were available (5% of taxa), trait modalities were coded as 0 ; consequently, these taxa took the mean trait profile of all other taxa in subsequent trait analyses (i.e. they did not contribute to potential patterns of the given trait) (Statzner and Beche, 2010). We ensured that biological trait data were available for the species that contributed more than 90% of the biomass recorded at each station. Consequently, further analysis included 318 macro-invertebrate species and 36 mega-invertebrate species.

TABLE 4.9 – Traits and modalities used for biological trait analysis.

Traits	Modalities	Sensitivity to bottom trawling	Underlying functional processes
Adult size (mean biomass, g)	Very small (< 0.001 g) Small (0.001-1 g) Medium (1-10 g) Large (10-100 g) Very large (> 100 g)	Large and long-lived organisms are physically affected by trawl passage, while small and short-lived organisms are little affected and withstand high mortality rates	Secondary production and recovery rate (Brey, 1999; Duplisea et al., 2002; Hiddink et al., 2006)
Position in the sediment	Surface Infauna	Infauna is less vulnerable than epifaunal (Tillin et al., 2006)	Habitat use
Feeding pattern	Filter feeder Deposit feeder Predator-scavenger	Predator-scavengers and deposit feeders benefit from food supplies by trawling (Tillin et al., 2006; Frid et al., 2000)	Resource use and availability
Living habits	Tube-dwelling Burrow-dwelling Free-living Sessile	Burrow-dwelling and free-living species are poorly vulnerable, while tube-dwelling and sessile species are highly vulnerable (de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006)	Small-scale habitat heterogeneity. Sediment reworking. Biogeochemical fluxes at the water-sediment interface.

4.2.5 Functional diversity and functional group characteristics

Three functional diversity indices were calculated for macro- and megafaunal communities : functional richness, functional evenness and functional divergence (Villeger et al., 2008). Functional evenness and divergence were weighted by relative species biomass. Functional richness was standardized by the "overall" functional richness, which included all species and ranged from 0-1. All indices were calculated in the R package “FD”. Because the traits were categorical (fuzzy-coded matrix), and functional indices were designed for continuous traits (i.e. actually measured), a transformation based on the method developed by Villeger et al. (2008) was applied before calculating functional richness, evenness and divergence. First, principal coordinate analysis (PCoA) was performed. Then, distances between species based on their biological trait compositions were calculated using the Gower’s distance. Species’ coordinates along the PCoA axes (a proxy of the functional space) were considered continuous traits. Then, several functional groups (i.e. species performing similar functions in the ecosystem) were identified by performing fuzzy principal component analysis (PCA) based on our fuzzy-coded matrix. This ordination technique allowed us to separate species into functional groups based on their biological trait compositions. Fuzzy PCA was performed with the R package "ade4". Species richness, the Shannon’s diversity index and log(total biomass)+1 were calculated for each functional group. Differences between functional groups were tested with a multiple comparison test after Kruskal-Wallis’ test.

4.2.6 Assessing bottom-trawling effects on ecosystem functioning

Multi-dimensional scaling of environmental variables (i.e. depth, bed shear stress, % mud, sediment sorting, sediment pheopigment concentration, C :N ratio of sediment organic matter) was performed to ensure that no station had environmental characteristics that were considered outliers. Sediment characteristics were averaged over the first 10 cm of sediment because this layer is assumed to contain most benthic organisms. Despite small gradients, preliminary analysis indicated that the environmental characteristics contributed significantly to variance in the functional diversity indices and functional group characteristics. To focus only on impacts of bottom-trawling, we removed effects of the environment by extracting residuals from these linear models. We ensured, however, that we did not remove important underlying co-variation effects of bottom trawling. A second set of linear regressions was calculated to explore links between these residuals and the four temporal aggregations of TIs (log+1 transformed). For each linear regression, forward selection, based on the significance level (p-value) and the ad-

justed coefficient of determination (R^2) (Blanchet et al., 2008), was used to retain the temporal aggregations of TIs that best fit the residuals.

4.3 Results

4.3.1 Temporal variability of bottom-trawling intensity

TI assessed during a one-month period showed strong seasonality in the distribution of trawling at the sampling stations (figure 4.24). September to March was a period of "biological recovery", exhibiting the lowest TI observed during a year ($0.22 \pm 0.25 \text{month}^{-1}$). TI increased greatly in spring (April-May), peaking in May and June (1.26 ± 1.71 and $1.45 \pm 1.26 \text{month}^{-1}$, respectively). TI tended to decrease from June to August ($0.48 \pm 0.51 \text{month}^{-1}$).

At the yearly scale, TI averaged $4.8 \pm 2.6 \text{year}^{-1}$ and ranged from $0.7 - 13.8 \text{year}^{-1}$. Spearman's correlation tests (Table S3) showed relatively high correlations between the temporal aggregations of VMS data. For macrofauna, r exceeded 0.49. For megafauna, r exceeded 0.66, except for the 1-week aggregation in August, when it was not correlated with other temporal aggregations (r = 0-0.20).

4.3.2 Functional diversity and functional group characteristics

Megafauna Functional richness estimated for megafauna exhibited relatively high variability around 0.52 ± 0.35 in May-June and August (table 4.10). Functional divergence was relatively high, at 0.72 ± 0.29. Conversely, functional evenness was relatively low, at 0.20 ± 0.11.

TABLE 4.10 – $Mean \pm standard - deviation$ of functional diversity indices for each sampling period and each biological compartment.

Biological compartment	Sampling period	FRic	FEve	FDiv
Megafauna	May-June	0.50 ± 0.33	0.21 ± 0.1	0.68 ± 0.26
	August	0.54 ± 0.38	0.20 ± 0.13	0.76 ± 0.33
	All periods	0.52 ± 0.35	0.20 ± 0.11	0.72 ± 0.29
Macrofauna	May-June	0.79 ± 0.08	0.22 ± 0.02	0.44 ± 0.19
	August	0.63 ± 0.22	0.23 ± 0.05	0.56 ± 0.18
	All periods	0.69 ± 0.18	0.22 ± 0.04	0.51 ± 0.19

The first two axes of the fuzzy PCA performed on megafaunal biological trait data explained 40% and 25% of the fuzzy-coded matrix inertia, respectively. It mostly discriminated

species according to their feeding pattern, position in the substrate and mobility (Figure 4.25). Consequently, three functional groups were identified.

The first functional group included five species, mostly medium-to-large burrowing and infaunal predator-scavengers (MLIB). It had the highest mean biomass recorded for megafauna at our sampling stations (75.3 ± 112.2g.1000m^{-2}, Table 4.11). Conversely, it had low species richness (2 ± 1 species) and diversity (0.39 ± 0.27). MLIB included mostly *N. norvegicus* and *Munida* spp., which represented approximately 99% of its biomass (Table 4.12). It is important to note that the contribution of these two species shifted between the two sampling periods. *N. norvegicus* dominated from May-June, when it represented 82% of MLIB biomass, but had declined by August, when it represented only 25% of MLIB biomass. It was replaced by *Munida* spp. (75% of the biomass) without greatly affecting total MLIB biomass.

TABLE 4.11 – Species richness (S), diversity (H') and biomass (B, g.1000m^{-2}) of each megafaunal functional group identified from fuzzy principal component analysis. MLIB : medium-to-large infaunal and burrowing predator-scavengers, LEP : large epifaunal predator-scavengers, SFF : sessile filter-feeders. Asterisks denote results of the Kruskal-Wallis test (p-value) between all functional groups for a given index : $0 <*** < 0.001 <** < 0.01 <* < 0.05$. Differences between groups were tested with a multiple comparison test and are represented by letters above each value.

Sampling period	**Variable**	**MLIB**[a]	**LEP**[b]	**SFF**[c]	**p-value**
May-June	S	2 ± 1	5 ± 2^{a}	1 ± 1^{b}	***
	H'	0.39 ± 0.25	1.19 ± 0.54^{a}	0.32 ± 0.40^{b}	***
	B	75.3 ± 118.6	34.2 ± 27.3	0.5 ± 0.8^{ab}	***
August	S	2 ± 1	5 ± 3^{a}	1 ± 1^{ab}	***
	H'	0.4 ± 0.29	1.05 ± 0.53^{a}	0.18 ± 0.31^{b}	***
	B	77.4 ± 109.5	39.2 ± 37.8	0.5 ± 1.3^{ab}	***
All periods	S	2 ± 1	5 ± 2^{a}	1 ± 1^{ab}	***
	H'	0.39 ± 0.27	1.11 ± 0.53^{a}	0.24 ± 0.36^{b}	***
	B	76.3 ± 112.2	36.8 ± 32.7	0.5 ± 1.0^{ab}	***

The second functional group included the largest number of species (n = 25), mostly large and free-living epifaunal predator-scavengers (LEP). It had intermediate values for biomass (36.8 ± 32.7g.1000m^{-2}) and the highest species richness (5 ± 2 species) and diversity (1.11 ± 0.53). LEP was dominated largely by the crab *Cancer pagurus*, which represented 62% of LEP biomass. The third functional group contained mostly six sessile and filter-feeding species (SFF) that had the lowest biomass (0.5 ± 1.0g.1000m^{-2}), species richness (1 ± 1 species) and diversity (0.24 ± 0.36) among sampling stations. SFF was represented most by the sea pen *Funiculina*

TABLE 4.12 – Relative contribution (%) of megafaunal species to the biomass of each functional group identified from fuzzy principal component analysis. MLIB : medium-to-large infaunal and burrowing predator-scavengers, LEP : large epifaunal predator-scavengers, SFF : sessile filter-feeders.

Group	**Species**	**Relative contribution (%)**
MLIB	*Nephrops norvegicus*	52
	Munida spp.	47
	Others (n=3)	1
LEP	*Cancer pagurus*	62
	Luidia ciliaris	9
	Marthasterias glacialis	7
	Others (n=22)	22
SFF	*Funiculina quadrangularis*	60
	Pennatula phosphorea	21
	Pteroeides griseum	9
	Leptometra celtica	9
	Others (n=2)	2

quadrangularis, which represented 60% of SFF biomass.

Macrofauna Macrofaunal functional richness remained relatively constant among sampling stations, varying around 0.69 ± 0.18 for both sampling periods (table 4.10). Functional evenness was relatively low, at 0.22 ± 0.04. Functional divergence had an intermediate value of 0.51 ± 0.19. The first two axes of the fuzzy PCA performed on biological traits of macrofaunal organisms explained 41% and 24% of the total inertia of the fuzzy-coded matrix, respectively (Figure 4.26). They mostly distinguished organisms based on their position in the substrate and their feeding pattern. To some extent, it also revealed that most of the taxa were free-living and small (0.001-1 g wet weight) to very small (< 0.001 g). The analysis identified four functional groups.

The first functional group included 123 species, mostly infaunal deposit-feeders (ID). Among sampling stations, it had the highest biomass ($20.88 \pm 13.77 \text{g.m}^{-2}$), species richness ($38 \pm 5$ species) and diversity (2.82 ± 0.13) of all functional groups (Table 6). ID contained mostly the heart urchin *Brissopsis lyrifera*, which represented 70% of ID biomass (Table 4.14).

The second functional group contained 37 species, mostly clustered infaunal predator-scavengers (IP), and had intermediate biomass values ($2.70 \pm 1.08 \text{g.m}^{-2}$) (table 4.13). Conversely, it had the lowest species richness (10 ± 2 species) and low diversity (1.91 ± 0.20). It consisted mostly of the snapping shrimp *Alpheus glaber* and the polychaetes *Nephtys hystricis*,

N. assimilis and *N. hombergii* and Lumbrineridae (table 4.14). These taxa represented 11-17% of IP biomass. The third functional group contained 108 species, mostly epifaunal deposit-feeders (ED). It had relatively low biomass ($1.64 \pm 1.02 g.m^{-2}$) and diversity (1.90 ± 0.34) and intermediate values for species richness (19 ± 5 species). This functional group included the tube-dwelling polychaetes *Terebellides stroemii* and *Trichobranchus glacialis* and also included several Ophiurides. They represented 11-31% of ED biomass. The fourth functional group contained 50 species, mostly epifaunal predator-scavengers (EP). It had the lowest biomass observed for macrofauna ($0.52 \pm 0.29 g.m^{-2}$), relatively low species richness (11 ± 3 species) and intermediate values for diversity (1.99 ± 0.31). EP consisted mostly of the tube-dwelling polychaetes *Aponuphis brementi* and the shrimp *Processa nouveli nouveli*. These taxa represented 35% and 19% of EP biomass, respectively.

TABLE 4.13 – Species richness (S), diversity (H') and biomass (B, $g.m^{-2}$) of each macrofaunal functional group identified from fuzzy principal component analysis. ID : infaunal deposit feeders, IP : infaunal predator-scavengers, ED : epifaunal deposit-feeders, EP : epifaunal predator-scavengers. Asterisks denote results of the Kruskal-Wallis test (p-value) between all functional groups for a given index : 0 $<***<$ 0.001 $<**<$ 0.01 $<*<$ 0.05. Differences between groups were tested with a multiple comparison test and are represented by letters above each value.

Period	Variable	ID[a]	IP[b]	ED[c]	EP[d]	p-value
May-June	S	41 ± 5^{b}	11 ± 3	23 ± 6^{bd}	12 ± 4^{a}	***
	H'	2.9 ± 0.11	1.99 ± 0.25^{a}	2.03 ± 0.36^{a}	2.00 ± 0.33^{a}	***
	B	20.03 ± 12.06^{b}	2.58 ± 1.06	2.12 ± 1.03^{ad}	0.62 ± 0.26^{ab}	***
August	S	36 ± 5^{b}	10 ± 1	17 ± 4^{abd}	10 ± 2^{a}	***
	H'	2.77 ± 0.12^{bcd}	1.86 ± 0.14	1.82 ± 0.3	1.99 ± 0.3	***
	B	21.46 ± 15.15^{bcd}	2.79 ± 1.12	1.31 ± 0.88	0.46 ± 0.31^{b}	***
All periods	S	38 ± 5	10 ± 2^{b}	19 ± 5^{abc}	11 ± 3^{ab}	***
	H'	2.82 ± 0.13	1.91 ± 0.20^{a}	1.90 ± 0.34^{abc}	1.99 ± 0.31^{ab}	***
	B	20.86 ± 13.77	2.70 ± 1.08^{a}	1.64 ± 1.02^{abc}	0.52 ± 0.29^{ab}	***

4.3.3 Assessing bottom-trawling effects on ecosystem functioning

Functional response of megafauna From May-June, functional richness and divergence of megafauna increased as TI increased (Table 4.15). During this sampling period, biomass and species richness of MLIB and LEP functional groups increased as TI increased (table 4.16 and figure 4.27). Conversely, functional evenness and characteristics of the SFF group had no significant relation with TI. Overall, no significant relation was observed in August regardless

TABLE 4.14 – Relative contribution (%) of macrofaunal species to the biomass of each functional group identified from fuzzy principal component analysis. ID : infaunal deposit feeders, IP : infaunal predator-scavengers, ED : epifaunal deposit-feeders, EP : epifaunal predator-scavengers.

Group	**Species**	**Relative contribution (%)**
ID	*Brissopsis lyrifera*	70
	Notomastus latericeus	8
	Dosinia lupinus	5
	Others (n=120)	18
IP	*Alpheus glaber*	17
	Nephtys hystricis	17
	Nephtys assimilis	14
	Nephtys hombergii	13
	Lumbrineridae	11
	Nemertea	6
	Glycera oxycephala	5
	Others (n=30)	17
ED	*Terebellides stroemii*	31
	Ophiurida	27
	Trichobranchus glacialis	11
	Spiophanes kroyeri	7
	Amphitrite edwardsii	5
	Others (n= 103)	18
EP	*Aponuphis brementi*	35
	Processa nouveli nouveli	19
	Natatolana borealis	9
	Aponuphis bilineata	5
	Others (n=46)	31

of functional diversity index, functional group or temporal aggregation of TI.

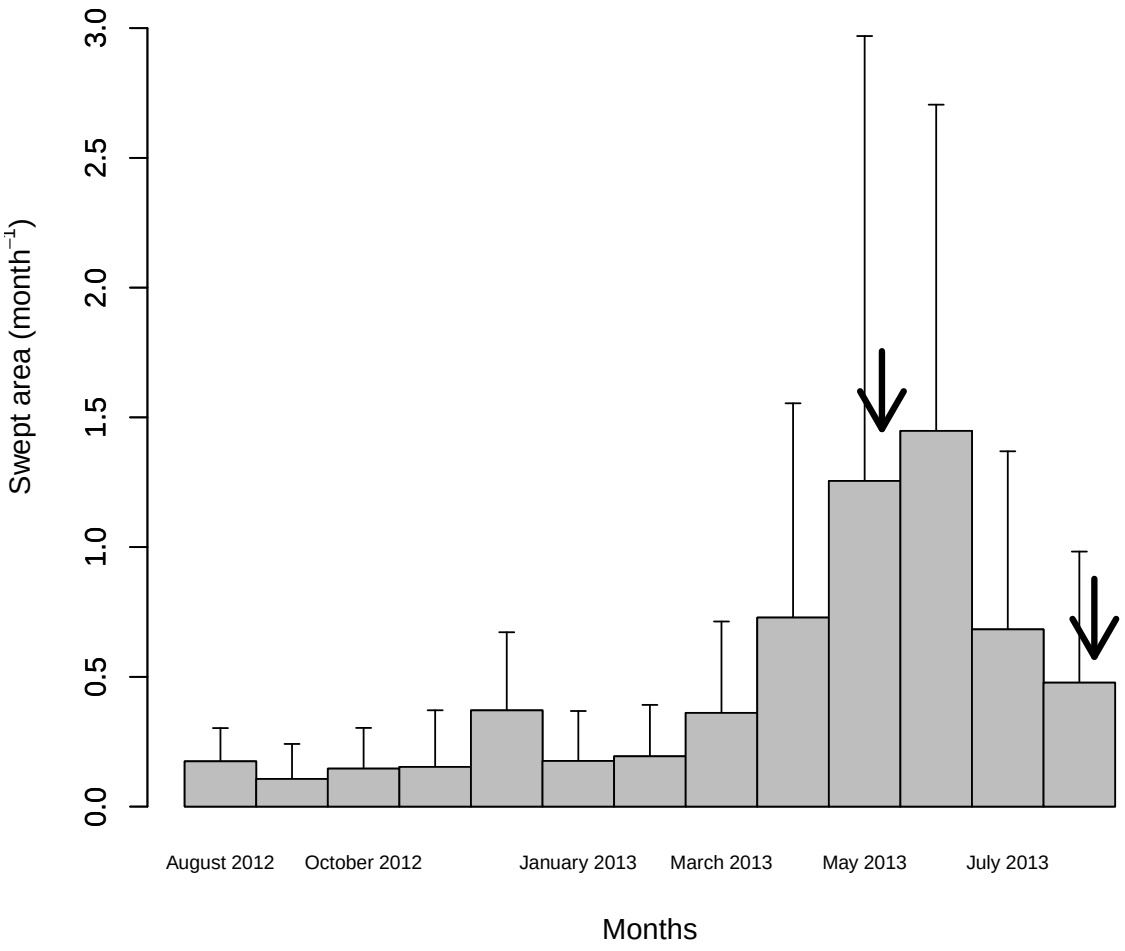


FIGURE 4.24 – Mean trawling intensity before and during the sampling periods. Error bars represent standard deviation. Values are the sum of the swept (km^2) area per km^2 per month. Black arrows indicate sampling periods

