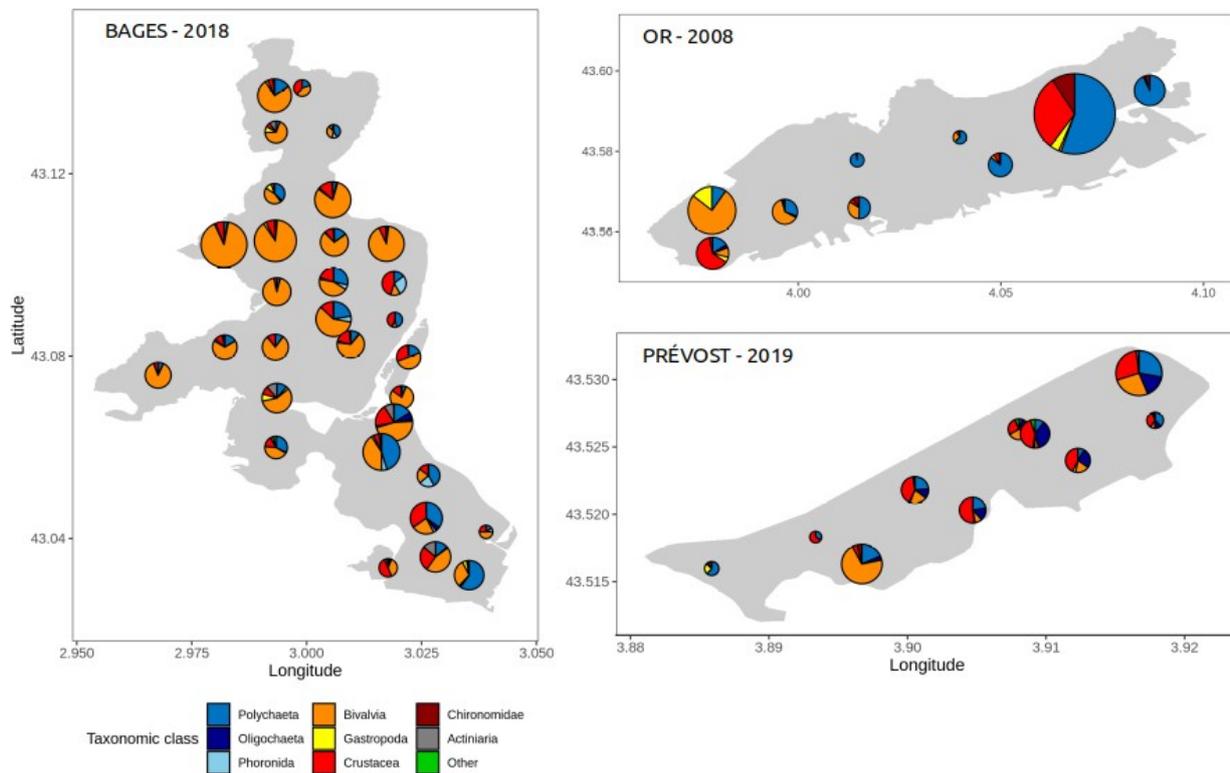


ODE/UL/LER-LR

Ouisse Vincent • Jones Auriane • Creemers Marie • Derolez Valérie • Desroy Nicolas • Fiandrino Annie • Simier Monique • Schaal Gauthier

Effet de l'eutrophisation sur la macrofaune benthique des lagunes méditerranéennes

Projet MALAG – Rapport final



Fiche documentaire

Titre du rapport : Effet de l'eutrophisation sur la macrofaune benthique des lagunes méditerranéennes	
Référence interne R.ODE/UL/LERLR 22-21	Date de publication : Décembre 2022 Version : 1.0.0
Diffusion : <input checked="" type="checkbox"/> libre (internet) <input type="checkbox"/> restreinte (intranet) - date de levée d'embargo : AAA/MM/JJ <input type="checkbox"/> interdite (confidentielle) - date de levée de confidentialité : AAA/MM/JJ	Référence de l'illustration de couverture Langue(s) : Français/Anglais
Résumé/ Abstract : Les lagunes méditerranéennes sont aujourd'hui décrites comme des écosystèmes littoraux complexes dont les caractéristiques environnementales sont variables dans l'espace (mosaïque d'habitats) et dans le temps. Les fluctuations temporelles des conditions abiotiques s'exprimant aux échelles intra- et inter-annuelle représente en elle-même une première source de stress naturel pour les communautés biologiques associées et en particulier de la macrofaune benthique du fait de leur faible capacité de mobilité. Depuis les années 1960, ces lagunes par définition confinées sont également soumises à de nombreuses pressions anthropiques dont l'accroissement des apports en azote et en phosphore est reconnu aujourd'hui comme étant l'une des causes majeures de la dégradation des écosystèmes côtiers. Basé sur l'utilisation de données historiques collectées depuis 1999 ainsi que sur de nouvelles campagnes d'échantillonnage, ce projet vise à comprendre comment la macrofaune benthique se structure spatialement et temporellement au sein des lagunes méditerranéennes. À travers l'utilisation d'approches taxonomiques et fonctionnelles à plusieurs échelles de temps et d'espace, les résultats de ce projet mettent en évidence la complexité du lien entre l'environnement et la distribution de la macrofaune benthique au sein des lagunes méditerranéennes. Malgré la constitution de jeu de données complémentaires, il est apparu difficile de dissocier les effets de l'eutrophisation des fluctuations naturelles sur la macrofaune benthique au sein des lagunes. À l'échelle de la façade méditerranéenne, la structuration spatiale de la macrofaune serait déterminée principalement par l'hydromorphologie des lagunes et la diversité de l'habitat benthique à l'échelle de la lagune. L'eutrophisation et les facteurs de stress associés agiraient sur les	

communautés existantes en réduisant la richesse et la diversité taxonomique. L'étude de la dynamique temporelle des lagunes méditerranéennes vis-à-vis de l'eutrophisation n'a en revanche pas permis d'illustrer un lien clair entre l'évolution des conditions environnementales et la structure des communautés benthiques en lagune. L'acquisition de données à l'échelle intra-lagunaire et intra-annuelle dans le cadre de ce projet a permis d'illustrer la variabilité de la structure des communautés benthiques au sein même des lagunes méditerranéennes. La structuration de l'habitat et en particulier de la couverture en macrophyte est ici décrite comme un facteur clé expliquant la distribution de la macrofaune benthique aussi bien dans le temps et dans l'espace. L'absence de prise en compte de cette variabilité dans les stratégies d'acquisition de données dans le cadre de la DCE explique vraisemblablement une partie des difficultés rencontrées dans l'interprétation des données dans le cadre réglementaire. Dans un contexte de conservation de la biodiversité et des fonctionnalités écologiques des milieux lagunaires, il apparaît donc indispensable de considérer une description fine des habitats et de leurs fonctions associées.

Mots-clés/ Key words :

Habitat, Macrofaune, Lagune, Distribution spatiale, Dynamique temporelle, Méditerranée

Comment citer ce document :

Ouisse Vincent, Jones Auriane, Creemers Marie, Derolez Valérie, Desroy Nicolas, Fiandrino Annie, Simier Monique, Schaal Gauthier (2023) Effet de l'eutrophisation sur la macrofaune benthique des lagunes méditerranéennes. 150p

Disponibilité des données de la recherche :

DOI :

Commanditaire du rapport : Office Française de la biodiversité	
Nom / référence du contrat :	
<input type="checkbox"/> Rapport intermédiaire (réf. bibliographique : XXX) <input checked="" type="checkbox"/> Rapport définitif	
Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit : Projet MALAG (2018-2022)	
Auteur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Ouisse Vincent	vincent.ouisse@ifremer.fr
Jones Auriane	Jones.ecology@gmail.com
Creemers Marie	marie.creemers@ifremer.fr
Derolez Valérie	valerie.derolez@ifremer.fr
Desroy Nicolas	nicolas.desroy@ifremer.fr
Fiandrino Annie	annie.fiandrino@ifremer.fr
Simier Monique	monique.simier@ird.fr
Schaal Gauthier	gauthier.schaal@univ-brest.fr
Encadrement(s) :	
Destinataire : Office Française de la biodiversité	
Validé par :	