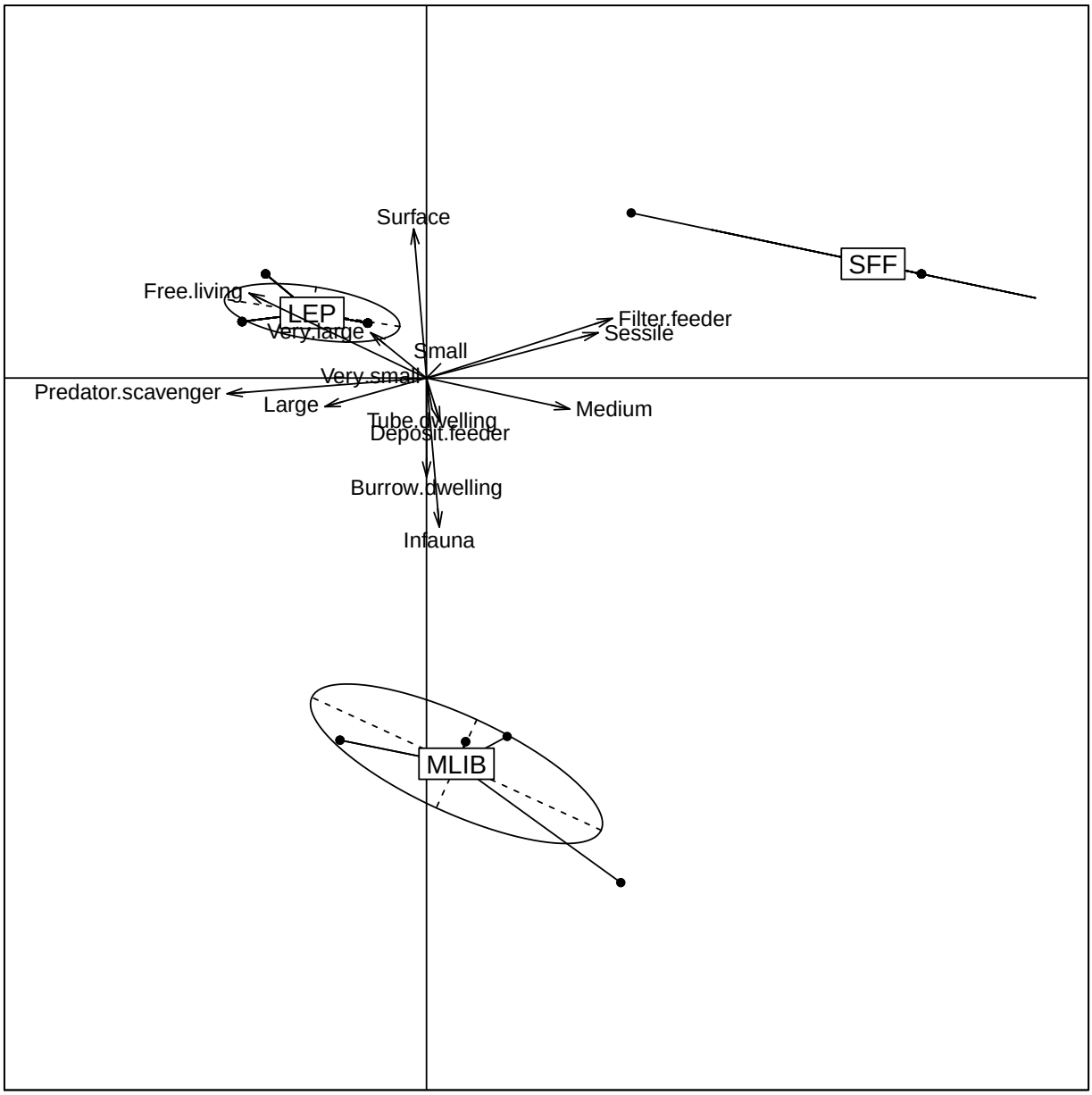


FIGURE 4.25 – Ordination of megafaunal species (n=36) according to their life history traits by fuzzy-principal component analysis. Only the first factorial plan is represented. The first two axes explain 40% and 25% of the inertia, respectively. Filled circles represent species coordinates. Rectangles with text indicate the centroid of each functional group on the factorial map. MLIB : medium-to-large infaunal and burrowing predator-scavengers ; LEP : large epifaunal predator-scavengers ; SFF : sessile filter-feeders. Ellipses represent approximately 95% of the inertia of each functional group.

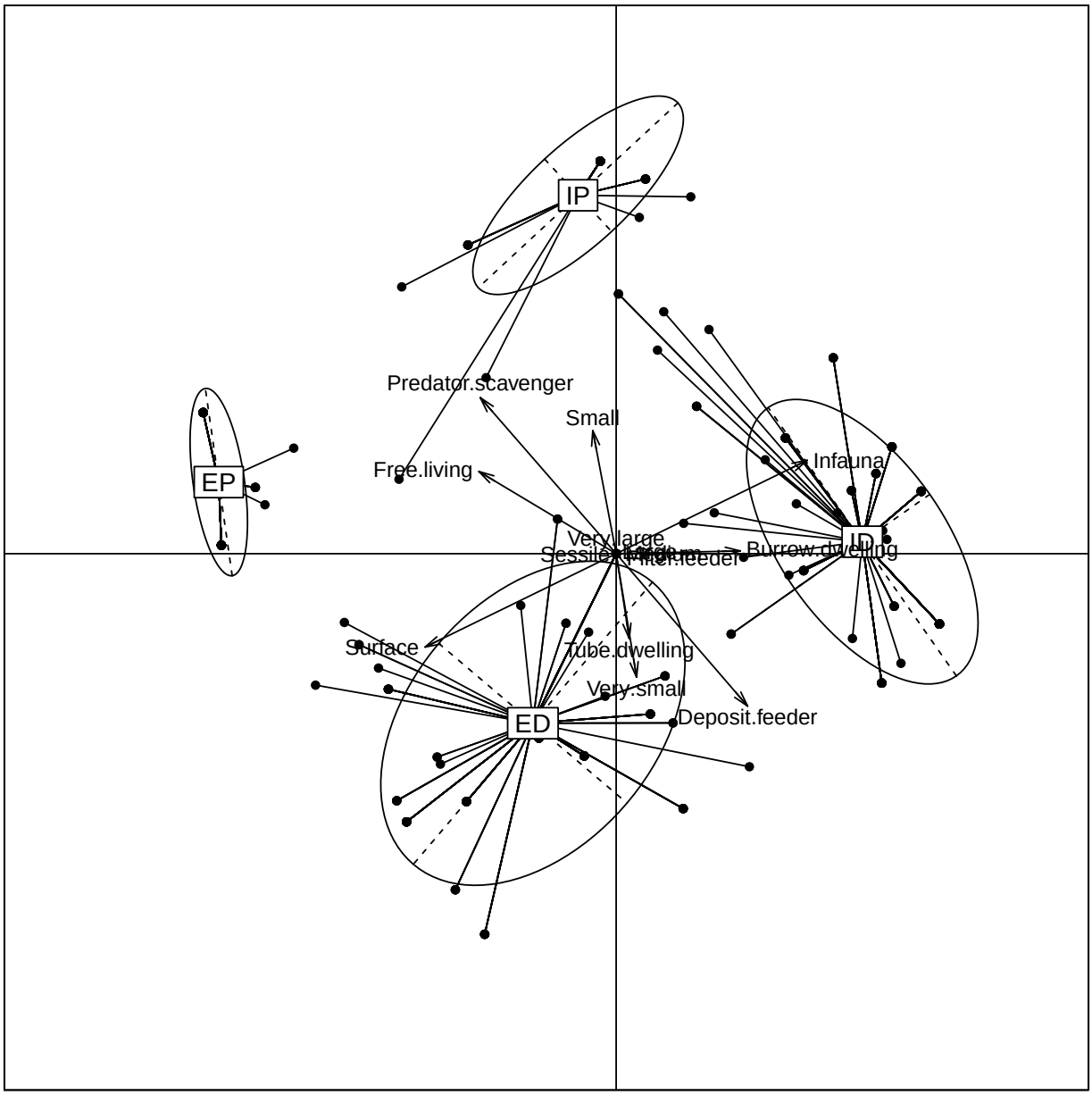


FIGURE 4.26 – Ordination of macrofaunal species (n = 318) according to their biological traits by fuzzy principal component analysis. Only the first factorial plan is represented. The first axes explain 41% and 24% of the inertia, respectively. Filled circles represent species coordinates. Rectangles with text indicate the centroid of each functional group on the factorial map. ID : infaunal deposit feeders ; IP : infaunal predator-scavengers, ED : epifaunal deposit-feeders, EP : epifaunal predator-scavengers. Ellipses represent approximately 95% of the inertia of each functional group.

TABLE 4.15 – Tests for significant linear regressions between residuals (i.e. environmental effects removed) of functional diversity indices and the four temporal aggregations of trawling intensity. FRic : functional richness ; FDiv : functional divergence ; FEve : functional evenness. The sign of the slope of each relation (+ or -) follows the coefficient of determination (R^2). Asterisks denote the significance of regressions (p-value) : $0 <*** < 0.001 <** < 0.01 <* < 0.05$. NS : not significant.

Invertebrate fauna	**Sampling period**	**Variables**	**Best-fitting aggregation of TI**	**R^2 value (pos. or neg.)**	**p-value**
Megafauna	May-June	FRic	3 months	0.28 (+)	*
		FDiv	1 year	0.30 (+)	*
		FEve	NS	NS	NS
	August	FRic/FEve/FDiv	NS	NS	NS
Macrofauna	May-June/August	FRic/FEve/FDiv	NS	NS	NS

Functional response of macrofauna Functional diversity indices for macrofauna showed no significant relation with TI in May-June or August (table 4.15). At the functional group scale, a negative relation was found between species richness and diversity of EP and TI in May-June (table 4.16). Conversely, species richness and diversity of ID increased as TI increased. In August, species richness and diversity of IP decreased as TI increased, but its biomass did not change greatly. Conversely, EP biomass increased as TI increased (figure 4.28), but its species richness and diversity showed no significant relation with TI. Characteristics of the ED functional group had no significant relations, regardless of the temporal aggregation of TI or the sampling period.

4.4 Discussion

Bottom trawling is a major source of disruption in benthic ecosystems on continental shelves (Collie et al., 2000; Hiddink et al., 2006; Kaiser et al., 2006). In recent decades, extensive scientific research has examined impacts of this fishing activity on benthic community structure and diversity (e.g. Ball et al., 2000; Blanchard et al., 2004; Frid et al., 2000; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2002; Queiros et al., 2006; Sciberras et al., 2016). Despite different and sometimes contradictory conclusions, most studies agree that bottom trawling "causes chronic and widespread disruptions to the benthic ecosystems". Changes in taxonomic composition can affect functional diversity and consequently ecosystem functioning (Hooper et al., 2005) but only few studies focused on bottom-trawling-effects on overall ecosystem functioning (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). This study addresses this lack of knowledge by focusing on a little studied benthic-demersal fishing ground located in the GV in the northern Bay of Biscay. The macrofauna (Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2002, 2001b,c) and megafauna (Brind'Amour et al., 2014; Reiss et al., 2009a; Sonnewald and Turkay, 2012) species observed in this study are common in coastal ecosystems in Northern Europe.

4.4.1 Bottom-trawling effects on benthic community functional diversity

Functional diversity indices provide a conceptual framework to investigate effects of disturbances on ecosystem functioning, as an alternative to classic biodiversity measures (Mouillot et al., 2013). However, functional diversity indices are rarely used in field surveys, especially

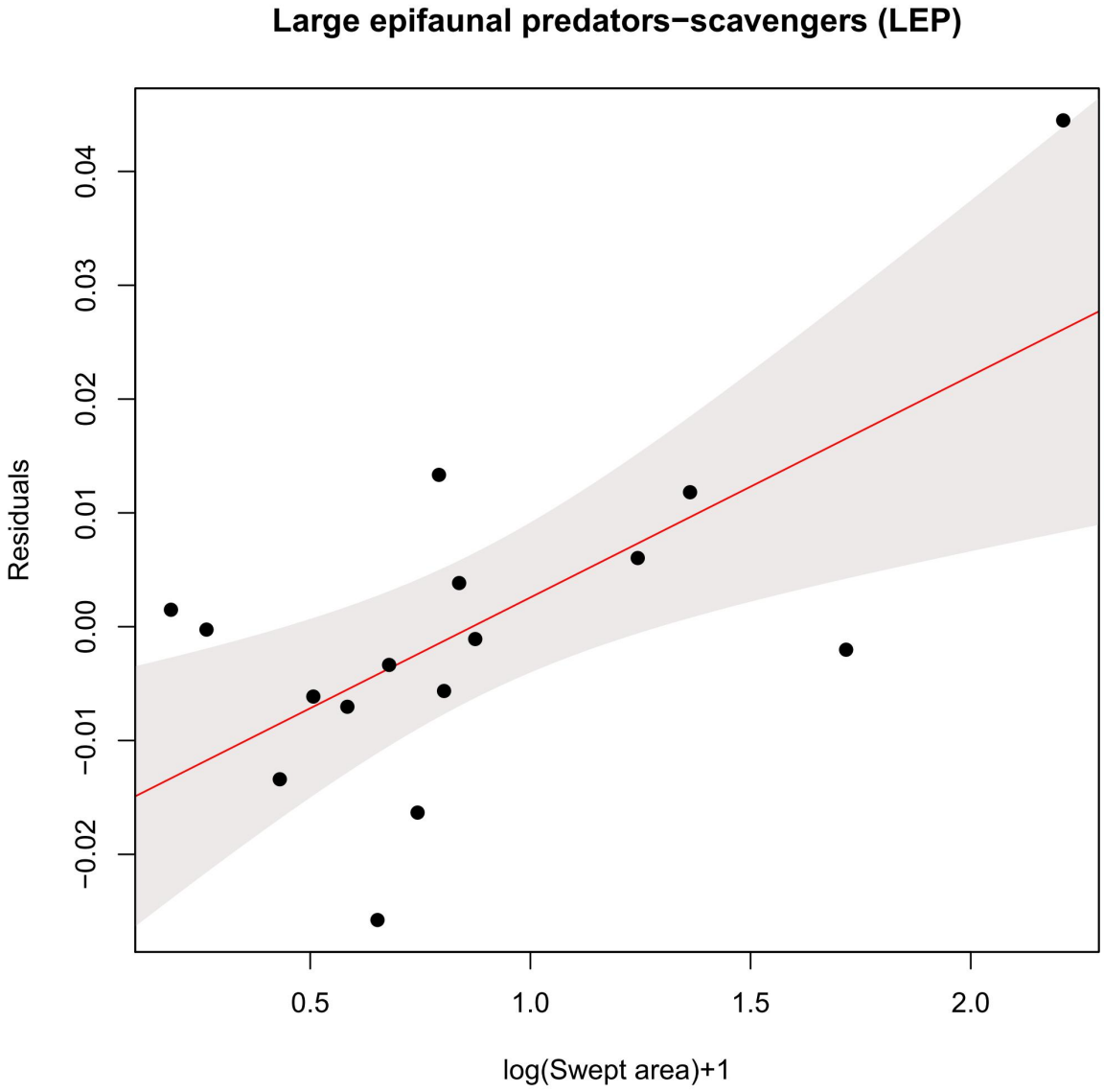


FIGURE 4.27 – Relation between residuals (i.e. environmental effects removed) of the biomass of large epifaunal predator-scavengers identified for megafauna during May-June surveys and trawling intensity (swept area expressed as year-1 and log+1 transformed). The gray polygon is the 95% confidence interval of the linear regression.

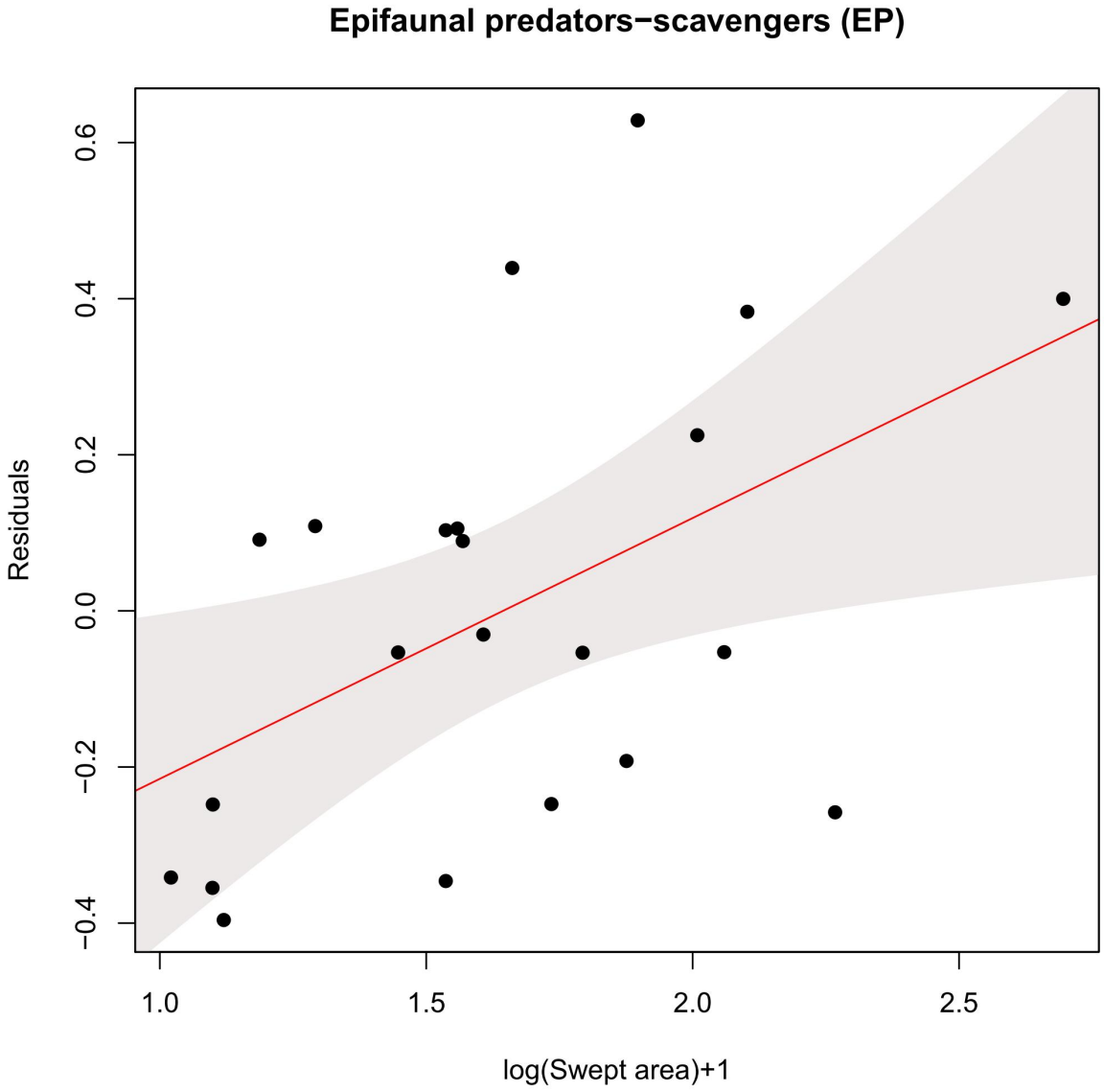


FIGURE 4.28 – Relation between the residuals (i.e. environmental effects removed) of the biomass of epifaunal predator-scavengers identified for macrofauna during August and the trawling intensity (swept area expressed as year^{-1} and log+1 transformed). The gray polygon is the 95% confidence interval of the linear regression.

in the marine environment. To our knowledge, our study is the first to use these indices to identify impacts of bottom trawling on ecosystem functioning. Megafaunal functional richness and divergence increased as TI increased. This suggests that bottom trawling induces greater use of potential resources (Mason et al., 2005) and helps buffer against disruptions (natural and/or anthropogenic) by filling available gaps within the ecological niche. By increasing niche differentiation, bottom-trawling may also reduce resource competition. These results differ from those of most studies that used classic measures of structural diversity, which found that bottom trawling has negative impacts on megafauna (Blanchard et al., 2004; Duplisea et al., 2002; Hinz et al., 2009). Our study area has experienced a long-term and relatively high level of fishing without any pristine or closed areas. As indicated by Blanchard et al. (2004), the benthic ecosystem in the GV in the northern Bay of Biscay has adapted to chronic disturbance. This hypothesis is reinforced by the relatively low megafaunal functional evenness and the absence of a significant relation between it and fishing effort. Functional evenness refers to the regularity of biomass distribution among taxa in the functional space (Mouillot et al., 2013). Disturbed systems are more likely to have low evenness because vulnerable organisms may be removed or considerably decline, while opportunistic species may thrive. This response could be transitory since it was only observed from May-June. This suggests a temporary aggregation of species experiencing a short-term benefit from fishing, as occurs for benthic predator-scavengers. Several megafaunal functional diversity indices, along with species richness and biomass, increased with TI for certain megafaunal functional groups (MLIB, LEP). The relation between taxonomic diversity and functional diversity may depend greatly on functional redundancy (i.e. existence of several species with a similar influence on ecosystem functioning) (Cadotte et al., 2011; Mayfield et al., 2010; Schmera et al., 2017). It is expected that adding or removing some redundant species would have little impact on ecosystem functioning, since other species perform a similar function. Only 36 megafaunal species were found, and within each functional group, species richness and diversity were relatively low, which suggests low functional redundancy. The addition of a few species is likely to produce new functional traits in the system and increase functional richness and divergence. Unlike those for megafauna, functional indices for macrofauna had no significant relation with TI. More than 300 macrofaunal species were identified from our surveys, and each functional group had high functional redundancy (37-123 species each). Despite several significant relations (positive or negative) between bottom trawling and species richness, diversity and biomass of certain macrofaunal functional groups, the number of species gained or lost could be too small to significantly change the functional diversity of macrofauna.