Table des matières

1 Contexte général et objectifs.....	7
1.1 Travaux antérieurs sur la thématique.....	7
1.2 Objectifs scientifiques du projet.....	9
1.3 Axes de travail et structuration du rapport.....	9
2 Distribution spatiale de la macrofaune benthique à l'échelle de la façade méditerranéenne : Échelle inter-lagune.....	11
2.1 Approche taxonomique.....	11
2.2 Approche fonctionnelle.....	57
3 Dynamique temporelle de la macrofaune benthique à l'échelle de la façade méditerranéenne.....	65
3.1 Méthodologies.....	66
3.2 Résultats.....	72
4 Distribution spatiale de la macrofaune benthique au sein des lagunes méditerranéennes.....	95
4.1 Méthodologies.....	95
4.2 Résultats.....	102
4.2.2 Densité composition et indices taxonomiques de la macrofaune benthique.....	113
4.2.3 Relations entre l'habitat et les communautés benthiques.....	126
5 Dynamique temporelle de la macrofaune benthique au sein de la lagune de Bages-Sigean.....	132
5.1 Méthodologies.....	134
5.2 Résultats.....	136
5.3 Discussion.....	142
6 Synthèse et recommandations.....	146
7 Références bibliographiques.....	148

1 Contexte général et objectifs

Parmi les indicateurs appliqués actuellement en lagune, les indicateurs « phyto + colonne d'eau » et « macrophytes » répondent parfaitement à certaines pressions anthropiques comme l'eutrophisation et rendent compte de la dynamique de ces systèmes confinés (Derolez et al., 2019; Le Fur et al., 2019; Leruste et al., 2016). Concernant la macrofaune benthique, de nombreux indicateurs comme par exemple le GPBI (General-Purpose Biotic Index, Labrune et al., 2021) ou le M-AMBI (Multivariate- AZTI's Marine Biotic Index, Borja et al., 2009) ont été développés pour les zones côtières et littorales puis, pour certains d'entre eux, appliqués dans les lagunes méditerranéennes dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). L'analyse comparative menée sur trois lagunes de la mer Adriatique met en évidence que les indices biotiques ne sont pas parfaitement adaptés au contexte lagunaire où les conditions naturelles peuvent déjà représenter un stress pour les organismes (Reizopoulou et al., 2014). Cette action s'inscrit donc dans le cadre de l'acquisition de connaissances indispensables au développement et la fiabilisation d'indicateurs DCE visant à qualifier l'état écologique des masses d'eau lagunaires méditerranéennes.

1.1 Travaux antérieurs sur la thématique

L'accroissement des apports d'azote et de phosphore provenant des bassins versants, notamment lié à l'augmentation des activités anthropiques depuis les années 1960, est reconnu comme étant l'une des causes majeures de la dégradation des écosystèmes côtiers (Cloern, 2001). Depuis une trentaine d'années, les phénomènes d'eutrophisation se sont intensifiés à l'échelle mondiale (Cummins et al., 2004; Pihl et al., 1996), conduisant à de profondes modifications de la structure avec en particulier un déclin de la biodiversité, du fonctionnement (Migné et al., 2011; Ouisse et al., 2011, par exemple) et indirectement des services que rendent les écosystèmes côtiers (Cloern, 2001).

En Méditerranée, les effets de l'eutrophisation sont marqués, en particulier dans les milieux lagunaires, par définition confinés (Fiandrino et al., 2017), dont les bassins versants sont généralement anthropisés. Ces milieux sont au centre de nombreux intérêts écologiques (étapes de migration d'oiseaux, de poissons par exemple) et socio-économiques (zones de production intense, tourisme par exemple). Dans un contexte de réponse aux besoins de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) dans les eaux de transition, la Région Languedoc-Roussillon, l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée & Corse, l'Ifremer et la Région Languedoc-Roussillon ont mis en place entre 1999 et 2013 le Réseau de Suivi Lagunaire (RSL). En se basant sur les concentrations d'azote et de phosphore dans la colonne d'eau et le sédiment ainsi que sur la structure des communautés phytoplanctonique et macrophytique, cet outil a ainsi permis de révéler des états d'eutrophisation

très différents au sein de 20 lagunes du Languedoc-Roussillon (Souchu et al., 2010). A l'échelle de la façade méditerranéenne, un gradient clair d'eutrophisation a ainsi été mis en évidence, celui-ci étant en lien direct avec les pressions anthropiques existantes (Derolez et al., 2014). La prise de conscience des risques écologiques et socio-économiques liés à la qualité des milieux lagunaires a abouti à la mise en œuvre d'actions de gestion visant à réduire les apports en nutriments. Les efforts entrepris se traduisent localement par une restauration progressive mais extrêmement lente de l'état de certaines lagunes méditerranéennes (Derolez et al., 2019; Le Fur et al., 2019; Leruste et al., 2016) comme cela a déjà été décrit dans des milieux lacustres (Jeppesen et al., 2007) et plus généralement côtiers (Duarte et al., 2009; Elliott et al., 2007). Ainsi, en plus d'avoir permis de caractériser le niveau d'eutrophisation de chaque lagune, les séries écologiques acquises depuis les années 2000 sur l'ensemble des lagunes méditerranéennes françaises aussi bien au niveau du compartiment benthique que dans la colonne d'eau permettent d'étudier les trajectoires d'évolution des lagunes méditerranéennes (Derolez et al., 2019; Le Fur et al., 2019).

Bien que de nombreuses études aient été réalisées sur les effets de l'eutrophisation sur le compartiment benthique en milieu ouvert (Hull, 1987; Norkko and Bonsdorff, 1996; Ouisse et al., 2011; Raffaelli, 2000 par exemple), les effets sur la structure et le fonctionnement du compartiment benthique des lagunes méditerranéennes, et sur la macrofaune benthique en particulier, sont peu documentés (voir toutefois Carlier et al., 2008; Licari, 1998; Lloret and Marin, 2011; Rossi et al., 2007). Ce compartiment intégrateur est pourtant soumis aux contraintes environnementales du fait de ses faibles capacités de mobilité, de leur longévité souvent pluri-annuelle et semble donc être un indicateur pertinent de l'eutrophisation, et plus généralement des pressions, en milieu confiné. De plus, le compartiment benthique est le siège de nombreux processus de reminéralisation et de synthèse de matière (base du réseau trophique) nécessaire au fonctionnement de la lagune (Bartoli et al., 2012; Chapelle et al., 2000; Thouzeau et al., 2007) et apparaît donc comme un élément central dans la régulation des processus d'eutrophisation que ce soit dans un contexte de dégradation ou de restauration (Grall and Chauvaud, 2002). D'un point de vue végétal, les successions écologiques au cours du processus d'eutrophisation en milieu côtier sont relativement bien décrites dans les milieux côtiers (Schramm, 1999) et semblent transposables au milieu lagunaire (Le Fur et al., 2018). En revanche, les premières analyses menées sur la macrofaune benthique de l'ensemble des écosystèmes lagunaires méditerranéens, aussi bien au niveau taxonomique ou des groupes polluo-sensibles (AMBI) qu'au niveau des traits fonctionnels, se sont vues confrontées au problème de distinction entre les effets de l'eutrophisation de ceux des contraintes environnementales marquées dans ces environnements (Boyé, 2014). L'importante variabilité temporelle intra et inter-annuelle des milieux lagunaires (fluctuations de salinité, de température, de lumière, de nutriments disponibles...) représente en elle-même une source de stress pour les communautés associées (Elliott et al., 2007; Guelorget and Pertuisot, 1984), qu'il semble souvent difficile de différencier des perturbations

anthropiques. A ceci s'ajoute, la variabilité spatiale intra-lagunaire, considérée comme faible dans la colonne d'eau, qui représente une source de variabilité importante au niveau du compartiment benthique. En effet, ces lagunes sont caractérisées par une mosaïque d'habitats benthiques interconnectés (Menu et al., 2019) qui, de part leurs caractéristiques abiotiques (salinité, profondeur, granulométrie...) et biotiques (interactions intra et inter-spécifiques), structurent la distribution de la macrofaune benthique dans les lagunes (Meerhoff et al., 2013; Sfriso et al., 2001).

1.2 Objectifs scientifiques du projet

Dans ce contexte, le projet « Effet de l'eutrophisation sur la biodiversité de la macrofaune benthique des lagunes méditerranéennes » vise à **étudier les effets directs ou indirects de l'eutrophisation sur la structure et le fonctionnement de la macrofaune benthique en milieu lagunaire, en dissociant ces effets de ceux des fluctuations naturelles**. Le projet est focalisé sur :

1. la recherche des échelles pertinentes, spatiale (intra et inter-lagune) et temporelle (saisonnaire et inter-annuelle), auxquelles les effets des fluctuations environnementales naturelles (ici confinement et habitats) et anthropiques (ici l'eutrophisation) s'appliquent et
2. l'identification des niveaux d'intégration, taxonomiques ou fonctionnels (*via* une approche de traits biologiques) auxquels ces effets s'expriment.