4.4.2 Bottom-trawling effects on functional group characteristics

Analysis based on functional groups provided better understanding of impacts of bottom trawling on ecosystem functioning. Four macrofaunal and three megafaunal functional groups were identified from fuzzy PCA. They were dominated by infaunal deposit-feeders (ID) and predator-scavengers (IP, MLIB), which is a common pattern in trawled areas (Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Kenchington et al., 2007; Mangano et al., 2014; Tillin et al., 2006). As mentioned by de Juan et al. (2007), it is difficult to determine whether this pattern results only from trawling history because it could also be due to soft bottoms. Previous research in our study area found an increase in the abundance/occurrence of several deposit-feeders and predator-scavengers between 1966 and 2001-2002 (Hily et al., 2008). The influence of bottom trawling on these changes remained hypothetical because of the lack of reliable historical data to assess its intensity.

Bottom-trawling effects on bioturbation and associated functions/processes

Infaunal deposit feeders and burrowing species (mainly ID and MLIB) are considered efficient bioturbators because of their bulldozing and burrowing activity in the sediment (Lohrer et al., 2005, 2004; Olsgard et al., 2008; Widdicombe et al., 2004, 2000). Bioturbation refers to "all transport processes carried out by animals that directly or indirectly affect sediment matrices. These processes include both particle reworking and burrow ventilation" (Kristensen et al., 2012). ID and MLIB dominated the biomass of both macro- and megafauna which suggests that sediment reworking rates and micro-topographic heterogeneity are high in the study area. Certain biogeochemical processes (e.g. organic matter decomposition) associated with oxygen and solute transport in the sediment may also be relatively intensive (Lohrer et al., 2005, 2004; Mermillod-Blondin and Rosenberg, 2006; Meysman et al., 2006; Olsgard et al., 2008). By removing bioturbating species, bottom trawling likely affects ecosystem functions and the processes they support (Coleman and Williams, 2002; Widdicombe et al., 2004). Biomass of ID remained constant along the TI gradients, which suggests that bottom trawling has no influence on this component of ecosystem functioning. This differs from several studies that reported a decline in the heart urchin *B. lyrifera* (70% of ID biomass) in trawled areas (Bergman and van Santbrink, 2000; Jennings et al., 2002; Pommer et al., 2016). Therefore, no evidence suggests that it is a pattern common to all fisheries. For instance, (Olsgard et al., 2008) observed no clear effect on this species, although their TIs 2-3(year^{-1}) were lower than those in the present study 0.7-13.8 (year^{-1}). In a 30-year period, Hily et al. (2008) also observed no substantial

change in the abundance/occurrence of this bioturbating species. Conversely, we observed an increase in ID species richness and diversity as TI increased. According to several authors who found similar results (de Juan et al., 2007; Frid et al., 2000), ID can benefit from increased organic matter in sediment in trawled areas. Our results suggest that bottom trawling sustains ecosystem functions and processes supported by this functional group. MLIB species richness and biomass increased as TI increased, which could reflect targeted fishing rather than an actual positive influence on this functional group. This relation was observed in May-June, when the commercial species *N. norvegicus* dominated MLIB biomass. Conversely, no significant relation was observed in August, when *N. norvegicus* had been largely replaced by *Munida* spp., which was not targeted by the GV fishery. This also corresponded with a decline in trawling during the summer. Consequently, bottom trawling does not seem to influence the ecosystem functioning supported by MLIB in August, but we cannot reach the same conclusion for May-June because *N. norvegicus* was targeted then. Our results suggest a decline in *N. norvegicus* between the two sampling periods. Although it is well known that overfishing can reduce the stock of exploited species (Pauly, 2008; Thurstan et al., 2010), only a few studies have found a similar pattern for *N. norvegicus* (Farina and Herraiz, 2003; Hiddink et al., 2016). Hiddink et al. (2016) obtained similar results in southern Kattegat, where the range of TI 0.2-7.9 (year^{-1}) was lower than that in the present study. They observed that the decline was associated with an increase in the size-weight ratio and hypothesized that the individuals that were not caught benefited from trawling by feeding on damaged organisms. In the present study, the observed decline in *N. norvegicus* biomass between May-June and August did not change total biomass of MLIB greatly. This suggests that the potential seasonal overexploitation of *N. norvegicus* has no consequences on ecosystem functioning.

Bottom trawling effects on predator-scavengers

We observed an increase in the biomass of epifaunal predator-scavengers as TI increased. This included megafauna (LEP) in May-June and macrofauna (EP) in August. Species richness of LEP exhibited a similar pattern. These results are consistent with those of a substantial body of literature that found that mobile predator-scavengers are attracted to trawled areas, where they feed on killed, damaged and/or organisms extracted from the sediment (Bergmann et al., 2002; Freeman et al., 2001; Groenewold and Fonds, 2000; Mangano et al., 2015; Rumohr and Kujawski, 2000). To some extent, they may also follow the distribution of fishing discards, although the importance of discards in the diet of predator-scavengers remains controversial

(Catchpole et al. 2006; Kaiser and Hiddink 2007 but see Lassalle et al. 2011). Since only positive effects of TI on biomass were observed, our results suggest that bottom trawling may temporarily increase production of benthic invertebrates. This contrasts with some size-based models that predicted opposite results at the levels of TI observed in our study (Duplisea et al., 2002; Hermsen et al., 2003; Hiddink et al., 2008, 2006; Jennings et al., 2002; Queiros et al., 2006). The functional response of predator-scavengers may be a trade-off between fishing mortality and food provided by bottom trawling (Mangano et al., 2015). Thus, predator-scavengers with relatively low mobility may benefit little from the organisms killed and extracted by bottom trawling and may experience only negative impacts. Indeed, we observed a decrease in species richness and diversity of infaunal predator-scavengers of macrofauna (IP) as TI increased. This is consistent with other observations of decreased abundance with increased trawling (Hinz et al., 2009; Tillin et al., 2006; Tuck et al., 1998). EP species richness and diversity also decreased as TI increased. This functional group included highly mobile predator-scavengers (e.g. *P. nouveli nouveli*, *Natatolana borealis*) and less mobile organisms, such as tube-dwellers (e.g. *A. brementi* and *A. bilineata*), which are likely to be killed/damaged by trawling (de Juan et al., 2007). Thus, a differential response within EP may occur. The decline in species richness and diversity of EP and IP due to long-term fishing could weaken the ecosystem functioning associated with these functional groups.

Bottom-trawling effects on sessile species

Large sessile filter-feeders such as sea pens (SFF) and tube-dwelling species (ED) (*T. stroemii*, *T. glacialis*, *Spiophanes kroyeri* and *Amphitrite edwardsii* : approximately 54% of ED biomass) generate a three-dimensional structure above the seabed. This is likely to reduce local hydrodynamics at the sediment-water interface, which could increase sedimentation of fine particles and trap suspended organic matter. Their anchorage in the sediment may help stabilize the seabed and prevent sediment erosion (Friedrichs et al., 2009; Rigolet et al., 2014; Tillin et al., 2006). SFF and ED are considered vulnerable organisms because of their emergent position on the sediment surface. Several studies have demonstrated their decline in trawled areas (Bergman and Hup, 1992; Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). We observed no significant relation between these functional groups and TI gradients. Consequently, bottom trawling does not seem to influence the ecosystem functioning supported by these functional groups. The study of Tillin et al. (2006) suggests that less intense trawling is sufficient to considerably reduce biomass of sessile organisms :

when TI increased from 0 to 1 year^{-1}, biomass of the latter decreased by approximately 99%. Consequently, despite strong TI gradients, these may be too high to observe significant relations with SFF and ED. These functional groups represented a small proportion of macro- and megafauna biomasses, which were clearly lower than those in the literature. For instance, in the North Sea, the biomass of sessile organisms (approximately 10-1000 g.1000m^{-2} Tillin et al., 2006) was 10-1000 times higher than that in the present study. Additional observations in the Bay of Biscay (http://atlasbenthal.ifremer.fr) have found higher densities of large sessile and filter-feeder organisms (e.g. *F. quadrangularis*, *Pennatula phosphorea*) in areas outside our study area that have lower fishing activity. In certain cases, tube-dwelling organisms can form dense mats that reach 10,000 ind.m^{-2}, as Rigolet et al. (2014) observed for the amphipod *Haploops nirae* in the Bay of Concarneau (Brittany, France). It is possible that the long-term (> 90-year) trawling has considerably reduced their biomass. The constant and high pressure currently exerted could maintain these functional groups at a basal level, especially long-lived and slow-growing organisms such as sea pens (Greathead et al., 2007).

Conclusion

The "Grande Vasière" in the northern Bay of Biscay has a long history of trawling activity and may have adapted to disturbances induced by bottom trawling over decades of fishing. Bottom trawling could improve certain ecosystem functions and processes supported by less vulnerable species that benefit from the food supplied by trawling. Conversely, more vulnerable species may have declined considerably over the decades. We hypothesize that the current TI is too high and hinders the ability to detect impacts of fishing on these species. The present study is an extreme example of ecosystem functioning in a context of long-term and intense fishing. It may provide an upper limit that could be considered a reference point for conservation and fishery management.

Acknowledgments

This work was funded by the Benthis project (FP7, grant agreement 312088, www.benthis.eu). The authors thank the crew of the R.V. Thalia for technical support during FEBBE campaigns.

TABLE 4.16 – Tests for significant linear regressions between residuals (i.e. environmental effects removed) of functional variables calculated for each functional group and the four temporal aggregations of trawling intensity. The sign of the slope of each relation (+ or -) follows the coefficient of determination (R^2). Asterisks denote significance of regressions (p-value) : 0 <∗∗∗< 0.001 <∗∗< 0.01 <∗< 0.05. NS : not significant. MLIB : medium-to-large infaunal and burrowing predator-scavengers, LEP : large epifaunal predator-scavengers, SFF : sessile filter-feeders, ID : infaunal deposit feeders, IP : infaunal predator-scavengers, ED : epifaunal deposit-feeders, EP : epifaunal predator-scavengers.

Invertebrate fauna	**Sampling period**	**Functional group**	**Variable**	**Best-fitting aggregation of TI**	R^2 **(pos. or neg.)**	**p-value**
Megafauna	May-June	LEP	S	3 months	0.28 (+)	*
			B	3 months	0.45 (+)	**
			H'	NS	NS	NS
		MLIB	B	1 week	0.40 (+)	**
			S	1 year	0.45 (+)	**
			H'	NS	NS	NS
		SFF	S/H'/B	NS	NS	NS
	August	MLIB/LEP/SFF	S/H'/B	NS	NS	NS
Macrofauna	May-June	ID	S	6 months	0.38 (+)	*
			H'	6 months	0.35 (+)	*
			B	NS	NS	NS
		EP	S	3 months	0.39 (-)	*
			H'	3 months	0.37 (-)	*
			B	NS	NS	NS
		IP/ED	S/H'/B	NS	NS	NS
	August	IP	S	1 year	0.22 (-)	*
			H'	1 year	0.39 (-)	**
			B	NS	NS	NS
		EP	B	1 year	0.24 (+)	*
			S/ H'	NS	NS	NS
		ID/ ED	S/ H' / B	NS	NS	NS

Chapitre V

Synthèse

L'objectif de cette thèse était de comprendre les effets des facteurs naturels et du chalutage de fond sur l'écosystème benthique du nord du Golfe de Gascogne, et plus particulièrement sur la "Grande Vasière" (GV), principale zone de pêche pour la pêcherie langoustinière. En dépit de son caractère finalisé, cette thèse a offert la possibilité d'accroitre les connaissances fondamentales sur les écosystèmes circalittoraux qui restent encore peu étudiés. La démarche mise en œuvre pour répondre à cet objectif a suivi des approches complémentaires, sur plusieurs échelles spatiales et plusieurs composantes de l'écosystème benthique (macrofaune vs. mégafaune). Elle a également pris en compte la diversité structurelle et la diversité fonctionnelle. Après avoir synthétisé les différents résultats acquis au cours de cette thèse, nous discuterons des perspectives de recherche qui en découlent, ainsi que des questions scientifiques qu'ils soulèvent. Enfin, nous discuterons de l'éventuelle mise en place de mesures de gestion pour la pêcherie bentho-démersale du nord du Golfe de Gascogne.

5.1 L'écosystème benthique de la "Grande Vasière"

5.1.1 Les communautés benthiques

Cette thèse propose la première étude sur la structure de la communauté méga-benthique, à l'échelle de la Grande Vasière (GV). En effet, les données concernant le méga-benthos étaient jusqu'alors éparses et géographiquement restreintes (Blanchard et al., 2004; Le Loc'h, 2004; Vergnon and Blanchard, 2006) ou qualitatives (Le Danois, 1948). Notre étude reposait sur plus de 200 stations, échantillonnées sur 3 années consécutives. L'inventaire faunistique qui a été réalisé a révélé de nombreuses similitudes avec les vasières circalittorales du Nord de l'Europe et de la Méditerranée. Il répondait pleinement aux caractéristiques de l'habitat à "pennatules et à mégafaune fouisseuse" décrit par Hughes (1998) sur les fonds meubles entourant les îles Britanniques. Nos travaux ont ainsi révélé 3 assemblages faunistiques, grossièrement distribués selon un gradient côte-large, et principalement caractérisés par les fortes abondances de *Nephrops norvegicus*, *Munida* spp.et *Leptometra celtica*. En particulier, le 3ème assemblage, localisé le long de la marge externe de la GV, est apparu relativement singulier au regard des abondances et du nombre d'espèces sessiles et / ou suspensivores qu'il hébergeait (e.g. crinoïdes, pennatules, halcyons). Sa composition faunistique était relativement comparable aux "sables roux à pointe d'alènes" décrits par Glémarec (1969) le long de la bordure continentale, où *L. celtica* présentait des densités élevées. De plus, cet assemblage présentait la composition faunistique la plus diversifiée et la plus équilibrée de la GV. A contrario, il montrait les plus

faibles valeurs d'abondance et de biomasse. De manière générale, la richesse spécifique semblait demeurer relativement constante au sein de la GV.

Cette étude apporte ainsi un regard neuf au faciès de la GV, décrit pour la première fois par Le Danois (1948) à partir de 4 traits de chalut. En effet, cet auteur avait caractérisé la GV comme une zone à *Hyalinoecia tubicola* subdivisée en 4 assemblages faunistiques, caractérisés au Nord, par des échinodermes déposivores (*Brissopsis lyrifera*, *Oestergrenia digitata*[3]), à l'Est, par des pennatules (*Pennatula phosphorea*), au Sud, par l'étoile de mer *Tethyaster subinermis* et par des vérétilles (pennatules) et, à l'Ouest, par l'holothurie *Stichopus tremulus* et le cnidaire *Hormathia nodosa*[4]. De profonds changements dans la structure des communautés méga-benthique pourraient donc avoir eu lieu depuis les années 30. En effet, certaines espèces n'ont pas été retrouvées dans notre étude (e.g. vérétilles, *Hormathia nodosa*...) et, de manière générale, il semble que le faciès décrit par Le Danois (1948) ait été considérablement réduit. Il pourrait en rester quelques traces, au niveau de la marge externe de la GV. Toutefois, une véritable comparaison avec les données historiques s'avère très délicate en raison (i) de l'imprécision sur le positionnement des stations échantillonnées par Le Danois (1948) et (ii) de l'absence de véritable quantification des abondances et des biomasses. En effet, l'abondance des espèces caractérisant le faciès décrit par Le Danois (1948) avaient été estimées au regard des individus déposés sur le pont du bateau.

Les travaux réalisés à l'échelle de la GV ont été complétés par l'analyse des communautés macro et mégabenthiques, à petite échelle spatiale, sur une zone de sables envasés, située au Sud-Ouest de Belle-Île. Sans surprise, la composition méga-faunistique, dominée par *N. norvegicus* et *Munida* spp., représentait un mélange entre les assemblages 1 et 2, précédemment identifiés sur cette zone. La communauté macrobenthique était quant à elle caractérisée par 5 espèces "leaders" : *Mediomastus fragilis*,*Terebellides stroemii*, *Abra alba*, *Spiophanes kroyeri* et *Nothria conchylega*. Une étude précédente, conduite par Hily et al. (2008) avait déjà souligné les abondances élevées de *Terebellides stroemii* sur cette zone, au début des années 2000. Cependant, le capitellidae *Mediomastus fragilis*, qui dominait la macrofaune en 2013, n'avait pas été identifié par cet auteur. Il est toutefois possible que cette espèce ait été longtemps confondue avec *Heteromastus filiformis* (Davoult et al., 1999), qui lui, avait été identifié durant les études précédentes (Le Loc'h, 2004). Hily et al. (2008), en se basant sur la comparaison avec les données obtenues par Glémarec (1969), avaient mis en évidence de profonds changements dans la structure bio-sédimentaire entre la fin des années 60 et le début des années 2000. En effet,

3. Anciennement *Synapta digitata*
4. Anciennement *Chondractinia nodosa*

en lien avec une diminution de la fraction fine, certaines espèces comme la polychète tubicole *Ditrupa arietina*, qui présentait des abondances élevées à la fin des années 60, n'avait pas été retrouvée au début des années 2000. A l'inverse, certaines espèces, comme les prédateurs *Aponuphis bilineata*, *Glycera unicornis* , *Nephtys caeca* et *Scoletoma impatiens* , ont montré une augmentation considérable de leurs abondances, les classant parmi les espèces dominantes, là où elles étaient reléguées à un second plan à la fin des années 60. En outre, la structure de la communauté macrobenthique semblait avoir subi une homogénéisation. Hily et al. (2008) avaient proposé plusieurs explications à propos des changements constatés, dont le changement global mais aussi l'augmentation de l'effort de pêche qui semblait être la cause la plus probable. Cependant, cette hypothèse n'avait pas pu être vérifiée en raison de l'absence de données historiques fiables permettant d'estimer l'intensité de chalutage. Au regard de la différence de protocole d'échantillonnage mis en place au cours cette thèse, par rapport à celui d'Hily et al. (2008) (dragues et/ ou coefficient de dominance-présence contre benne et abondances), il est difficile de déterminer si les changements dans la structure des communautés benthiques se sont poursuivies, et dans l'affirmative, dans quel ordre de grandeur. Des investigations supplémentaires, basée sur un protocole similaire, s'avèrent donc nécessaires afin de déterminer les tendances dans l'évolution de la structure de la communauté macro-benthique depuis ces travaux.

5.1.2 Fonctionnement de l'écosystème benthique

Là où l'analyse de la mégafaune montrait 3 assemblages faunistiques, il semble que, d'un point de vue fonctionnel, la GV formerait 2 ensembles relativement distincts. Le premier ensemble fonctionnel occuperait la plus grande partie de la GV. Il engloberait les assemblages 1 et 2, caractérisés par des prédateurs-charognards ainsi que des espèces galéricoles bioturbatrices. Ainsi, le fonctionnement trophique associé à la mégafaune pourrait essentiellement reposer sur des consommateurs secondaires tels que *Nephrops* et *Munida* (Le Loc'h and Hily, 2005). De plus, sur cet ensemble, le remaniement sédimentaire ainsi que les processus biogéochimiques associés à la bioturbation/ bio-irrigation des espèces galéricoles pourraient être relativement intenses. Le deuxième ensemble fonctionnel correspondrait au 3ème assemblage faunistique, caractérisé par des espèces suspensivores, sessiles et épigées. Ainsi, il pourrait représenter un environnement relativement stable dans lequel le remaniement sédimentaire serait faible et limité par l'ancrage des espèces sessiles. De plus, le fonctionnement trophique serait principalement associé à des consommateurs primaires. Enfin, les espèces sessiles et épigées,telles que les pennatules, pour-

raient avoir un taux de croissance relativement faible et une durée de vie relativement longue (Greathead et al., 2007). Selon le modèle de Brey (1999), la productivité des organismes serait, de manière générale, inversement proportionnelle à leur taux de croissance. Par conséquent, cet ensemble fonctionnel pourrait être relativement peu productif.