A terme, ce projet contribue à la définition de recommandations pour la mise en place de stratégies spatiale et temporelle d'échantillonnage adaptées aux milieux confinés tels que les lagunes méditerranéennes et permettant la qualification de ces milieux vis-à-vis des pressions.

1.3 Axes de travail et structuration du rapport

Ce projet est basé sur l'hypothèse que l'analyse statistique croisée de données environnementales et de diversité de la macrofaune benthique permette de distinguer et de hiérarchiser les facteurs naturels et anthropiques influençant la répartition spatiale et temporelle de ces espèces au sein des lagunes méditerranéennes. Pour cela, le projet est structuré autour de 4 axes :

1. Rôle de l'habitat et du confinement dans la répartition spatiale de la macrofaune benthique au sein des lagunes méditerranéennes :
Échelle spatiale intra-lagune

Cet axe de recherche s'appuie sur quatre lagunes ateliers (Bages-Sigean, La Palme, Or et Prévost) échantillonnées dans le cadre de la DCE ou au cours de ce projet. Ce travail est présenté dans la partie 4 de ce rapport.

2. Influence du contexte géographique et du niveau d'eutrophisation :
Échelle spatiale inter-lagune

Ce second axe du projet est basé sur l'analyse des données historiques collectées depuis 1998 sur 29 lagunes méditerranéennes françaises (41 stations). La diversité des lagunes considérées permettrait de couvrir une gamme suffisante de pressions, à la fois anthropiques et naturelles, et ainsi fournir la puissance statistique nécessaire à la discrimination de ces deux facteurs. Cet axe est développé dans la partie 2 de ce rapport et fait l'objet d'une publication.

3. Dynamique temporelle de la macrofaune benthique en lagune :
Échelle saisonnière

Ce troisième axe de recherche est basé sur l'acquisition saisonnière de données dans la lagune de Bages-Sigean en 2021. Il correspond à la partie 5 de ce rapport.

4. Dynamique temporelle de la macrofaune benthique en lagune :
Échelle inter-annuelle

Ce quatrième axe de recherche est quant à lui basé sur l'analyse des données historiques collectées depuis 1998 (variabilité inter-annuelle) sur 12 stations réparties dans 10 lagunes. Il correspond à la partie 3 de ce rapport.

La structure de la macrofaune benthique aux différentes échelles spatiales et temporelles est analysée *via* des indices de diversité, d'abondance et de biomasse couramment utilisés, et ceci à différents niveaux d'intégration taxonomiques et fonctionnels.

2 Distribution spatiale de la macrofaune benthique à l'échelle de la façade méditerranéenne : Échelle inter-lagune

Le climat méditerranéen est caractérisé par des étés et des hivers secs ainsi que des pluies intenses mais ponctuelles au printemps et à l'automne. Ces apports d'eau douce provenant du bassin versant, souvent intermittents, ainsi que les propriétés géomorphologiques et hydrologiques (connexion à la mer, taille du bassin versant et de la masse d'eau) créent ainsi des conditions naturelles locales, variables dans le temps et l'espace, propres à chaque masse d'eau lagunaire. Celles-ci sont également soumises à de nombreuses pressions (Derolez et al., 2014) avec des niveaux de perturbation qui varient largement selon la taille de leur bassin versant et de la masse d'eau, leur connexion à la mer ainsi que de l'intensité et de la durée d'exposition à ces pressions (Derolez et al., 2021). Parmi ces pressions, l'eutrophisation est identifiée comme une des perturbations majeures dans ces masses d'eau littorales. A ce jour, nous disposons d'une part de relevés stationnels décrivant la structure de la macrofaune benthique dans 29 lagunes méditerranéennes de d'autre part de données décrivant aussi bien la colonne d'eau que le compartiment benthique. Ces données collectées dans le cadre de la DCE ou des réseaux associés comme le RSL ou le RLC permettent de couvrir une large gamme de conditions environnementales et constitue aujourd'hui un socle important de connaissance pour dissocier les effets des perturbations naturelles et anthropiques sur la macrofaune benthique.