L'étude conduite à petite échelle spatiale a permis de préciser le fonctionnement de l'écosystème benthique. Dans un premier temps, les caractéristiques sédimentaires mesurées au cours de cette étude suggèrent que la GV reçoit une quantité d'apports d'origine phytoplanctonique inférieure à ceux des zones côtières moins profondes , ce qui est conforté par les prévisions du modèle Mars 3d (www.http://marc.ifremer.fr), montrant une diminution dans le sens côte-large de la concentration en chlorophylle a et par l'étude de Zarauz et al. (2007) ayant cartographié la distribution du phytoplancton à l'échelle du Golfe de Gascogne. Par exemple, la concentration en phéopigments mesurée à $103 \pm 5m$ dans notre étude était environ 5 fois moins élevée que celle mesurée par Rigolet et al. (2014) en juillet 2009 sur des sables envasés (teneur en vase équivalente à 18-19%) situés entre 15 et 50 m de profondeur à proximité de notre zone d'échantillonnage (baie de Concarneau). Par conséquent, la quantité relativement réduite des apports en matière organique, suggère que la GV est potentiellement un environnement moins productif que le proche côtier. Cela souligne également que les apports en matières organiques pourraient exercer un contrôle fort dans le réseau trophique benthique et le couplage bentho-pélagique. Lassalle et al. (2011) a d'ailleurs suggéré que le réseau trophique du Golfe de Gascogne serait principalement soutenu par les détritus, et sous un contrôle de type "bottom-up".

L'analyse fonctionnelle (Chapitre 3), basée sur les traits biologiques de la macro- et de la mégafaune a également permis de mieux caractériser le fonctionnement de l'écosystème benthique. En particulier, elle a confirmé l'importance de la bioturbation dans le fonctionnement de l'écosystème benthique de la zone centrale de la GV. Cela pourrait satisfaire l'hypothèse de "rapport de masse" suggérant que le fonctionnement de l'écosystème est principalement assuré par l'identité des traits des espèces dominants la biomasse de la communauté (Garnier et al., 2004; Grime, 1998). En effet, les espèces bioturbatrices représentaient l'essentielle de la biomasse macro- et mégabenthique. Or, la bioturbation pourrait avoir un rôle fonctionnel clef, contrôlant de nombreux processus écologiques(Lohrer et al., 2004; Olsgard et al., 2008). L'hypothèse de "rapport de masse" est communément vérifiée. Un suivi de 14 ans sur la production secondaire des invertébrés benthiques dans l'estuaire de Mondego (Portugal) a montré que l'hypothèse de "rapport de masse" était celle qui expliquait le mieux la variabilité dans la production en comparaison à d'autres mécanismes (mécanisme de "complémentarité de niche").

L'analyse fonctionnelle a révélé la présence de 2 guildes trophiques dominantes au sein de la macrofaune : des déposivores d'une part et des prédateurs-charognards d'autre part. La mégafaune était essentiellement caractérisée par des prédateurs-charognards. Quant à la macrofaune benthique, elle était de manière générale dominée par les déposivores, ce qui conforte l'hypothèse formulée par Lassalle et al. (2011) à propos de l'importance de la voie détritique dans le réseau trophique de la GV.

5.2 Effets du chalutage sur l'écosystème benthique de la " Grande Vasière " : importance d'une approche multi-échelles

5.2.1 Des effets variables selon l'échelle spatiale

Il est largement reconnu que la structure des communautés benthiques varie spatialement, depuis des échelles régionales (Bolam et al., 2014; Callaway et al., 2002; Reiss et al., 2009b) jusqu'à des petites échelles, pouvant être inférieures au m^2 (Morrisey et al., 1992; Zajac et al., 1998). Un modèle développé par Zajac et al. (1998) a montré que la succession des espèces est susceptible de varier considérablement selon les échelles spatiales, en relation avec les fluctuations des facteurs naturels de structuration des communautés benthiques. Ainsi, leur modèle suggère qu'à petite échelle spatiale ($< 1m^2$), la structure des communautés benthiques serait principalement conditionnée par les interactions biotiques. A méso-échelle (de 1 m^2 à 1 hectare) et à large échelle (>1 hectare), les communautés benthiques seraient principalement conditionnées par les traits d'histoire de vie des organismes et des populations (e.g. taux de croissance, mode de reproduction, mobilité des adultes...) ainsi que par les conditions environnementales. L'intensité de chalutage varie également à l'échelle régionale (Eigaard et al., 2016a, 2015; Johnson et al., 2015; van Denderen et al., 2015a), du fait du ciblage des zones où les espèces cibles sont les plus abondantes mais également à petite échelle spatiale du fait (i) que les pêcheurs ont tendance à suivre des traces déjà enregistrées dans leur système de navigation, et (ii) de la présence de certaines caractéristiques du fond marin risquant d'endommager les trains de pêche (rochers, épaves, zones fermées à la pêche, etc...) (Ball et al., 2000; Bergman et al., 2015; Hiddink et al., 2008; Tuck et al., 1998).

Les effets du chalutage pourraient dépendre des échelles considérées puisqu'elles déterminent le type et le degré des interactions entre l'activité de pêche et les facteurs naturels qui structurent

les communautés benthiques. A l'échelle de la GV, le chalutage semblait se traduire par une augmentation de l'abondance et de la biomasse de la communauté mégabenthique. En revanche, la diversité et l'équitabilité se trouvaient réduites. L'étude conduite à petite échelle spatiale s'est focalisée sur un sous-échantillon de la communauté observée à l'échelle de la GV. En particulier si certaines espèces vulnérables comme les pennatules ont été retrouvées, elles présentaient des abondances plus faibles en comparaison à ce qui avait été observé à plus large échelle. De plus, le gradient dans l'intensité de chalutage était également plus réduit (7.6 ± 4.8année^{-1} contre 9.6 ± 7.8année^{-1} à l'échelle de la GV). Par conséquent, les patrons observés à petite échelle spatiale étaient relativement différents de ceux observés à l'échelle de la GV. En effet, l'abondance, la diversité et l'équitabilité de la mégafaune n'ont pas révélé d'effet du chalutage. En revanche, une augmentation de la richesse spécifique a été observée. A large échelle spatiale il était plus difficile de distinguer l'effet de la pression de chalutage de ceux des facteurs environnementaux. C'est pourquoi, un grand nombre d'études ont été conduites à petite échelle spatiale, sur des zones présentant un habitat homogène (Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Reiss et al., 2009b; Tillin et al., 2006). Or, les résultats acquis au cours de cette thèse montrent que notre connaissance des effets du chalutage est fortement liée à l'échelle des observations, ce qui rend difficile d'extrapoler les conclusions de ces études à plus large échelle.

5.2.2 Des effets variables selon les périodes de l'année

La structure des communautés benthiques varie dans l'espace mais également dans le temps. L'existence de variations saisonnières dues aux processus de recrutement et des fluctuations des variables environnementales (apports d'aliments, température de l'eau, stress hydrodynamique...) au printemps et en été, représente un patron relativement connu, en particulier dans les environnements proches côtiers (e.g. Reiss and Kröncke, 2005). La distribution de l'effort de pêche varie également de manière saisonnière, en particulier dans les zones très chalutées, et potentiellement en lien avec les patrons saisonniers de distribution des espèces cibles (van Denderen et al., 2015a). Cela se traduit par des périodes où l'intensité du chalutage est élevée et des périodes de repos biologique où l'intensité de chalutage est relativement faible. Par conséquent, la réponse des communautés benthiques au chalutage est susceptible de varier saisonnièrement, via la conjugaison entre la variabilité des populations benthiques, l'intensité de chalutage et les facteurs naturels. Des changements de la structure en taille des organismes pourraient par exemple modifier la mortalité par le chalutage (Bergman and Hup, 1992; Gilkinson et al., 1998). Les effets de cette activité peuvent en effet être différents selon la présence de nouvelles recrues

ou d'individus plus matures et de plus grande taille dans les populations.

Par ailleurs, il est de plus en plus reconnu que l'effet du chalutage se distingue de moins en moins à mesure que la fréquence et/ ou l'intensité des perturbations naturelles augmentent (Diesing et al., 2013; Hiddink et al., 2006; van Denderen et al., 2015a), puisque elles pourraient avoir des effets similaires sur les communautés benthiques (van Denderen et al., 2015a). Ainsi, il est imaginable que l'effet de la pêche ne puisse se distinguer de celui d'une tempête hivernale. Sur la Grande Vasière, la présence d'un front thermo-halin lié à un bourrelet froid, présent en permanence au niveau du fond marin (Castaing et al., 1999; Vincent and Kurc, 1969), limite les variations temporelles des variables environnementales. En revanche, l'intensité du chalutage présente des fluctuations saisonnières relativement marquées. Afin de tenir compte de la variabilité potentielle dans la réponse des communautés benthiques au chalutage, les travaux conduits à petite échelle ont fait l'objet de 2 campagnes d'échantillonnage, au début du printemps et en été. Le caractère variable de la réponse des communautés au cours de l'année a ainsi été mis en évidence. En effet, la réponse de la communauté mégabenthique au chalutage a été exclusivement observée durant le printemps (richesse spécifique) alors que des effets sur la macrofaune ont été mis en évidence pour les 2 saisons : au printemps (augmentation de l'équitabilité) et en été (diminution de la richesse spécifique et des abondances). Le lien entre le chalutage et les indices de diversité fonctionnelle ainsi qu'avec les caractéristiques des groupes fonctionnels était également variable selon les campagnes d'échantillonnage. Sur notre site d'étude, Le Loc'h (2004) n'avait pas observé de véritable variabilité saisonnière dans la structure des communautés macro- et mégabenthiques, entre le printemps et l'automne. En effet, chaque station présentait une dynamique qui lui était propre et il était difficile de dégager une tendance générale. Par conséquent, la différence de réponse des communautés benthiques au chalutage entre les 2 périodes étudiées ici serait principalement imputable aux variations saisonnières de l'activité de pêche plutôt qu'à la dynamique intrinsèque de la communauté macrobenthique. L'absence de variabilité saisonnière observée par Le Loc'h (2004) pourrait suggérer que la diminution de la richesse spécifique et de l'abondance des communautés macrobenthiques engendrées par le chalutage sont temporaires. Ceci vient moduler les conclusions d'un grand nombre d'études ayant été conduites sur une seule période de l'année (Novembre : Hinz et al. 2009 ; Juillet-Aout : Reiss et al. 2009b ; Mars, Juin ou Septembre selon le site d'étude : Tillin et al. 2006) et ne permettant pas de prendre en compte la variabilité temporelle de la réponse des communautés benthiques au chalutage.

Les effets du chalutage observés au cours de cette étude, bien que potentiellement temporaires, pourraient avoir des répercussions à long terme des communautés benthiques. En effet,

une étude conduite par Bergman et al. (2015) dans une zone côtière de la Mer du Nord n'a pas observé de différence dans la structure des communautés macrobenthiques sur un parc éolien fermé à la pêche depuis 5 ans en comparaison aux zones adjacentes qui elles, avaient continuer d'être exploitées. A partir des données VMS, Lambert et al. (2014) ont calculé le temps écoulé depuis le dernier évènement de chalutage sur environ 70 stations de la Mer d'Irlande et l'ont mis en relation avec les abondances de la communauté mégabenthique et de différents groupes fonctionnels, estimées à partir de suivis vidéos. De ces relations, ils ont extrapolé des temps de résilience allant de moins de 3 ans jusqu'à plus de 10 ans, selon les groupes fonctionnels. Ils étaient plus courts dans les zones soumises à des contraintes naturelles (courants de marées). Cependant, dans le cas de perturbations chroniques, il est possible que les communautés benthique ne retrouvent jamais leurs caractéristiques initiales et ce, d'autant plus que le chalutage est susceptible de modifier l'habitat benthique.

5.2.3 Des effets variables selon les compartiments biologiques

Afin d'avoir la vue la plus exhaustive possible de la réponse d'un écosystème face à une perturbation telle que le chalutage, il est nécessaire de considérer le maximum de compartiments biologiques, (i) capables d'interagir entre eux (par exemple via des relations trophiques), (ii) présentant la gamme la plus large possible de traits biologiques conditionnant leur résistance et leur résilience face à la perturbation, et (iii) la gamme la plus large possible de fonctions réalisées par ces espèces. Au cours de cette thèse, l'attention a été portée sur les compartiments d'invertébrés macro- et méga-benthiques, dont plusieurs études ont montré qu'ils étaient susceptibles d'être impactés négativement par le chalutage (Bergman and Hup, 1992; Bergman and van Santbrink, 2000; Bolam et al., 2014; Buhl-Mortensen et al., 2016; Sciberras et al., 2016). Plus de 430 taxons ont ainsi été identifiés. Ils étaient représentés par une grande variété d'organismes regroupés en 7 groupes fonctionnels, parmi lesquels plus de 200 annélides, 120 arthropodes, 58 mollusques, 23 échinodermes.

L'analyse des 2 compartiments biologiques a ainsi montré différents patrons de réponse des communautés au chalutage, traduisant différents processus écologiques. En effet, une diminution de la richesse et de l'abondance de la macrofaune a été observée en lien avec l'augmentation de l'intensité de chalutage. A l'inverse, une augmentation de la richesse spécifique de la mégafaune a été observée avec l'augmentation de l'intensité de chalutage. Le patron observé pour la macrofaune était relativement cohérent avec les résultats de la littérature (Hiddink et al., 2016, 2006; Hinz et al., 2009; Jennings et al., 2001a; Queiros et al., 2006; Reiss et al., 2009b). En

revanche, pour la mégafaune, il était en revanche relativement contradictoire avec les résultats obtenus dans d'autres pêcheries, via des modèles basés sur la taille des organismes (Duplisea et al., 2002; Queiros et al., 2006) ou des données de terrain (Buhl-Mortensen et al., 2016; Collie et al., 2000; Duplisea et al., 2002). Cependant, une communauté héberge différentes espèces ou groupes fonctionnels pouvant présenter une réponse différente au chalutage, certaines étant favorisées et d'autres étant défavorisées par la perturbation (Bolam et al., 2014; Bremner et al., 2003b; de Juan et al., 2007; Kenchington et al., 2007; Tillin et al., 2006). De la composition de la communauté dépendra donc sa réponse au chalutage. A petite échelle spatiale, la communauté mégabenthique présentait peu d'espèces vulnérables et les espèces présentent étaient capables de bénéficier de la perturbation par le chalutage expliquant ainsi les effets observés sur la mégafaune. La macrofaune était composée d'un mélange d'espèces opportunistes et d'espèces vulnérables comme les bivalves et les polychètes tubicoles. Une relation entre le chalutage et les caractéristiques sédimentaires avait également été observée. Les effets sur la macrofaune pourraient donc refléter un lien indirect avec le chalutage par modification de l'habitat benthique.

5.2.4 Des réponses au chalutage variables entre la diversité structurelle et le fonctionnement de l'écosystème

L'étude conduite à petite échelle spatiale a montré des modifications (ii) des indices de diversité fonctionnelle ainsi que (iii) des caractéristiques des groupes fonctionnels, en lien avec l'intensité de chalutage. Cependant, ces changements étaient associés à des groupes fonctionnels qui représentaient une part relativement faible de la biomasse macro- et mégabenthique. Par conséquent, en se basant sur l'hypothèse de " rapport de masse ", il est possible que les effets du chalutage sur la diversité fonctionnelle se traduisent par des changements mineurs dans le fonctionnement de l'écosystème benthique associé à la macro- et à la mégafaune. Ceci va à l'encontre des consensus proposés par Loreau et al. (2001) et Hooper et al. (2005), suggérant un lien positif entre la diversité (structurelle et fonctionnelle) et le fonctionnement de l'écosystème (e.g. utilisation des ressources disponibles, résistance face à une perturbation...). Cependant, certaines études de terrain suggèrent que les changements dans la diversité, le long de gradients environnementaux ou de perturbation anthropiques, ne sont pas nécessairement accompagnés par une altération du fonctionnement de l'écosystème (Cooper et al., 2008; Froján et al., 2011; Sigala et al., 2012). Il convient cependant de rester prudent quant à l'approche fonctionnelle. En effet, les traits biologiques ne mesurent pas directement le fonctionnement de l'écosystème mais en représentent un proxy. De véritables mesures des processus écologiques tels que la

production secondaire, doivent donc être entreprises afin de mieux comprendre le lien entre la diversité (taxonomique et fonctionnelle) et le fonctionnement de l'écosystème benthique ainsi que la manière dont ce lien est modifié par une perturbation telle que le chalutage.

5.3 Perspectives

5.3.1 Vers une caractérisation plus fine de la réponse des communautés benthiques au chalutage, selon les habitats

Les effets du chalutage seraient variables selon l'habitat considéré(Diesing et al., 2013; Hiddink et al., 2006; Kaiser et al., 2006; van Denderen et al., 2015a).En effet, un modèle basé sur la taille des organismes réalisé par Hiddink et al. (2006), et validé à partir de données de terrain suggère qu'à niveau équivalent de chalutage, la biomasse et la production des communautés benthiques présentes sur des sédiments vaseux et sablo-vaseux seraient moins impactées en comparaison à celles des milieux sableux ou graveleux. Bien que la majorité de la surface de la GV était constituée de sédiments sablo-vaseux, l'étude conduite à l'échelle de la GV englobait également d'autres types sédimentaires. Il serait donc intéressant d'étudier les effets du chalutage plus spécifiquement sur ces habitats

5.3.2 Vers une meilleure compréhension de la variabilité temporelle de la réponse des communautés benthique au chalutage

L'étude conduite à l'échelle de la GV était basée sur un suivi de 3 ans, tandis que l'étude conduite à petite échelle spatiale reposait sur 2 campagnes, réalisées à environ 3 mois d'intervalle, au début du printemps et en été. Ces fréquences d'échantillonnages ont respectivement permis d'inclure la variabilité inter-annuelle et trimestrielle dans la structure de la communauté mégabenthique. En particulier, l'étude conduite à petite échelle, au printemps et en été suggère que les effets du chalutage sont temporaires et variables selon la saison. Cependant, les 2 périodes d'échantillonnages pourraient être trop resserrées pour bien comprendre l'interaction entre la dynamique de l'intensité de chalutage et les dynamiques des communautés benthiques. L'étude conduite à petite échelle mériterait donc d'être étendue à d'autres périodes de l'année, en particulier durant l'automne et l'hiver afin de déterminer le moment où le chalutage a les effets les plus marqués.

5.3.3 De la communauté à l'écosystème

L'analyse des communautés macro- et méga-benthiques n'a fourni qu'un aperçu relativement partiel des effets du chalutage sur l'écosystème benthique. Or, cette activité est susceptible d'avoir des effets sur d'autres communautés. En effet, Hiddink et al. (2011) ont observé une diminution des abondances des plies (*Pleuronectes platessa*) et des limandes (*Limanda limanda*) le long d'un gradient d'intensité de chalutage, en Mer d'Irlande. Les espèces de la méiofaune, malgré leur petite taille et des cycles biologiques courts, sont susceptibles d'être affectés par le chalutage. Ainsi, une étude conduite par Hinz et al. (2008) a mis en évidence une réduction des abondances, de la production et le nombre de genres de nématodes, le long d'un gradient d'intensité de chalutage, en Mer du Nord et en Mer d'Irlande. Schratzberger and Jennings (2002) ont également observé une modification de la structure de la communauté de nématodes dans la zone centrale de la Mer du Nord. En outre, Schratzberger and Jennings (2002) ont mis en évidence à partir d'un protocole BACI (Before/ After Control Impact) des changements à moyen terme dans la composition de la communauté méiobenthique, au sud de la Mer du Nord. Enfin, les changements dans les caractéristiques sédimentaires par le chalutage pourraient avoir un effet sur les plus petits organismes. En effet, certains auteurs ont montré que le chalutage était susceptible de modifier les communautés bactériennes et les processus biogéochimiques qui y sont associés. En enfouissant de la matière organique dans les couches anoxiques du sédiment, le chalutage pourrait soutenir le processus de reminéralisation (Sciberras et al., 2016) ou de sulfato-réduction (Trimmer et al., 2005). Le remaniement sédimentaire par le chalutage pourrait également augmenter la pénétration d'oxygène dans le sédiment (Falcao et al., 2003; Sciberras et al., 2016; Trimmer et al., 2005) et ainsi modifier les processus de minéralisation ou la nitrification. Les exemples venant d'être cités soulignent l'importance de considérer plusieurs compartiments benthiques, en plus de la macro- et de la mégafaune, afin d'avoir la vue la plus exhaustive possible des effets du chalutage sur le fonctionnement de l'écosystème benthique.