Cette partie du rapport présente les résultats du travail d'exploration de ces données historiques sur 41 stations réparties dans 29 lagunes de la façade méditerranéenne française. Une approche taxonomique et une approche fonctionnelle ont été menées afin de définir les parts respectives de l'eutrophisation et de la variabilité naturelle dans la structuration des communautés de la macrofaune benthique.

2.1 Approche taxonomique

Les résultats obtenus via l'approche taxonomique sont présentés sous la forme d'un article scientifique déposé sur la plateforme BioRxiv ([biorxiv.org](https://www.biorxiv.org)) le 19 août 2022. Il sera prochainement soumis dans PCI in Ecology.

Disentangling the effects of eutrophication and natural variability on macrobenthic communities across French coastal lagoons

Auriane G. Jones^a, Gauthier Schaal^b, Aurélien Boyé^c, Marie Creemers^a, Valérie Derolez^a, Nicolas Desroy^d, Annie Fiandrino^a, Théophile L. Mouton^{a,e}, Monique Simier^a, Niamh Smith^{a,f}, Vincent Ouisse^a

^a MARBEC, Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sete, France

^b Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzané, France

^c IFREMER, Centre de Bretagne, DYNECO, Laboratoire d'Ecologie Benthique Côtière (LEBCO), 29280 Plouzané, France

^d IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources Bretagne nord, 35801 Dinard cedex, France

^e FRB-CESAB, Institut Buisson Bertrand, 5 Rue de l'Ecole de Medecine, 34000 Montpellier, France

^f IFREMER, Centre Atlantique, Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique (EMH), Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes cedex 3, France

corresponding author: Auriane G. Jones, jones.ecology@gmail.com, MARBEC, Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sete, France

doi: <https://doi.org/10.1101/2022.08.18.504439>

ABSTRACT

Coastal lagoons are transitional ecosystems that host a unique diversity of species and support many ecosystem services. Owing to their position at the interface between land and sea, they are also subject to increasing human impacts, which alter their ecological functioning. Because coastal lagoons are naturally highly variable in their environmental conditions, disentangling the effects of anthropogenic disturbances like eutrophication from those of natural variability is a challenging, yet necessary issue to address. Here, we analyze a dataset composed of macrobenthic invertebrate abundances and environmental variables (hydro-morphology, water, sediment and macrophytes) gathered across 29 Mediterranean coastal lagoons located in France to characterize the main drivers of community composition and structure. Using correlograms, linear models and variance partitioning, we found that lagoon hydro-morphology (connection to the sea and surface) which affects the level of environmental variability (salinity and temperature), as well as lagoon-scale benthic habitat diversity (using macrophyte morphotypes) seemed to regulate macrofauna distribution, while eutrophication and associated stressors like low dissolved oxygen acted upon

the existing communities, mainly by reducing species richness and diversity. Furthermore, M-AMBI, a multivariate index composed of species richness, Shannon diversity and AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) and currently used to evaluate the ecological state of French coastal lagoons, was more sensitive to eutrophication (18%) than to natural variability (9%) with nonetheless 49% of its variability explained jointly by both. Conversely, AMBI was the only tested index that uniquely responded to eutrophication variables, which nonetheless explained less than a third of its variability. To improve the robustness of benthic indicators like M-AMBI and increase the effectiveness of lagoon benthic habitat management, we call for a revision of the ecological groups at the base of the AMBI index and of the current lagoon typology which could be inspired by the lagoon-sea connection levels used in this study.

KEYWORDS

Mediterranean sea, macrofauna, taxonomic diversity, M-AMBI, macrophyte morphotypes, variance partitioning