5.4 Chalutage et services écosystémiques

Une des principales inquiétudes quant à l'érosion de la biodiversité concerne ses conséquences pour l'humanité (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2012; Worm et al., 2006). Sur les plateaux continentaux, la production de nourriture ferait partie des principaux services écosystèmiques (e.g. puit de carbone...). Or, les pêcheurs soutiennent souvent l'hypothèse que le chalutage "cultive" les espèces commerciales (Hiddink et al., 2008), souvent des prédateurs

benthivores et/ou des charognards. L'idée sous-jacente est qu'en labourant le fond marin, le chalutage favorise la production de leurs proies (e.g. polychètes et bivalves pour la plie ; crustacés pour la limande Hiddink et al. 2008; Johnson et al. 2015, via une compétition réduite avec les grands organismes. Un modèle développé par Hiddink et al. (2008), a montré qu'un effort de pêche relativement faible pourrait effectivement soutenir la production des proies des plies (*Pleuronectes platessa*). Cependant, ce patron s'estompait rapidement lorsque l'intensité de chalutage continuait d'augmenter. En effet, au-delà de $0.5 - 1\text{année}^{-1}$, le modèle prédisait une diminution de la production des proies. Sur notre zone d'étude, à petite échelle spatiale, nous avons observé une diminution drastique des abondances de la macrofaune dans les zones les plus exploitées durant l'été. De plus, aucun lien entre la biomasse de la communauté macrobenthique et l'intensité du chalutage n'a été observé. Par conséquent, l'intensité moyenne de chalutage (7.6année^{-1}) -environ 10 à 20 fois plus élevée que le seuil décrit par Hiddink et al. (2008)- pourrait être trop forte pour stimuler la production des proies des espèces commerciales (principalement la langoustine et le merlu).

La disponibilité alimentaire n'est pas uniquement conditionnée par la production des proies mais dépend également du ratio proie-prédateurs (Hiddink et al., 2016; Johnson et al., 2015). En effet, Hiddink et al. (2016) ont observé une diminution de la biomasse des proies ainsi qu'une diminution de la biomasse des espèces commerciales (plies, langoustines) avec le chalutage. Le déclin des espèces commerciales étant plus rapide que celui de leurs proies, le ratio proie-prédateurs, et donc la disponibilité alimentaire des espèces commerciales, s'en trouvait augmentés. Pour *Nephrops*, cela se traduisait par une biomasse individuelle plus élevée lorsque l'intensité du chalutage augmentait. Toutefois, ce patron a uniquement été observé à des niveaux relativement intermédiaires d'intensité de chalutage. En effet, à des niveaux plus élevés ($> 5\text{année}^{-1}$), Hiddink et al. (2016) ont observé le schéma inverse : le chalutage entrainait une diminution du ratio proie-prédateurs et donc, de la disponibilité alimentaire. A petite échelle spatiale, nous avons observé que les abondances et la biomasse des langoustines avaient été considérablement réduites entre les 2 périodes d'échantillonnage, suggérant que l'effort de chalutage exercé durant le printemps (une surface d'1 km^2 était chalutée environ 3.6 fois dans sa totalité depuis le 1^{er} Janvier 2013) entraine la diminution, au moins de manière saisonnière, de cette espèce commerciale. Durant cette période, la communauté macrobenthique ne semblait pas modifiée par le chalutage, ce qui suggère que durant le printemps, la pêche augmente la disponibilité alimentaire pour les langoustines. En été, aucune relation entre l'intensité de chalutage et la biomasse/ abondances de la mégafaune n'a été observée. Cependant, durant cette période, *Munida* spp. remplacait *Nephrops* en terme d'abondance relative. Or, sur notre zone

d'étude, l'analyse du réseau trophique benthique par Le Loc'h and Hily (2005), via la mesure des isotopes stables du carbone et de l'azote, a suggéré que *Nephrops* et *Munida* pourraient être en compétition pour la même ressource alimentaire. Ainsi, durant l'été, et contrairement au printemps, la compétition alimentaire pourrait être accrue, ce qui pourrait réduire la disponibilité alimentaire pour les langoustines.

L'importance des rejets de pêche dans le réseau trophique benthique, et plus particulièrement dans le régime alimentaire de *Nephrops* représente une question cruciale puisqu'ils pourraient représenter une alternative aux proies naturelles des langoustines. En effet, certaines études ont montré que les rejets sont susceptibles de représenter une source d'énergie considérable pour les prédateurs-charognards (Catchpole et al., 2006). Ils agiraient comme un raccourci dans le réseau trophique, qui leur permettrait de s'alimenter sur des niveaux trophiques supérieurs à ceux de leurs proies naturelles. L'importance des rejets de pêche dans le réseau trophique benthique du Golfe de Gascogne est encore relativement mal connue. Une étude menée par Lassalle et al. (2012) suggère qu'elle est relativement faible. Toutefois, cette étude se base sur un modèle Ecopath, s'appliquant à une grande échelle spatiale pour satisfaire les conditions d'équilibre du modèle. Or, la distribution des rejets pourrait être très localisée et leur importance pourrait ainsi avoir été sous-estimée. L'analyse de la composition en isotopes stables (en particulier de l'azote) du macro- et du mégabenthos, pourrait permettre de préciser l'importance des rejets de pêche dans le réseau trophique benthique, et en particulier pour les espèces commerciales comme *Nephrops*. De plus, il pourrait également être intéressant d'analyser comment varie la taille et/ ou la biomasse individuelle de *Nephrops* afin de déterminer comment la condition alimentaire évolue lorsque l'intensité du chalutage augmente.

5.5 Vers des mesures de gestions de la pêcherie bentho-demersale du Golfe de Gascogne ?

Les mesures de gestion de la pêcherie bentho-demersale du Golfe de Gascogne consistent actuellement en des tailles minimales de capture, des mesures d'amélioration de la sélectivité des engins de pêche (e.g. maille minimale des filets, dispositifs sélectifs obligatoire pour la langoustine...) et des quotas dans les débarquements. Cependant, il est de plus en plus reconnu que les mesures de gestions doivent dépasser les approches mono-spécifiques basées sur la relation pêcheur-stock Collie and Gislason (2001); Walters et al. (2005) et doivent intégrer la dégradation des habitats par la pêche et tenir compte des autres composantes du système comme

les espèces non ciblées, les espèces sensibles, les interactions trophiques, etc... (Pikitch et al., 2004), afin de garantir les biens et services apportés par les écosystèmes, d'un point de vue économique, social et environnemental (Garcia, 2003; Garcia and Cochrane, 2005). Ces objectifs nécessitent la modélisation des écosystèmes. Dans le Golfe de Gascogne, des modèles de réseau trophique ont été réalisés (Ecopath : Lassalle et al., 2011). Cependant, ils n'incluaient pas les effets du chalutage sur les différents compartiments benthiques. Il existe également des modèles de gestions spatialisées (e.g. modèle ISIS-Fish : Drouineau et al., 2006) mais ceux-ci restent focalisés sur les espèces cibles et n'intègrent pas l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème. Les résultats acquis au cours de cette thèse pourraient donc permettre d'améliorer ces modèles et de tester différents scénarios de gestion de la ressource selon la pression de pêche.

5.5.1 Vers une préservation des habitats menacés ?

La communauté à pennatules et à mégafaune fouisseuse est considérée comme "un habitat menacé et/ ou en déclin " par la convention OSPAR pour la protection de l'environnement marin en Atlantique Nord-Est (OSPAR, 2004). En particulier, les pennatules feraient partie des organismes les plus vulnérables au chalutage. Leur distribution pourrait avoir été restreinte à la marge externe de la GV suite à des décennies de pêche. Dans la mesure où cette zone de la GV hébergeait les plus faibles abondances de langoustines et que de faibles intensités de chalutage sont susceptibles de réduire considérablement et à long terme les populations de pennatules (Tillin et al., 2006) dont le temps de résilience pourrait être particulièrement long (Greathead et al., 2007; Lambert et al., 2014), on peut s'interroger sur une éventuelle fermeture des zones situées le long de la marge externe de la GV. De telles mesures ont d'ailleurs montré leur efficacité dans le maintien de la densité, de la biomasse et de la taille individuelle des espèces cibles mais également dans le maintien de la biodiversité des espèces non-ciblées, de l'habitat benthique et du fonctionnement de l'écosystème (Halpern and Warner, 2003; Lester et al., 2009; Sciberras et al., 2013). Elles nécessitent toutefois d'avoir une meilleure connaissance de la biologie et l'écologie des espèces de pennatules et de leur couverture spatiale (Greathead et al., 2014). Bien sûr, la relation entre ces espèces et le chalutage nécessite une investigation spécifique à chacune d'entre elles.

5.5.2 Vers des méthodes de pêche alternatives ?

L'utilisation d'engins de pêche alternatifs au chalut à grande ouverture verticale (GOV) pourrait permettre d'atténuer l'impact sur les habitats et les communautés benthiques et par

conséquent, limiter ses répercussions sur les communautés benthiques. La pêche au casier est actuellement pratiquée par 277 navires (18% de la flottille), principalement dans les zones côtières de la façade Atlantique, et à raison d'une moyenne de 5.7 mois d'activité par navire. Cette activité pourrait avoir un impact plus faible sur l'habitat benthique en comparaison à la pêche au chalut. En effet, Ziegler and Valentinsson (2008) estiment que la surface balayée par le chalutage en 1 heure aurait le même impact sur le fond marin qu'1 an de pêche au casier, rapporté par kg de langoustine débarquée, dans la pêcherie du Kattegat. De plus, une étude menée dans un loch écossais suggère que les pennatules seraient assez résilientes au contact physique avec les éléments du casier susceptibles de les déraciner (Kinnear et al., 1996).Certaines études bioéconomiques suggèrent que la pêche au casier engendre moins de frais, que les prises sont de meilleure qualité et de plus grande taille d'où un prix au kg plus élevé en comparaison des langoustines pêchées au chalut (Leocadio et al., 2012). Toutefois, le nombre de captures est divisé par 10 avec les casiers et cette méthode de pêche ne serait économiquement viable qu'en complément d'autres activités de pêche. Une des principales limites à l'utilisation des casiers réside également dans les conflits avec les autres activités de pêche (Macher et al., 2008). L'utilisation de chaluts modifiés pourrait également limiter l'impact de la pêche sur l'habitat marin. Par exemple des panneaux de type "Jumpers" ont été développés dans le but de limiter la surface du panneau en contact avec le fond marin (Vincent et al., 2015). Ils limiteraient par 10 le volume de sédiment remis en suspension par rapport à des panneaux classiques (Mengual et al., 2016). Cependant, des études supplémentaires s'avèrent nécessaire pour déterminer si les rendements sont modifiés en utilisant cette méthode de pêche.

5.6 Conclusion générale

Les travaux engagés au cours de cette thèse ont permis d'accroitre notre connaissance sur la structure et le fonctionnement des communautés mégabenthiques et macrobenthiques de la "Grande Vasière du Golfe de Gascogne". Les conclusions de chacun des chapitres suggérèrent que les communautés benthiques ont été façonnées par plusieurs décennies de chalutage et qu'elles sont actuellement adaptées aux perturbations chroniques engendrées par cette activité, particulièrement intensive en comparaison à ce qui a été observé par de nombreux auteurs dans les pêcheries de l'Atlantique Nord-Est. Nos résultats indiquent que les effets de cette activité sont essentiellement saisonniers et temporaires. Ceci fournit un exemple jusque là sans équivalent dans la littérature scientifique. Les modèles écosystémiques du Golfe de Gascogne pourront ainsi être raffinés pour tenir compte de cette réponse temporaire au chalutage de

fond. De surcroit, les gestionnaires du milieu marin y trouveront une limite haute, un point de référence pour qualifier un environnement anthropisé.

Néanmoins, plusieurs points d'interrogations demeurent à l'issue de ce travail. Premièrement, s'il semble que le chalutage a effet négatif fort mais saisonnier sur la principal espèce ciblées par la pêcherie, ses effets à long terme n'ont pas été étudiés. Deuxièmement, la structure du réseau trophique benthique et sa relation avec l'intensité de chalutage méritent d'être précisés par des techniques plus pointues (isotopes stables). Par ailleurs, l'étude de la compétition alimentaire entre les deux espèces dominant les communautés mégabenthiques : *Nephrops norvegicus* et *Munida* spp., et la manière dont l'intensité de cette compétition varie avec l'intensité de chalutage apporterait beaucoup à notre connaissance de la structuration des communautés benthiques et de leur fonctionnement.

Bibliographie

J. Baillie, C. Hilton-Taylor, and S. N. Stuart. *2004 IUCN red list of threatened species : a global species assessment*. Iucn, 2004.

B. J. Ball, G. Fox, and B.W. Munday. *Long- and short-term consequences of a Nephrops trawl fishery on the benthos and environment of the Irish Sea*. 2000.

A. Balmford, R. E. Green, and M. Jenkins. Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7) :326–330, 2003.

P. Balvanera, A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10) :1146–1156, 2006. ISSN 1461-023X. doi : 10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x.

N. J. Beaumont, M. C. Austen, J.P. Atkins, D. Burdon, S. Degraer, T.P. Dentinho, S. Derous, P. Holm, T. Horton, E. Van Ierland, and others. Identification, definition and quantification of goods and services provided by marine biodiversity : implications for the ecosystem approach. *Marine pollution bulletin*, 54(3) :253–265, 2007.

T. Bell, J. A. Newman, B. W. Silverman, S. L. Turner, and A. K. Lilley. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 436(7054) :1157–1160, 2005.

M. J. N. Bergman and M. Hup. Direct effects of beamtrawling on macrofauna in a sandy sediment in the southern North-Sea. *Ices Journal of Marine Science*, 49(1) :5–11, 1992. ISSN 1054-3139. doi : 10.1093/icesjms/49.1.5.

M. J. N. Bergman and J. W. van Santbrink. Mortality in megafaunal benthic populations caused by trawl fisheries on the Dutch continental shelf in the North Sea in 1994. *Ices Journal of Marine Science*, 57(5) :1321–1331, 2000. ISSN 1054-3139. doi : 10.1006/jmsc.2000.0917.

M. J. N. Bergman, Selma M Ubels, Gerard CA Duineveld, and Erik WG Meesters. Effects of a 5-year trawling ban on the local benthic community in a wind farm in the Dutch coastal zone. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 72(3) :962–972, 2015.

M. Bergmann, S.K. Wieczorek, P.G. Moore, and R.J.A. Atkinson. Discard composition of the Nephrops fishery in the Clyde Sea area, Scotland. *Fisheries Research*, 57(2) :169–183, 2002.

F. Blanchard and Frédéric Vandermeirsch. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish Capros aper in the Bay of Biscay (1973-2002). *Comptes rendus biologies*, 328(5) :505–509, 2005.

F. Blanchard, F. LeLoc'h, C. Hily, and J. Boucher. Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 280 :249–260, 2004. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps280249.

F. G. Blanchet, P. Legendre, and D. Borcard. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9) :2623–2632, 2008.

S. J Blott and K. Pye. GRADISTAT : a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth surface processes and Landforms*, 26(11) : 1237–1248, 2001.

S.G. Bolam, R.C. Coggan, J. Eggleton, M. Diesing, and D. Stephens. Sensitivity of macrobenthic secondary production to trawling in the English sector of the Greater North Sea : A biological trait approach. *Journal of Sea Research*, 85 :162–177, 2014.

P. Bouysse, P. Lesueur, and A. Klingebiel. Carte des sédiments superficiels du plateau continental du golfe de gascogne - partie septentrionale au 1/500.000. 1986.

A Bozzano and F Sardá. Fishery discard consumption rate and scavenging activity in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 59 (1) :15–28, 2002.

C. Bradshaw, P. Collins, and A. R. Brand. To what extent does upright sessile epifauna affect benthic biodiversity and community composition ? *Marine Biology*, 143(4) :783–791, 2003. ISSN 0025-3162. doi : 10.1007/s00227-003-1115-7.

C. Bradshaw, I. Tjensvoll, M. Sköld, I. J. Allan, J. Molvaer, J. Magnusson, K. Naes, and H. C. Nilsson. Bottom trawling resuspends sediment and releases bioavailable contaminants in a polluted fjord. *Environmental Pollution*, 170 :232–241, 2012.

J. Bremner. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1) :37–47, 2008.

J. Bremner, C. L. J. Frid, and S. I. Rogers. Assessing marine ecosystem health : the long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 6(2) :131–137, 2003a. ISSN 1463-4988.

J. Bremner, S. I. Rogers, and C. L. J. Frid. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems : a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254 :11–25, 2003b. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps254011.

T. Brey. Growth performance and mortality in aquatic macrobenthic invertebrates. *Advances in Marine Biology, Vol 35*, 35 :153–223, 1999. ISSN 0065-2881. doi : 10.1016/s0065-2881(08) 60005-x.

A. Brind'Amour, P. Laffargue, J. Morin, S. Vaz, A. Foveau, and H. Le Bris. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Continental Shelf Research*, 72 :1–9, 2014. ISSN 0278-4343. doi : 10.1016/j.csr.2013.10.015.

E. J. Brown, B. Finney, M. Dommisse, and S. Hills. Effects of commercial otter trawling on the physical environment of the southeastern Bering Sea. *Continental Shelf Research*, 25(10) : 1281–1301, 2005.

L. Buhl-Mortensen, K. E. Ellingsen, P. Buhl-Mortensen, K. L. Skaar, and G. Gonzalez-Mirelis. Trawling disturbance on megabenthos and sediment in the Barents Sea : chronic effects on density, diversity, and composition. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 73(suppl 1) :i98–i114, 2016.

M. W. Cadotte, K. Carscadden, and N. Mirotchnick. Beyond species : functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5) : 1079–1087, 2011.

R. Callaway, J. Alsvag, I. De Boois, J. Cotter, A. Ford, H. Hinz, S. Jennings, I. Kröncke, J. Lancaster, G. Piet, and others. Diversity and community structure of epibenthic invertebrates

and fish in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 59(6) : 1199–1214, 2002.

N. Campbell, L. Allan, A. Weetman, and H.n Dobby. Investigating the link between Nephrops norvegicus burrow density and sediment composition in Scottish waters. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 66(9) :2052–2059, 2009.

B. J. Cardinale, D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443(7114) :989–992, 2006. ISSN 0028-0836. doi : 10.1038/nature05202.

B. J. Cardinale, J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(46) :18123–18128, 2007. ISSN 0027-8424. doi : 10.1073/pnas.0709069104.

B. J. Cardinale, J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401) :59–67, 2012. ISSN 0028-0836. doi : 10.1038/nature11148.

P. Castaing, J. M. Froidefond, P. Lazure, O. Weber, R. Prud'homme, and J. M. Jouanneau. Relationship between hydrology and seasonal distribution of suspended sediments on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 46(10) :1979–2001, 1999. ISSN 0967-0645. doi : 10.1016/S0967-0645(99)00052-1.

T. L. Catchpole, C. L. J. Frid, and T. S. Gray. Importance of discards from the English Nephrops norvegicus fishery in the North Sea to marine scavengers. *Marine Ecology Progress Series*, 313 :215–226, 2006. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps313215.

F. S. Chapin, E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P.M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, and others. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783) :234–242, 2000.

C. Gémarec M. Chassé. *Atlas des fonds meubles du plateau continental du Golfe de Gascogne : carte bio-sédimentaire*. 1976.

F. Chevene, S. Dolédec, and D. Chessel. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3) :295–309, 1994. ISSN 1365-2427.

T. Chouvelon, G. Schaal, J. Grall, F. Pernet, M. Perdriau, E.J. A-Pernet, and H. Le Bris. Isotope and fatty acid trends along continental shelf depth gradients : Inshore versus offshore hydrological influences on benthic trophic functioning. *Progress in Oceanography*, 138 :158–175, 2015.

F. C. Coleman and S. L. Williams. Overexploiting marine ecosystem engineers : potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(1) :40–44, 2002.

J. S. Collie and H. Gislason. Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(11) :2167–2176, 2001.

J. S. Collie, S. J. Hall, M. J. Kaiser, and I. R. Poiner. A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. *Journal of Animal Ecology*, 69(5) :785–798, 2000. ISSN 0021-8790. doi : 10.1046/j.1365-2656.2000.00434.x.

K. M. Cooper, C. R.S. B Froján, E. Defew, M. Curtis, A. Fleddum, L. Brooks, and D. M. Paterson. Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1) :82–91, 2008.

D. Davoult, J-M. Dewarumez, C. Luczak, and A. Migne. Nouvelles signalisations d'espèces benthiques sur les côtes françaises de la Manche orientale et de la Mer du Nord. *Cahiers de Biologie marine*, 40(2) :121–128, 1999.

S. de Juan, J. E. Cartes, and M. Demestre. Effects of commercial trawling activities in the diet of the flat fish Citharus linguatula (Osteichthyes : Pleuronectiformes) and the starfish Astropecten irregularis (Echinodermata : Asteroidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349(1) :152–169, 2007.

X. D. De Madron, B. Ferre, G. Le Corre, C. Grenz, P. Conan, M. Pujo-Pay, R. Buscail, and O. Bodiot. Trawling-induced resuspension and dispersal of muddy sediments and dissolved elements in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25(19) : 2387–2409, 2005.

T. M. Dellapenna, M. A. Allison, G. A. Gill, R. D. Lehman, and K. W. Warnken. The impact of shrimp trawling and associated sediment resuspension in mud dominated, shallow estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(3) :519–530, 2006.

M. Demestre and P. Abelló. Growth and distribution of solenocera membranacea (risso, 1816) (decapoda, dendrobranchiata) in the northewestern mediterranean sea. *Scientia Marina(Barcelona)*, 57(2) :161–166, 1993.

B. Diamond and B. D. Beukers-Stewart. Fisheries Discards in the North Sea : Waste of Resources or a Necessary Evil ? *Reviews in Fisheries Science*, 19(3) :231–245, 2011. ISSN 1064-1262. doi : 10.1080/10641262.2011.585432.

R. J. Diaz and R. Rosenberg. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *science*, 321(5891) :926–929, 2008.

S. Diaz and M. Cabido. Vive la difference : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11) :646–655, 2001. ISSN 0169-5347. doi : 10.1016/s0169-5347(01)02283-2.

M. Diesing, D. Stephens, and J. Aldridge. A proposed method for assessing the extent of the seabed significantly affected by demersal fishing in the Greater North Sea. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 70(6) :1085–1096, 2013.

M. Dolbeth, S. Dolédec, and M. Pardal. Relationship between functional diversity and benthic secondary production in a disturbed estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 539 :33–46, 2015.

Sara Dolnicar, Klaus Grabler, Josef A Mazanec, AG Woodside, GI Crouch, M Oppermann, MY Sakai, and others. *A tale of three cities : perceptual charting for analysing destination images.* CABI Publishing, 1999.

S. L. Drabsch, J. E. Tanner, and S. D. Connell. Limited infaunal response to experimental trawling in previously untrawled areas. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 58(6) :1261–1271, 2001.

H. Drouineau, S. Mahevas, D. Pelletier, and B. Beliaeff. Assessing the impact of different management options using ISIS-Fish* : the French Merluccius merluccius Nephrops norvegicus mixed fishery of the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 19(1) :15–29, 2006. ISSN 0990-7440. doi : 10.1051/alr.2006002.

C Middelburg Duarte, Jack J Middelburg, and Nina Caraco. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2(1) :1–8, 2005.

C. Dubrulle, J. M. Jouanneau, P. Lesueur, J. F. Bourillet, and O. Weber. Nature and rates of fine-sedimentation on a mid-shelf : "La Grande Vasière" (Bay of Biscay, France). *Continental Shelf Research*, 27(16) :2099–2115, 2007. ISSN 0278-4343. doi : 10.1016/j.csr.2007.05.002.

N. K. Dulvy, Y. Sadovy, and J. D. Reynolds. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, 4(1) :25–64, 2003. ISSN 1467-2960. doi : 10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x.

D. E. Duplisea, S. Jennings, K. J. Warr, and T. A. Dinmore. A size-based model of the impacts of bottom trawling on benthic community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11) :1785–1795, 2002. ISSN 0706-652X.

Daniel E Duplisea, Simon Jennings, Stephen J Malcolm, Ruth Parker, and David B Sivyer. Modelling potential impacts of bottom trawl fisheries on soft sediment biogeochemistry in the North Sea. *Geochemical Transactions*, 2(14) :112–117, 2001.

M. Dutertre, D. Hamon, C. Chevalier, and A. Ehrhold. The use of the relationships between environmental factors and benthic macrofaunal distribution in the establishment of a baseline for coastal management. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 70(2) :294–308, 2013.

O. R. Eigaard, F. Bastardie, N. Hintzen, L. Buhl-Mortensen, P. Buhl-Mortensen, and others. Benthic impact of fisheries in European waters : the distribution and intensity of bottom trawling. Report, Benthic Ecosystem Fisheries Impact Study, IMARES, IJmuiden, the Netherlands, 2015.

O. R. Eigaard, F. Bastardie, M. Breen, G. E. Dinesen, N. T. Hintzen, P. Laffargue, L. O. Mortensen, J. R. Nielsen, H. C. Nilsson, F. G. Oâ€™Neill, and others. Estimating seabed pressure from demersal trawls, seines, and dredges based on gear design and dimensions. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 73(suppl 1) :i27–i43, 2016a.

O. R. Eigaard, F. Bastardie, N. T. Hintzen, L. Buhl-Mortensen, P. Buhl-Mortensen, R. Catarino, G. E. Dinesen, J. Egekvist, H. Fock, K. Geitner, and others. The footprint of bottom trawling in European waters : distribution, intensity, and seabed integrity. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, page fsw194, 2016b.

C. C. Elton. The reasons for conservation. In *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, pages 143–153. Springer, 1958.

M. Falcao, M. B. Gaspar, M. Caetano, M. N. Santos, and C. Vale. Short-term environmental impact of clam dredging in coastal waters (south of Portugal) : chemical disturbance and subsequent recovery of seabed. *Marine Environmental Research*, 56(5) :649–664, 2003.

E. Fanelli, F. Colloca, and G. Ardizzone. Decapod crustacean assemblages off the west coast of central italy (western mediterranean). *Scientia Marina*, 71(1) :19–28, 2007.

A. C. Farina and I. Gonzalez Herraiz. Trends in catch-per-unit-effort, stock biomass and recruitment in the North and Northwest Iberian Atlantic Nephrops stocks. *Fisheries research*, 65(1) :351–360, 2003. ISSN 0165-7836.

B Ferré, X Durrieu De Madron, C Estournel, C Ulses, and Gildas Le Corre. Impact of natural (waves and currents) and anthropogenic (trawl) resuspension on the export of particulate matter to the open ocean : application to the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 28(15) :2071–2091, 2008.

S. M. Freeman, C. A. Richardson, and R. Seed. Seasonal abundance, spatial distribution, spawning and growth of Astropecten irregularis (Echinodermata : Asteroidea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53(1) :39–49, 2001.

C. L. J. Frid, K. G. Harwood, S. J. Hall, and J. A. Hall. Long-term changes in the benthic communities on North Sea fishing grounds. *Ices Journal of Marine Science*, 57(5) :1303–1309, 2000. ISSN 1054-3139. doi : 10.1006/jmsc.2000.0900.

M Friedrichs, T Leipe, F Peine, and G Graf. Impact of macrozoobenthic structures on near-bed sediment fluxes. *Journal of Marine Systems*, 75(3) :336–347, 2009.

C. Froján, K. Cooper, J. Bremner, E. Defew, W. Hussin, and D. M. Paterson. Assessing the recovery of functional diversity after sustained sediment screening at an aggregate dredging site in the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(3) :358–366, 2011.

V. Gagic, I. Bartomeus, T. Jonsson, A. Taylor, C. Winqvist, C. Fischer, E. M. Slade, I. Steffan-Dewenter, M. Emmerson, S. G. Potts, and others. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 282(1801) :20142620, 2015.

S. M. Garcia. *The ecosystem approach to fisheries : issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook*. Number 443. Food & Agriculture Org., 2003.

S. M. Garcia and K. L. Cochrane. Ecosystem approach to fisheries : a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 62(3) :311–318, 2005.

E. Garnier, J. Cortez, G. Bills, M-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, and others. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9) :2630–2637, 2004.

E. Garnier, S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, C. Fortunel, H. Freitas, C. Golodets, and others. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands : a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*, 99(5) :967–985, 2007.

M. B. Gaspar, C. A. Richardson, and C. C. Monteiro. The effects of dredging on shell formation in the razor clam ensis siliqua from barrinha, south portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 74(4) :927–938, 1994. ISSN 0025-3154.

J-P Gattuso, M Frankignoulle, and Roland Wollast. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1) :405–434, 1998.

JM Gee and RM Warwick. Preliminary observations on the metabolic and reproductive strategies of harpacticoid copepods from an intertidal sandflat. *Hydrobiologia*, 118(1) :29–37, 1984.

J-M. Gili and R. Coma. Benthic suspension feeders : their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in ecology & evolution*, 13(8) :316–321, 1998.

K. Gilkinson, M. Paulin, S. HBlablaey, and P. Schwinghamer. Impacts of trawl door scouring on infaunal bivalves : Results of a physical trawl door model dense sand interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224(2) :291–312, 1998. ISSN 0022-0981. doi : 10.1016/s0022-0981(97)00207-4.

M. Glémarec. *Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne*. Atelier offset de la Facult é des Sciences, 1969.

F. Gohin, L. Lampert, J. F. O. Guillaud, A. Herbland, and E. Nezan. Satellite and in situ observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, 23(11-13) :1117–1141, 2003. ISSN 0278-4343. doi : 10.1016/s0278-4343(03)00088-8.

R. Goni. Ecosystem effects of marine fisheries : an overview. *Ocean & Coastal Management*, 40(1) :37–64, 1998. ISSN 0964-5691. doi : 10.1016/s0964-5691(98)00037-4.

J. S. Gray. Marine biodiversity : patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity & Conservation*, 6(1) :153–175, 1997.

John S. Gray. *The ecology of marine sediments : an introduction to the structure and function of benthic communities*. CUP Archive, 1981. ISBN 0-521-28027-3.

C Greathead, JM GonzÃ¡lez-Irusta, J Clarke, P Boulcott, L Blackadder, A Weetman, and PJ Wright. Environmental requirements for three sea pen species : relevance to distribution and conservation. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, page fsu129, 2014.

C. F. Greathead, D. W. Donnan, and J. M. Mair. Impact of Nephrops trawling on the distribution of the sea pens Virgularia mirabilis, Pennatula phosphorea and Funiculina quadrangularis in Scottish waters. *Fisheries Research services Internal Report No. 02*, 5, 2005.

C. F. Greathead, D. W. Donnan, J. M. Mair, and G. R. Saunders. The sea pens Virgularia mirabilis, Pennatula phosphorea and Funiculina quadrangularis : distribution and conservation issues in Scottish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(05) :1095–1103, 2007.

JP Grime. Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6) :902–910, 1998.

S. Groenewold and M. Fonds. Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam-trawl fishery in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 57(5) :1395–1406, 2000. ISSN 1054-3139.

L. Guerineau, M-J Rochet, and I. Peronnet. Panorama des rejets dans les pã[a]cheries franã§aises. Report, Ifremer, Brest, 2010.

J. F. Guillaud, A. Aminot, D. Delmas, F. Gohin, M. Lunven, C. Labry, and A. Herbland. Seasonal variation of riverine nutrient inputs in the northern Bay of Biscay (France), and patterns of marine phytoplankton response. *Journal of Marine Systems*, 72(1-4) :309–319, 2008. ISSN 0924-7963. doi : 10.1016/j.jmarsys.2007.03.010.

B. Guyonnet, J. Grall, and B. Vincent. Modified otter trawl legs to reduce damage and mortality of benthic organisms in North East Atlantic fisheries (Bay of Biscay). *Journal of Marine Systems*, 72(1-4) :2–16, 2008. ISSN 0924-7963. doi : 10.1016/j.jmarsys.2007.05.017.

B. S. Halpern and R. Warner. Review paper. Matching marine reserve design to reserve objectives. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 270(1527) : 1871–1878, 2003.

J. A. Hartigan and M. A. Wong. Algorithm AS 136 : A k-means clustering algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 28(1) :100–108, 1979.

J. M. Hermsen, J. S. Collie, and P. C. Valentine. Mobile fishing gear reduces benthic megafaunal production on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 260 :97–108, 2003. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps260097.

J. G. Hiddink, S. Jennings, M. J. Kaiser, A. M. Queiros, D. E. Duplisea, and G. J. Piet. Cumulative impacts of seabed trawl disturbance on benthic biomass, production, and species richness in different habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(4) : 721–736, 2006. ISSN 0706-652X. doi : 10.1139/f05-266.

J. G. Hiddink, A. D. Rijnsdorp, and G. Piet. Can bottom trawling disturbance increase food production for a commercial fish species ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(7) :1393–1401, 2008.

J. G. Hiddink, A. F. Johnson, R. Kingham, and H. Hinz. Could our fisheries be more productive ? Indirect negative effects of bottom trawl fisheries on fish condition. *Journal of Applied Ecology*, 48(6) :1441–1449, 2011.

J. G. Hiddink, J. Moranta, S. Balestrini, M. Sciberras, M. Cendrier, R. Bowyer, M. J. Kaiser, M. Sköld, P. Jonsson, F. Bastardie, and others. Bottom trawling affects fish condition through changes in the ratio of prey availability to density of competitors. *Journal of Applied Ecology*, 2016.

C. Hily, F. Le Loc'h, J. Grall, and M. Glemarec. Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited : Long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78(2) :413–425, 2008. ISSN 0272-7714. doi : 10.1016/j.ecss.2008.01.004.

N. T. Hintzen, F. Bastardie, D. Beare, G. J. Piet, C. Ulrich, N. Deporte, J. Egekvist, and H. Degel. VMStools : open-source software for the processing, analysis and visualisation of fisheries logbook and VMS data. *Fisheries Research*, 115 :31–43, 2012.

H. Hinz, J. G. Hiddink, J. Forde, and M. J. Kaiser. Large-scale responses of nematode communities to chronic otter-trawl disturbance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(4) :723–732, 2008.

H. Hinz, V. Prieto, and M. J. Kaiser. Trawl disturbance on benthic communities : chronic effects and experimental predictions. *Ecological Applications*, 19(3) :761–773, 2009. ISSN 1051-0761.

H Hinz, LG Murray, GI Lambert, JG Hiddink, and MJ Kaiser. Confidentiality over fishing effort data threatens science and management progress. *Fish and Fisheries*, 14(1) :110–117, 2013.

D. U. Hooper, F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, and others. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1) :3–35, 2005.

D. J. Hughes. Sea Pens and Burrowing Megafauna. *An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project)*, page 114, 1998.

D. J. Hughes and R. J. A. Atkinson. A towed video survey of megafaunal bioturbation in the north-eastern Irish Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77(03) :635–653, 1997. ISSN 1469-7769.

P. Hutchings. Review of the effects of trawling on macrobenthic epifaunal communities. *Marine and Freshwater Research*, 41(1) :111–120, 1990.

G. E. Hutchinson. A Treatise on. *Limnology*, 1, 1957.

M. Jenkins. Prospects for biodiversity. *Science*, 302(5648) :1175–1177, 2003.

S. Jennings, J. Alvsvag, A. J. R. Cotter, S. Ehrich, S. P. R. Greenstreet, A. Jarre-Teichmann, N. Mergardt, A. D. Rijnsdorp, and O. Smedstad. Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas : patterns in fishing effort, diversity and community structure. III. International trawling effort in the North Sea : an analysis of spatial and temporal trends. *Fisheries Research*, 40 (2) :125–134, 1999. ISSN 0165-7836. doi : 10.1016/s0165-7836(98)00208-2.

S. Jennings, T. A. Dinmore, D. E. Duplisea, K. J. Warr, and J. E. Lancaster. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology*, 70(3) :459–475, 2001a. ISSN 0021-8790. doi : 10.1046/j.1365-2656.2001.00504.x.

S. Jennings, T. A. Dinmore, D. E. Duplisea, K. J. Warr, and J. E. Lancaster. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology*, 70(3) :459–475, 2001b. ISSN 0021-8790. doi : 10.1046/j.1365-2656.2001.00504.x.

S. Jennings, J. K. Pinnegar, N. V. C. Polunin, and K. J. Warr. Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series*, 213 :127–142, 2001c. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps213127.

S. Jennings, M. D. Nicholson, T. A. Dinmore, and J. E. Lancaster. Effects of chronic trawling disturbance on the production of infaunal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 243 :251–260, 2002. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps243251.

Andrew Frederick Johnson, Giulia Gorelli, Stuart Rees Jenkins, Jan Geert Hiddink, and Hilmar Hinz. Effects of bottom trawling on fish foraging and feeding. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 282(1799) :20142336, 2015.

M. P. Johnson, C. Lordan, and A-M. Power. Habitat and Ecology of Nephrops norvegicus. *Advan. Mar. Biol*, 64 :27–63, 2013.

JB Jones. Environmental impact of trawling on the seabed : a review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 26(1) :59–67, 1992.

C. Jorgensen, K. Enberg, E. S. Dunlop, R. Arlinghaus, D. S. Boukal, K. Brander, B. Ernande, A. Gardmark, F. Johnston, S. Matsumura, H. Pardoe, K. Raab, A. Silva, A. Vainikka, U. Dieckmann, M. Heino, and A. D. Rijnsdorp. Ecology - Managing evolving fish stocks. *Science*, 318(5854) :1247–1248, 2007. ISSN 0036-8075. doi : 10.1126/science.1148089.

J. M. Jouanneau, O. Weber, M. Cremer, and P. Castaing. Fine-grained sediment budget on the continental margin of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 46(10) :2205–2220, 1999. ISSN 0967-0645. doi : 10.1016/S0967-0645(99)00060-0.

M. J. Kaiser and J. G. Hiddink. Food subsidies from fisheries to continental shelf benthic scavengers. *Marine Ecology Progress Series*, 2007.

M. J. Kaiser and F. E. Spence. Inconsistent temporal changes in the megabenthos of the English Channel. *Marine Biology*, 141(2) :321–331, 2002. ISSN 0025-3162. doi : 10.1007/s00227-002-0826-5.

M. J. Kaiser and B. E. Spencer. Fish scavenging behavior in recently trawled areas. *Marine Ecology Progress Series*, 112(1-2) :41–49, 1994. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps112041.

M. J. Kaiser and B. E. Spencer. The effects of beam-trawl disturbance on infaunal communities in different habitats. *Journal of Animal Ecology*, pages 348–358, 1996. ISSN 0021-8790.

M. J. Kaiser, K. Ramsay, C. A. Richardson, F. E. Spence, and A. R. Brand. Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology*, 69(3) :494–503, 2000. ISSN 0021-8790. doi : 10.1046/j.1365-2656.2000.00412.x.

M. J. Kaiser, K. R. Clarke, H. Hinz, M. C. V. Austen, P. J. Somerfield, and I. Karakassis. Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Marine Ecology Progress Series*, 311 :1–14, 2006. ISSN 0171-8630.

E. L. Kenchington, T. J. Kenchington, L-A. Henry, S. Fuller, and P. Gonzalez. Multi-decadal changes in the megabenthos of the Bay of Fundy : the effects of fishing. *Journal of Sea Research*, 58(3) :220–240, 2007.

J. A. M. Kinnear, P. J. Barkel, W. R. Mojseiwicz, C. J. Chapman, A. J. Holbrow, C. Barnes, and C. F. F. Greathead. Effects of Nephrops creels on the environment. Kinnear, J.A.M., Barkel, P.J., Mojseiwicz, W.R., Chapman, C.J., Holbrow, A.J., Barnes, C. & Greathead, C.F.F., 1996. . Technical Report 2/96, Fisheries Research Services, 1996.

E. Kristensen, G. Penha-Lopes, M. Delefosse, T. Valdemarsen, C. O. Quintana, and G. T. Banta. What is bioturbation ? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446 :285–302, 2012.

E. Laliberté and P. Legendre. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1) :299–305, 2010.

G. I. Lambert, S. Jennings, M. J. Kaiser, T. W. Davies, and J. G. Hiddink. Quantifying recovery rates and resilience of seabed habitats impacted by bottom fishing. *Journal of Applied Ecology*, 51(5) :1326–1336, 2014.

G. Lassalle, J. Lobry, F. Le Loc'h, P. Bustamante, G. Certain, D. Delmas, C. Dupuy, C. Hily, C. Labry, O. Le Pape, E. Marquis, P. Petitgas, C. Pusineri, V. Ridoux, J. Spitz, and N. Niquil. Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web : Implications for ecosystem management. *Progress in Oceanography*, 91(4) :561–575, 2011. ISSN 0079-6611. doi : 10.1016/j.pocean.2011.09.002.

G. Lassalle, D. Gascuel, F. Le Loc'h, J. Lobry, G. J. Pierce, V. Ridoux, M. B. Santos, J. Spitz, and N. Niquil. An ecosystem approach for the assessment of fisheries impacts on marine top predators : the Bay of Biscay case study. *Ices Journal of Marine Science*, 69(6) :925–938, 2012. ISSN 1054-3139. doi : 10.1093/icesjms/fss049.

S. Lavorel and E. Garnier. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5) :545–556, 2002.

John H Lawton. What do species do in ecosystems ? *Oikos*, pages 367–374, 1994.

P. Lazure and F. Dumas. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources*, 31(2) :233–250, 2008.

E. Le Danois. *Les profondeurs de la mer : trente ans de recherches sur la faune sous-marine au large des côtes de France*. Payot, Paris, 1948.

J-Y Le Gall. Engins, techniques et méthodes des pêches maritimes. 2004.

F. Le Loc'h. *Structure, fonctionnement et évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. Ph.D Thesis, Brest, 326 pp. Available online at : http ://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00009359/.* 2004.

F. Le Loc'h and C. Hily. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of Nephrops norvegicus Merluccius merluccius fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(1) :123–132, 2005. ISSN 0706-652X. doi : 10.1139/f04-242.

F. Le Loc'h, C. Hily, and J. Grall. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Marine Systems*, 72(1-4) :17–34, 2008. ISSN 0924-7963. doi : 10.1016/j.jmarsys.2007.05.011.

E. Leblond, F. Daures, S. Leonardi, S. Demaneche, C. Merrien, P. Berthou, E. Rostiaux, C. Macher, P. Lespagnol, C. Le Grand, and others. Synthése des flottilles de pêche 2012. Flotte de Mer du Nord-Manche-Atlantique. 2014.

A. M. Leocadio, D. Whitmarsh, and M. Castro. Comparing Trawl and Creel Fishing for Norway Lobster (Nephrops norvegicus) : Biological and Economic Considerations. *Plos One*, 7(7) :9, 2012. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0039567.

S. E. Lester, B. S. Halpern, K. Grorud-Colvert, J. Lubchenco, B. I. Ruttenberg, S. D. Gaines, S. Airam, and R. R. Warner. Biological effects within no-take marine reserves : a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384 :33–46, 2009.

P. Lesueur, J. M. Jouanneau, D. Boust, J. P. Tastet, and O. Weber. Sedimentation rates and fluxes in the continental shelf mud fields in the Bay of Biscay (France). *Continental Shelf Research*, 21(13-14) :1383–1401, 2001. ISSN 0278-4343. doi : 10.1016/s0278-4343(01)00004-8.

A. Lezama-Ochoa, M. Ballon, M. Woillez, D. Grados, X. Irigoien, and A. Bertrand. Spatial patterns and scale-dependent relationships between macrozooplankton and fish in the Bay of Biscay : an acoustic study. *Marine Ecology Progress Series*, 439 :151–168, 2011. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps09318.

A. M. Lohrer, S. F. Thrush, and M. M. Gibbs. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature*, 431(7012) :1092–1095, 2004.

A. M. Lohrer, S. F. Thrush, L. Hunt, N. Hancock, and C. Lundquist. Rapid reworking of subtidal sediments by burrowing spatangoid urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 321(2) :155–169, 2005.

M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J.P. Grime, A. Hector, D.U. Hooper, M.A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, and others. Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543) :804–808, 2001.

C. J. Lorenzen. Determination of chlorophyll and pheo-pigments : spectrophotometric equations. *Limnology and oceanography*, 12(2) :343–346, 1967.

H. K Lotze, H. S. Lenihan, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. G. Cooke, M. C. Kay, S. M. Kidwell, M. X. Kirby, C. H. Peterson, and J. B. C. Jackson. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312(5781) :1806–1809, 2006.

A. Lucchetti and A. Sala. Impact and performance of Mediterranean fishing gear by side-scan sonar technology. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 69(11) :1806–1816, 2012.

C. Macher, O. Guyader, C. Talidec, and M. Bertignac. A cost-benefit analysis of improving trawl selectivity in the case of discards : The Nephrops norvegicus fishery in the Bay of Biscay. *Fisheries Research*, 92(1) :76–89, 2008. ISSN 0165-7836. doi : 10.1016/j.fishres.2007.12.021.

M. C. Mangano, M. J. Kaiser, E. M. D. Porporato, G. I. Lambert, P. Rinelli, and N. SpanÃ². Infaunal community responses to a gradient of trawling disturbance and a long-term Fishery Exclusion Zone in the Southern Tyrrhenian Sea. *Continental Shelf Research*, 76 :25–35, 2014.

M. C. Mangano, M. J. Kaiser, E. M. D. Porporato, G. I. Lambert, and N. Spano. Trawling disturbance effects on the trophic ecology of two co-generic Astropectinid species. *Mediterranean Marine Science*, 16(3) :538–549, 2015.

M. Marcos and M. N. Tsimplis. Variations of the seasonal sea level cycle in southern Europe. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 112(C12) :20, 2007. ISSN 2169-9275. doi : 10.1029/2006jc004049.

N. W. H. Mason, D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1) :112–118, 2005.

R. M. May. Stability and complexity in model ecosystems. 1973.

M. Mayfield, S. P. Bonser, J. W. Morgan, I. Aubin, S. McNamara, and P. A. Vesk. What does species richness tell us about functional trait diversity ? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4) :423–431, 2010.

D. J. McCauley, M. L. Pinsky, S. R. Palumbi, J. A. Estes, F. H. Joyce, and R. R. Warner. Marine defaunation : animal loss in the global ocean. *Science (New York, N.Y.)*, 347(6219) : 1255641, 2015. ISSN 1095-9203. doi : 10.1126/science.1255641.

B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4) :178–185, 2006.

S. J. McNaughton. Diversity and stability of ecological communities : a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979) :515–525, 1977.

B. Mengual, F. Cayocca, P. Le Hir, R. Draye, P. Laffargue, B. Vincent, and T. Garlan. Influence of bottom trawling on sediment resuspension in the â€~Grande-VasiÃ¨reâ€™area (Bay of Biscay, France). *Ocean Dynamics*, pages 1–27, 2016.

F. Mermillod-Blondin and R. Rosenberg. Ecosystem engineering : the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, 68 (4) :434–442, 2006.

B. Mesnil. Public-aided crises in the French fishing sector. *Ocean & Coastal Management*, 51 (10) :689–700, 2008.

F. J. R. Meysman, E. S. Galaktionov, B. Gribsholt, and J. J. Middelburg. Bioirrigation in permeable sediments : Advective pore-water transport induced by burrow ventilation. *Limnology and Oceanography*, 51(1) :142–156, 2006. ISSN 0024-3590.

P. Morin, P. Lecorre, Y. Marty, and S. Lhelguen. Spring evolution of nutrients and phyoplankton on the armorican shelf north-west european shelf. *Oceanologica Acta*, 14(3) :263–279, 1991. ISSN 0399-1784.

C Moritz, D Gravel, L Savard, CW McKindsey, J-C BrÃªthes, and P Archambault. No more detectable fishing effect on Northern Gulf of St Lawrence benthic invertebrates. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 72(8) :2457–2466, 2015.

DJ Morrisey, L Howitt, AJ Underwood, and JS Stark. Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 81(2) :197–204, 1992.

D. Mouillot, J. M. Culioli, D. Pelletier, and J. A. Tomasini. Do we protect biological originality in protected areas ? a new index and an application to the bonifacio strait natural reserve. *Biological Conservation*, 141(6) :1569–1580, 2008.

D. Mouillot, N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason, and D. R. Bellwood. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28 (3) :167–177, 2013.

S Naeem. Autotrophical heterotrophic interactions and their impacts on biodiversity and ecosystem functioning. *The Functional Consequences of Biodiversity*, pages 120–150, 2002.

S. Naeem, F. S. Chapin, R. Costanza, P. R. Ehrlich, F. B. Golley, D. U. Hooper, J. H. Lawton, R. V. O'Neill, H. A. Mooney, O. E. Sala, and others. Biodiversity and ecosystem functioning : maintaining natural life support processes. *Issues in ecology*, 4(11), 1999.

H. Neumann, I. De Boois, I. Krüncke, and H. Reiss. Climate change facilitated range expansion of the non-native Angular crab Goneplax rhomboides into the North Sea. *Marine ecology. Progress series*, 484 :143–153, 2013. ISSN 0171-8630.

SW Nixon, JW Ammerman, LP Atkinson, VM Berounsky, G Billen, WC Boicourt, WR Boynton, TM Church, DM Ditoro, R Elmgren, and others. The fate of nitrogen and phosphorus at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean. *Biogeochemistry*, 35(1) :141–180, 1996.

F. Olsgard, M. T. Schaanning, S. Widdicombe, M. A. Kendall, and M. C. Austen. Effects of bottom trawling on ecosystem functioning. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1) :123–133, 2008.

FG O'Neill, K Summerbell, and M Breen. An underwater laser stripe seabed profiler to measure the physical impact of towed gear components on the seabed. *Fisheries Research*, 99(3) : 234–238, 2009.

D. Paganelli, A. Marchini, and A. Occhipinti-Ambrogi. Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA) : a study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96 :245–256, 2012.

A. Palanques, J. Guillén, and P. Puig. Impact of bottom trawling on water turbidity and muddy sediment of an unfished continental shelf. *Limnology and Oceanography*, 46(5) :1100–1110, 2001.

A. Palanques, P. Puig, J. Guillén, M. Demestre, and J. Martín. Effects of bottom trawling on the Ebro continental shelf sedimentary system (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 72 :83–98, 2014.

D. Pauly. Global fisheries : a brief review. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 9 :3–9, 2008. ISSN 1790-045X.

R. Pérotin. Le chalutage à vapeur à Arcachon. 1911.

O. L. Petchey and K. J. Gaston. Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6) :741–758, 2006.

E. K. Pikitch, C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, others, P. Doukakis, D. Fluharty, B. Heneman, and others. Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305(5682) :346–347, 2004.

J.P. Pinot. Géomorphologie de la plateforme continentale sud-armoricaine. *Journal de Recherche Océanographique, Paris*, 1 :49–56, 1976.

B. Planque, C. J. Fox, M. A. Saunders, and P. Rockett. On the prediction of short term changes in the recruitment of North Sea cod (Gadus morhua) using statistical temperature forecasts. *Scientia Marina*, 67 :211–218, 2003. ISSN 0214-8358.

B. Planque, P. Lazure, and A. M. Jegou. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research*, 28(1) :41–52, 2004. ISSN 0936-577X. doi : 10.3354/cr028041.

D. Policansky and J. J. Magnuson. Genetics, metapopulations, and ecosystem management of fisheries. *Ecological Applications*, 8(1) :S119–S123, 1998. ISSN 1051-0761. doi : 10.2307/2641369.

C. D. Pommer, M. Olesen, and J. L. S Hansen. Impact and distribution of bottom trawl fishing on mud-bottom communities in the Kattegat. *Marine Ecology Progress Series*, 548 :47–60, 2016.

J. C. Poulard and F. Blanchard. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Ices Journal of Marine Science*, 62(7) : 1436–1443, 2005. ISSN 1054-3139. doi : 10.1016/j.icejms.2005.04.017.

J.-C. Poulard, F. Blanchard, J. Boucher, and S. Souissi. Variability in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay during the 1990s. In *ICES Marine Science Symposia*, volume 219, pages 411–414, 2003.

I. Puillat, P. Lazure, A. M. Jegou, L. Lampert, and P. I. Miller. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research*, 24(10) :1143–1163, 2004. ISSN 0278-4343. doi : 10.1016/j.csr.2004.02.008.

A. M. Queiros, J. G. Hiddink, M. J. Kaiser, and H. Hinz. Effects of chronic bottom trawling disturbance on benthic biomass, production and size spectra in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 335(1) :91–103, 2006. ISSN 0022-0981. doi : 10.1016/j.jembe.2006.03.001.

R Core Team. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2013. URL http://www.R-project.org/.

H. Reiss and I. Kröncke. Seasonal variability of infaunal community structures in three areas of the North Sea under different environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65(1) :253–274, 2005.

H. Reiss, S. Degraer, G. C. A. Duineveld, I. Kröncke, J. Aldridge, J. A. Craeymeersch, J. D. Eggleton, H. Hillewaert, M. S. S. Lavaleye, A. Moll, and others. Spatial patterns of infauna, epifauna, and demersal fish communities in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, page fsp253, 2009a.

H. Reiss, S. P. R. Greenstreet, K. Sieben, S. Ehrich, G. J. Piet, F. Quirijns, L. Robinson, W. J. Wolff, and I. Krüncke. Effects of fishing disturbance on benthic communities and secondary production within an intensively fished area. *Marine Ecology Progress Series*, 394 :201–213, 2009b.

A. L. Rice and C. J. Chapman. Observations on the burrows and burrowing behaviour of two mud-dwelling decapod crustaceans, Nephrops norvegicus and Goneplax rhomboides. *Marine Biology*, 10(4) :330–342, 1971. ISSN 0025-3162.

C. Rigolet, S. F. Dubois, and E. ThiÃ©baut. Benthic control freaks : Effects of the tubicolous amphipod Haploops nirae on the specific diversity and functional structure of benthic communities. *Journal of Sea Research*, 85 :413–427, 2014.

AD Rijnsdorp, Francois Bastardie, Stefan G Bolam, L Buhl-Mortensen, Ole Ritzau Eigaard, KG Hamon, JG Hiddink, Niels T Hintzen, A IvanoviÄ‡, A Kenny, and others. Towards a framework for the quantitative assessment of trawling impact on the seabed and benthic ecosystem. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 2016.

G. Roché. Etude générale sur la pêche au grand chalut dans le golfe de gascogne. Thèse de pharmacie de Paris :94, 1892.

H. Rumohr and T. Kujawski. The impact of trawl fishery on the epifauna of the southern North Sea (vol 57, pg 1389, 2000). *Ices Journal of Marine Science*, 58(6) :1341–1341, 2000. ISSN 1054-3139.

D. Schmera, J. Heino, J. Podani, T. ErHos, and S. Dolédec. Functional diversity : a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, 787(1) :27–44, 2017.

M Schratzberger and S Jennings. Impacts of chronic trawling disturbance on meiofaunal communities. *Marine biology*, 141(5) :991–1000, 2002.

M. Sciberras, S. R. Jenkins, M. J. Kaiser, S. J. Hawkins, and A. S. Pullin. Evaluating the

biological effectiveness of fully and partially protected marine areas. *Environmental Evidence*, 2(1) :4, 2013.

M. Sciberras, R. Parker, C. Powell, C. Robertson, S. Krüger, S. Bolam, and J. G. Hiddink. Impacts of bottom fishing on the sediment infaunal community and biogeochemistry of cohesive and non-cohesive sediments. *Limnology and Oceanography*, pages n/a–n/a, 2016. ISSN 1939-5590. doi : 10.1002/lno.10354.

K. Sigala, S. Reizopoulou, A. Basset, and A. Nicolaidou. Functional diversity in three Mediterranean transitional water ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110 :202–209, 2012.

C. J. Smith, A. C. Banks, and K. N. Papadopoulou. Improving the quantitative estimation of trawling impacts from sidescan-sonar and underwater-video imagery. *Ices Journal of Marine Science*, 64(9) :1692–1701, 2007. ISSN 1054-3139. doi : 10.1093/icesjms/fsm165.

M. Solan, B. J. Cardinale, A. L. Downing, K. A. M. Engelhardt, J. L. Ruesink, and D. S. Srivastava. Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306(5699) : 1177–1180, 2004. ISSN 0036-8075. doi : 10.1126/science.1103960.

M. Sonnewald and M. Turkay. Abundance analyses of mega-epibenthic species on the Dogger Bank (North Sea) : Diurnal rhythms and short-term effects caused by repeated trawling, observed at a permanent station. *Journal of Sea Research*, 73 :1–6, 2012. ISSN 1385-1101. doi : 10.1016/j.seares.2012.05.015.

S. Souissi, F. Ibanez, R. Ben Hamadou, J. Boucher, A. C. Cathelineau, F. Blanchard, and J. C. Poulard. A new multivariate mapping method for studying species assemblages and their habitats : example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia*, 86(6) : 527–542, 2001. ISSN 0036-4827.

D. S. Srivastava. The role of conservation in expanding biodiversity research. *Oikos*, 98(2) : 351–360, 2002.

J. J. Stachowicz, R. B. Whitlatch, and R. W. Osman. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, 286(5444) :1577–1579, 1999.

J. J. Stachowicz, J. F. Bruno, and J. E. Duffy. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. In *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*,

volume 38 of *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pages 739–766. Annual Reviews, Palo Alto, 2007. ISBN 1543-592X 978-0-8243-1438-5.

B. Statzner and L. A. Beche. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems ? *Freshwater Biology*, 55(s1) :80–119, 2010.

J. P. M. Syvitski, C. J. Vasmarty, A. J. Kettner, and P. Green. Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean. *Science*, 308(5720) :376–380, 2005.

W. F. Tanner and J. H. Balsillie. *On environmental clastic granulometry.* Florida Geological Survey, 1995.

S. F. Thrush and P. K. Dayton. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging : Implications for marine biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 :449–473, 2002. ISSN 0066-4162. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150515.

S. F. Thrush, J. E. Hewitt, G. A. Funnell, V. J. Cummings, J. Ellis, D. Schultz, D. Talley, and A. Norkko. Fishing disturbance and marine biodiversity : role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Marine Ecology Progress Series*, 221 :255–264, 2001. ISSN 0171-8630.

S. F. Thrush, J. S. Gray, J. E. Hewitt, and K. I. Ugland. Predicting the effects of habitat homogenization on marine biodiversity. *Ecological Applications*, 16(5) :1636–1642, 2006. ISSN 1051-0761. doi : 10.1890/1051-0761(2006)016[1636:pteohh]2.0.co;2.

R. H. Thurstan, S. Brockington, and C. M. Roberts. The effects of 118 years of industrial fishing on UK bottom trawl fisheries. *Nature Communications*, 1 :15, 2010.

H. M. Tillin, J. G. Hiddink, S. Jennings, and M. J. Kaiser. Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series*, 318 :31–45, 2006. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps318031.

D. Tilman. *Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity.* Ecology : Achievement and Challenge. 2001a. ISBN 0-632-05878-1.

D. Tilman. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1) :109–120, 2001b.

D. Tilman, F. Isbell, and J. M. Cowles. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45 :471–493, 2014.

M. Trimmer, J. Petersen, D. B. Sivyer, C. Mills, E. Young, and E. R. Parker. Impact of long-term benthic trawl disturbance on sediment sorting and biogeochemistry in the southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 298 :79–94, 2005.

I. D. Tuck, S. J. Hall, M. R. Robertson, E. Armstrong, and D. J. Basford. Effects of physical trawling disturbance in a previously unfished sheltered Scottish sea loch. *Marine Ecology Progress Series*, 162 :227–242, 1998. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps162227.

D. Vafidis, P. K. Leontarakis, T. Dailianis, and A. Kallianiotis. Population characteristics of four deep ?water pandalid shrimps (decapoda : Caridea) in the northern aegean sea (ne mediterranean). *Journal of Natural History*, 42(31-32) :2079–2093, 2008.

P. D. van Denderen, S. G. Bolam, J. G. Hiddink, S. Jennings, A. Kenny, A. D. Rijnsdorp, and T. van Kooten. Similar effects of bottom trawling and natural disturbance on composition and function of benthic communities across habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 541 : 31–43, 2015a.

P. D. van Denderen, N. Hintzen, T., T. van Kooten, and A. Rijnsdorp, D. Temporal aggregation of bottom trawling and its implication for the impact on the benthic ecosystem. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 72(3) :952–961, 2015b.

M. G. A. Van der Heijden, J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, and others. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706) :69, 1998.

M. Vasquez, D M. Chacan, F. Tempera, E. O'Keeffe, I. Galparsoro, J-L. S. Alonso, J. Gonsalves, L. Bentes, P. Amorim, V. Henriques, and others. Broad-scale mapping of seafloor habitats in the north-east Atlantic using existing environmental data. *Journal of Sea Research*, 100 : 120–132, 2015. ISSN 1385-1101. doi : 10.1016/j.seares.2014.09.011.

R. Vergnon and F. Blanchard. Evaluation of trawling disturbance on macrobenthic invertebrate communities in the Bay of Biscay, France : Abundance biomass comparison (ABC method). *Aquatic Living Resources*, 19(3) :219–228, 2006. ISSN 0990-7440. doi : 10.1051/alr:2006022.

S. Villeger, N. W. H. Mason, and D. Mouillot. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8) :2290–2301, 2008. ISSN 0012-9658. doi : 10.1890/07-1206.1.

A. Vincent and G. Kurc. Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne et leur incidence sur l'ecologie et la peche de la sardine en 1968. *Revue des Travaux de l'Institut des Peches maritimes*, 33(2) :203–212, 1969.

B. Vincent, J-P. Vacherot, M. Dagorn, Y. Leroy, and C. Gamblin. Optimisation des panneaux Jumper-Rapport final. 2015.

P. M. Vitousek, J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, and D. G. Tilman. Human alteration of the global nitrogen cycle : sources and consequences. *Ecological applications*, 7(3) :737–750, 1997.

PM Vitousek and DU Hooper. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In *Biodiversity and ecosystem function*, pages 3–14. Springer, 1994.

C. J. Walters, V. Christensen, S. J. Martell, and J. F. Kitchell. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 62(3) :558–568, 2005.

R. D. Ward and N. G. Elliott. Genetic population structure of species in the South East Fishery of Australia. *Marine and Freshwater Research*, 52(4) :563–573, 2001. ISSN 1323-1650. doi : 10.1071/mf99184.

L. Watling and E. A. Norse. Disturbance of the seabed by mobile fishing gear : A comparison to forest clearcutting. *Conservation Biology*, 12(6) :1180–1197, 1998. ISSN 0888-8892. doi : 10.1046/j.1523-1739.1998.0120061180.x.

R. A. Watson, W. W. L. Cheung, J. A. Anticamara, R. U. Sumaila, D. Zeller, and D. Pauly. Global marine yield halved as fishing intensity redoubles. *Fish and Fisheries*, 14(4) :493–503, 2013. ISSN 1467-2960. doi : 10.1111/j.1467-2979.2012.00483.x.

S. Widdicombe, M. C. Austen, M. A. Kendall, R. M. Warwick, and M. B. Jones. Bioturbation as a mechanism for setting and maintaining levels of diversity in subtidal macrobenthic communities. *Hydrobiologia*, 440(1-3) :369–377, 2000. ISSN 0018-8158.

S. Widdicombe, M. C. Austen, M. A. Kendall, F. Olsgard, M. T. Schaanning, S. L. Dashfield, and H. R. Needham. Importance of bioturbators for biodiversity maintenance : indirect effects of fishing disturbance. *Marine Ecology Progress Series*, 275 :1–10, 2004. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps275001.

R. Wollast. Evaluation and comparison of the global carbon cycle in the coastal zone and in the open ocean. *The sea*, 10 :213–252, 1998.

B. Worm, E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S. R. Palumbi, E. Sala, K. A. Selkoe, J. J. Stachowicz, and R. Watson. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314(5800) :787–790, 2006. ISSN 0036-8075. doi : 10.1126/science.1132294.

R. N. Zajac, R. B. Whitlatch, and S. F. Thrush. Recolonization and succession in soft-sediment infaunal communities : the spatial scale of controlling factors. In *Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*, pages 227–240. Springer, 1998. ISBN 90-481-5109-0.

L. Zarauz, X. Irigoien, A. Urtizberea, and M. Gonzalez. Mapping plankton distribution in the Bay of Biscay during three consecutive spring surveys. *Marine Ecology Progress Series*, 345 : 27–39, 2007. ISSN 0171-8630. doi : 10.3354/meps06970.

F. Ziegler and D. Valentinsson. Environmental life cycle assessment of Norway lobster (Nephrops norvegicus) caught along the Swedish west coast by creels and conventional trawlsâ€"LCA methodology with case study. *The International Journal of Life Cycle Assessment*, 13(6) :487, 2008.

R. Zühlke, J Alvsvag, I De Boois, J Cotter, S Ehrich, A Ford, H Hinz, A Jarre-Teichmann, S Jennings, I Kröncke, and others. Epibenthic diversity in the north sea. *Marine Biodiversity*, 31(2) :269–281, 2001.

Annexes

TABLE S1 – Outputs from linear regressions used to assess the relationships between univariate descriptors of macrofauna community structure and the trawling intensity. One linear model of regression has been computed between raw data of each univariate descriptor and the trawling intensity. Then environmental effects have been removed and residuals of univariate descriptors have been used to performed a second set of linear regression with the trawling intensity. "Var." indicates the percentage of variance explained by the regression. Asterisks denote the p-value of the different tests : 0 <***< 0.001 <**< 0.01 <*< 0.05. ns : non-significant.

	May-June			**August**		
	Slope	**Var.**	**P-value**	**Slope**	**Var.**	**P-value**
Species richness (S)						
S = a x trawling +b	-0.8	3	ns	-1.2	21	*
residuals(S) = a x trawling +b	-0.6	2	ns	-0.5	5	ns
Abundance (Ab)						
Ab = a x trawling +b	-11.3	2	ns	-53.5	21	*
residuals(S) = a x trawling +b	-13.6	3	ns	-28.9	8	ns
Biomass (Biom)						
Biom = a x trawling +b	-0.08	0	ns	-0.65	2	ns
residuals(Biom) = a x trawling +b	-0.27	0	ns	-0.1	0	ns
Shannon's diversity index (H')						
H' = a x trawling +b	0.02	10	ns	-0.01	6	ns
residuals(H') = a x trawling +b	0.02	10	ns	-0.01	3	ns
Pielou's evenness (J')						
J' = a x trawling +b	0.0057	39	*	0.0008	1	ns
residuals(J') = a x trawling +b	0.0051	49	**	-0.0002	0	ns

TABLE S2 – Correlation between biological trait modalities of megafauna and the rst two axes of the fuzzy principal component analysis.

Traits	**Modalities**	**Axis 1**	**Axis 2**
Adult size	Very small	0	0
	Small	0.07	0.08
	Medium	0.66	-0.18
	Large	-0.47	-0.17
	Very large	-0.26	0.26
Position in the sediment	Surface	-0.06	**0.86**
	Infauna	0.06	**-0.86**
Feeding pattern	Filter feeder	**0.86**	0.34
	Deposit feeder	0.06	-0.25
	Predator-scavenger	**-0.92**	-0.09
Living habit	Tube dwelling	0.03	-0.18
	Burrow dwelling	0	-0.57
	Free living	**-0.82**	0.49
	Sessile	**0.79**	0.26

TABLE S3 – Correlation between biological trait modalities of megafauna and the rst two axes of the fuzzy principal component analysis.

Traits	**Modalities**	**Axis 1**	**Axis 2**
Adult size	Very small	0.09	-0.67
	Small	-0.1	0.67
	Medium	0.01	0
	Large	0	0
	Very large	0	0
Position in the sediment	Surface	**-0.8**	-0.51
	Infauna	**0.8**	0.51
Feeding pattern	Filter feeder	0.02	-0.02
	Deposit feeder	0.55	**-0.82**
	Predator-scavenger	-0.57	**0.84**
Living habit	Tube-dwelling	0.05	-0.46
	Burrow-dwelling	0.52	0.01
	Free-living	-0.57	0.44
	Sessile	0	0

TABLE S4 – Spearman's coefficient of correlation between the four temporal aggregations of Vessel Monitoring System data.

Biological compartment	**Sampling period**		**1 week**	**3 months**	**6 months**	**1 year**
Macrofauna	May-June	1 week		0.79	0.78	0.54
		3 months			0.97	0.49
		6 months				0.54
		1 year				
	August	1 week		0.71	0.68	0.65
		3 months			0.95	0.77
		6 months				0.83
		1 year				
Megafauna	May-June	1 week		0.89	0.84	0.57
		3 months			0.98	0.66
		6 months				0.72
		1 year				
	August	1 week		-0.02	0.16	0.21
		3 months			0.97	0.96
		6 months				0.99
		1 year				

TABLE S5 – Outputs from linear regressions used to assess the relationships between univariate descriptors of megafauna community structure and the trawling intensity. One linear model of regression has been computed between raw data of each univariate descriptor and the trawling intensity. Then environmental effects have been removed and residuals of univariate descriptors have been used to performed a second set of linear regression with the trawling intensity. "Var." indicates the percentage of variance explained by the regression. Asterisks denote the p-value of the different tests : 0 <***< 0.001 <**< 0.01 <*< 0.05. ns : non-significant

	May-June			**August**		
	Slope	**Var.**	**P-value**	**Slope**	**Var.**	**P-value**
Species richness (S)						
S = a x trawling +b	0.62	35	*	-0.02	0	ns
residuals(S) = a x trawling +b	0.55	30	ns	0	0	ns
Abundance (Ab)						
Ab = a x trawling +b	0.42	27	ns	0.16	6	ns
residuals(S) = a x trawling +b	0.32	23	ns	0.18	12	ns
Biomass (Biom)						
Biom = a x trawling +b	20.9	48	**	-9.4	11	ns
residuals(Biom) = a x trawling +b	17.5	42	*	-2.4	1	ns
Shannon's diversity index (H')						
H' = a x trawling +b	0.02	3	ns	0	0	ns
residuals(H') = a x trawling +b	0.03	6	ns	0.01	0	ns
Pielou's evenness (J')						
J' = a x trawling +b	-0.007	1	ns	0	0	ns
residuals(J') = a x trawling +b	-0.002	0	ns	0.004	2	ns

TABLE S1: Inventaire faunistique réalisé au cours de cette thèse.

Phylum	**Espèces**
Annelida	
	Abyssoninoe hibernica
	Abyssoninoe sp.
	Amaeana trilobata
	Amage adspersa
	Ampharete sp.
	Amphicorina sp.
	Amphicteis gunneri
	Amphictene auricoma
	Amphitrite edwardsii
	Amphitrite sp.
	Annelida ind.
	Anobothrus gracilis
	Aonides paucibranchiata
	Aonides sp.
	Aphelochaeta marioni
	Aphelochaeta sp.
	Aphrodita aculeata
	Aphrodita sp.
	Aphroditiformia ind.
	Aponuphis bilineata
	Aponuphis brementi
	Arabella iricolor
	Aricidea sp.
	Atherospio guillei
	Auchenoplax crinita
	Aurospio sp.
	Boccardia sp.
	Capitella minima
	Capitellidae ind.
	Chaetopteridae
	Chaetozone christiei
	Chaetozone corona
	Chaetozone gibber
	Chaetozone setosa
	Chaetozone sp.
	Chaetozone type D
	Chaetozone zetlandica

Chirimia biceps
Chone sp.
Cirratulidae ind.
Cirriformia tentaculata
Clymenella cincta
Clymenura sp.
Dasybranchus gajolae
Dipolydora armata
Dipolydora flava
Dipolydora sp.
Ditrupa arietina
Drilonereis brattstroemi
Drilonereis sp.
Eclysippe vanelli
Eteone sp.
Euchone sp.
Euclymene lombricoides
Euclymene oerstedii
Euclymene sp.
Eumida sp.
Eunereis longissima
Exogone sp.
Gallardoneris iberica
Glycera alba
Glycera celtica
Glycera fallax
Glycera lapidum
Glycera oxycephala
Glycera sp.
Glycera unicornis
Glyphohesione klatti
Goniada emerita
Goniada maculata
Goniada sp.
Harmothoe glabra
Harmothoe globifera
Harmothoe impar
Harmothoe sp.
Hesionidae ind.
Heteromastus filiformis
Hyalinoecia brementi
Hyalinoecia fauveli

Hyalinoecia sp.
Hyalinoecia tubicola
Hydroides norvegica
Jasmineira caudata
Jasmineira elegans
Jasmineira sp.
Kirkegaardia dorsobranchialis
Labioleanira yhleni
Lagis koreni
Lanice conchilega
Laonice sarsi
Levinsenia flava
Levinsenia gracilis
Levinsenia sp.
Litocorsa stremma
Lumbrineridae ind.
Lumbrinerides amoureuxi
Lumbrineris cingulata
Lumbrineris latreilli
Magelona alleni
Magelona filiformis
Maldane glebifex
Maldane sarsi
Maldane sp.
Maldanidae ind.
Malmgrenia andreapolis
Marphysa bellii
Marphysa sanguinea
Marphysa sp.
Mediomastus fragilis
Melinna palmata
Metasychis gotoi
Microclymene tricirrata
Microspio sp.
Myrianida sp.
Myriochele sp.
Neanthes nubila
Neoleanira tetragona
Nephtys assimilis
Nephtys caeca
Nephtys cirrosa
Nephtys hombergii

Nephtys hystricis
Nephtys incisa
Nephtys paradoxa
Nephtys sp.
Ninoe armoricana
Nothria britannica
Nothria conchylega
Nothria sp.
Notocirrus scoticus
Notomastus latericeus
Notoproctus sp.
Oenonidae ind.
Onuphidae ind.
Opheliidae ind.
Ophelina cylindricaudata
Orbinia latreillii
Orbinia sertulata
Orbiniidae ind.
Owenia fusiformis
Oweniidae ind.
Oxydromus flexuosus
Paradoneis lyra
Paraonidae ind.
Paraonis fulgens
Parexogone hebes
Pectinaria (Amphictene) auricoma
Pectinaria (Pectinaria) belgica
Petaloproctus sp.
Pholoe baltica
Phyllodoce rosea
Phyllodoce sp.
Phyllodocidae ind.
Phylo foetida
Phylo grubei
Pista cristata
Pista mirabilis
Pista sp.
Podarkeopsis capensis
Poecilochaetus serpens
Polycirrus arcticus
Polycirrus sp.
Polydora hoplura

Polydora sp.
Polynoidae ind.
Polynoinae ind.
Potamilla sp.
Praxillella affinis
Praxillella praetermissa
Praxillella sp.
Prionospio caspersi
Prionospio cirrifera
Prionospio dubia
Prionospio ehlersi
Prionospio fallax
Prionospio pygmaeus
Prionospio sp.
Prionospio steenstrupi
Prionospio (Prionospio) ehlersi
Pygospio elegans
Pygospio sp.
Sabella pavonina
Sabellidae ind.
Scalibregma inflatum
Scolelepis sp.
Scolelepis (Parascolelepis) tridentata
Scolelepis (Scolelepis) foliosa
Scolelepis (Scolelepis) squamata
Scoloplos sp.
Scoloplos (Scoloplos) armiger
Sigalion mathildae
Sosane sulcata
Spio filicornis
Spio martinensis
Spionidae ind.
Spiophanes bombyx
Spiophanes kroyeri
Spirorbis (Spirorbis) spirorbis
Sternaspis scutata
Sthenelais boa
Sthenelais limicola
Sthenelais sp.
Streblospio sp.
Syllidae ind.
Syllis sp.

Tachytrypane jeffreysi
Terebellidae ind.
Terebellides stroemii
Tharyx sp.
Trichobranchus glacialis
Trichobranchus sp.

Arthropoda

Abludomelita obtusata
Alpheus glaber
Ampelisca brevicornis
Ampelisca sp.
Ampelisca spinipes
Ampelisca tenuicornis
Amphipoda ind.
Anapagurus laevis
Anonyx sarsi
Aoridae ind.
Apherusa bispinosa
Apherusa sp.
Astacilla damnoniensis
Astacilla longicornis
Atelecyclus rotundatus
Atylus vedlomensis
Autonoe denticarpus
Autonoe sp.
Bodotria armoricana
Bodotria pulchella
Bodotria scorpioides
Bodotria sp.
Bopyridae ind.
Callianassa subterranea
Campylaspis rubicunda
Cancer pagurus
Caridea ind.
Chlorotocus crassicornis
Conchoderma virgatum
Copepoda ind.
Crangon allmanni
Cumacea ind.
Decapoda ind.
Deflexilodes gibbosus
Diastylidae ind.

Diastylis laevis
Diastylis sp.
Diastylis tumida
Diastyloides biplicatus
Diastyloides sp.
Ebalia nux
Ebalia sp.
Eudorella truncatula
Eurydice pulchra
Eurynome p.
Eusirus longipes
Galathea sp.
Gammaropsis palmata
Gammaropsis sophiae
Gnathiidae ind.
Goneplax rhomboides
Harpacticoida ind.
Harpinia antennaria
Harpinia crenulata
Harpinia pectinata
Harpinia sp.
Hippomedon denticulatus
Hippomedon sp.
Homarus gammarus
Hyperiidae ind.
Ichnopus spinicornis
Idotea balthica
Iphinoe serrata
Iphinoe sp.
Leptostylis villosa
Leucothoe incisa
Leucothoe lilljeborgi
Leucothoe procera
Leucothoe richiardii
Leucothoe sp.
Leucothoe spinicarpa
Ligia oceanica
Liocarcinus depurator
Liocarcinus navigator
Lophogaster typicus
Lysianassidae ind.
Macropipus tuberculatus

Macropodia rostrata
Macropodia sp.
Macropodia tenuirostris
Maja brachydactyla
Melphidippella macra
Microdeutopus sp.
Munida rugosa
Munida sp.
Mysida ind.
Nannastacidae ind.
Natatolana borealis
Natatolana sp.
Nephrops norvegicus
Oedicerotidae ind.
Ostracoda ind.
Pagurus prideaux
Palinurus mauritanicus
Perioculodes longimanus
Philocheras bispinosus
Phtisica marina
Plesionika heterocarpus
Polybius henslowii
Pontophilus spinosus
Processa canaliculata
Processa nouveli
Processa nouveli
Processa sp.
Pseudione sp.
Pseudoprotella phasma
Pycnogonida ind.
Rissoides desmaresti
Scalpellum scalpellum
Solenocera membranacea
Stenothoe monoculoides
Stenothoidae ind.
Tanaidacea ind.
Tryphosites longipes
Upogebia deltaura
Upogebia pusilla
Upogebia stellata
Urothoe elegans
Vemakylindrus sp.

Westwoodilla caecula

Cnidaria

Actiniaria ind.
Alcyonium glomeratum
Anthozoa ind.
Funiculina quadrangularis
Pennatula phosphorea
Pteroeides griseum

Echinodermata

Amphipholis squamata
Amphiura chiajei
Amphiura filiformis
Amphiura sp.
Asterias rubens
Asteroidea ind.
Astropecten irregularis
Brissopsis lyrifera
Echinocardium cordatum
Echinocyamus pusillus
Leptometra celtica
Leptopentacta elongata
Leptosynapta inhaerens
Luidia ciliaris
Marthasterias glacialis
Ophiacantha setosa
Ophiothrix fragilis
Ophiura albida
Ophiura ophiura
Ophiuridae ind.
Porania (Porania) pulvillus
Spatangoida ind
Stichastrella rosea

Hemichordata

Enteropneusta ind.

Mollusca

Abra alba
Abra prismatica
Acanthocardia echinata
Acteon tornatilis
Alvania testae
Anomiidae ind.
Antalis entalis

Atrina pectinata
Azorinus chamasolen
Bivalvia ind.
Cardiomya costellata
Chrysallida sp.
Coracuta obliquata
Corbula gibba
Cuspidaria rostrata
Cylichna cylindracea
Diplodonta intermedia
Dosinia exoleta
Dosinia lupinus
Ensis ensis
Euspira catena
Euspira nitida
Falcidens gutturosus
Falcidens sp.
Gadilidae ind.
Hyala vitrea
Laona pruinosa
Lepton squamosum
Melanella alba
Mytilus edulis
Nucula nitidosa
Nucula sulcata
Onoba tarifensis
Palliolum tigerinum
Pandora pinna
Parvicardium minimum
Pharidae ind.
Pharus legumen
Phaxas pellucidus
Pholadidae ind.
Pholadidea loscombiana
Pitar mediterraneus
Plagyostila asturiana
Pteria hirundo
Ranella olearium
Rhopalomenia aglaopheniae
Saccella commutata
Scaphander lignarius
Scaphopoda ind.

	Solenogastres ind.
	Tellimya ferruginosa
	Thracia convexa
	Thracia sp.
	Thyasira flexuosa
	Timoclea ovata
	Turritella communis
	Vesicomya abyssicola
	Volvulella acuminata
Nematoda	
	Nematoda ind.
Nemertea	
	Nemertea ind.
Phoronida	
	Phoronida ind.
	Phoronis muelleri
	Phoronis sp.
Platyhelminthes	
	Planaria sp.
	Platyhelminthes ind.
Sipuncula	
	Aspidosiphon (Aspidosiphon) muelleri
	Golfingia (Golfingia) margaritacea
	Nephasoma sp.
	Nephasoma (Nephasoma) minutum
	Onchnesoma steenstrupii
	Phascolion strombus
	Phascolion (Phascolion) strombus
	Sipuncula ind.
	Sipunculus (Sipunculus) nudus
	Thysanocardia procera