1. INTRODUCTION

Coastal lagoons are transitional ecosystems between land and sea that represent 13 % of the world's coastline (Barnes, 1980) and provide essential ecosystem services, especially through nutrient regulation and sequestration as well as climate regulation (Kermagoret et al., 2019; Levin et al., 2001). These ecosystems are characterized by strong salinity variations at different temporal scales, ranging from fortnights to seasons and decades (Pérez-Ruzafa et al., 2007a), that are mainly governed by short-term freshwater inflow, seasonal temperature variations, the degree of connection of each water mass with the sea and decadal climatic variations (rainfall and temperatures) (Barbone and Basset, 2010; De Casabianca, 1996; Zaldívar et al., 2008). Oxygen saturation naturally fluctuates in lagoons, due to water temperature and re-aeration processes controlled by wind conditions (Chapelle et al., 2001; Derolez et al., 2020a). Oxygen dynamics are further affected by primary production, which is mainly governed, in oligo and mesotrophic lagoons by seasonal benthic macrophyte growth and decay cycles, and in hyper and eutrophic lagoons by pelagic phytoplankton dynamics (Zaldívar et al., 2008). Overall, coastal lagoons are naturally highly dynamic systems in terms of environmental factors, representing a form of natural environmental stress for any organism living in these systems like fish and benthic invertebrates (Pérez-Ruzafa et al., 2007b; Zaldívar et al., 2008). Consequently, lagoonal, just like estuarine benthic communities, generally present low species richness and high abundances of tolerant species, characteristics typical of disturbed or stressed coastal ecosystems, giving rise to the "transitional waters quality paradox" (Zaldívar et al., 2008), a generalization of the "Estuarine quality paradox" (Elliott and Quintino, 2007).

Coastal lagoons have also been intensely used and modified by humans for food (fishing and aquaculture), transportation (canals, ports and inlet modification), livelihood (land reclamation for construction) and recreation (fishing, sailing, swimming) (Lasserre, 1979; Pérez-Ruzafa et al., 2011a). The position of coastal lagoons at the interface between land and sea further exposes them to human land-derived pollution such as nitrogen, phosphorous, pesticide, or heavy metal pollution (Caliceti et al., 2002; Derolez et al., 2019; Souchu et al., 2010). The oldest and most studied is nitrogen and phosphorous pollution linked to agriculture and urban development (Bendoricchio et al., 1993; Kjerfve, 1994; Tournoud et al., 2006), which can lead to eutrophication of coastal lagoons, a phenomenon associated to an increase in phytoplankton biomass (Cloern, 2001; Zaldívar et al., 2008), a replacement of long-lived submerged macrophytes like marine plants, by emergent free-living benthic macroalgae and even to the disappearance of all benthic macrophytes (Le Fur et al., 2019, 2018). The high light availability linked to shallow depths and the naturally high nutrient concentration of water and sediments (*i.e.* coastal lagoons can be considered as “naturally eutrophic” (De Casabianca, 1996; Zaldívar et al., 2008)) promote the development of structurally complex benthic macrophytes, which are characteristic features of coastal lagoons. Macrophyte presence, cover and composition create a highly heterogeneous aquatic landscape (Arocena, 2007; Gamito et al., 2005), which is also determined by the sediment nature (*i.e.* hard bottom, gravel, sand, mud) and organic matter content (Menu et al., 2019).

Benthic macroinvertebrates are a key biotic compartment of coastal lagoons, through their role in water filtration, food web dynamics, recycling of organic matter and nutrients and sediment bioturbation (Barnes, 1980; Gamito et al., 2005; Levin et al., 2001; Zaldívar et al., 2008). These benthic communities are reported to be overall shaped mainly by natural environmental variability (*i.e.* environmental filtering) and passive diffusion (mainly as planktonic larvae) (Basset et al., 2007). At the intra-lagoon scale, the spatial distribution of macrobenthic invertebrates is tightly linked to the renewal of marine-originating molecules, which is directly linked to the connection level with the open sea, a result used to define the notion of confinement (Guelorget and Perthuisot, 1983). Superimposed onto the previously mentioned “natural environmental stress” (*i.e.* strong fluctuations of abiotic parameters like salinity and temperature) are a number of human related disturbances like anthropogenic eutrophication, which can further impact lagoonal organisms (Elliott and Quintino, 2007; Rossi et al., 2006). Most benthic macroinvertebrates are exposed to multiple human-induced disturbances as they generally live for several years. Furthermore, these organisms tend to present, as adults, a low dispersal potential (*i.e.* below a few kilometers), meaning that faced with a disturbance, each individual will either resist, become accustomed or die, with overall very little chance of escaping the disturbance, especially if it affects the entire lagoon (Cognetti and Maltagliati, 2000). These characteristics make benthic macroinvertebrates good theoretical indicators of the ecological health status

of coastal lagoons and since 2000, this biological compartment is officially included in the assessment of European transitional water bodies carried out within the Water Framework Directive (WFD) (Reizopolou et al., 2018). However, although they are in theory good ecological indicators, benthic macroinvertebrates are also influenced by “natural environmental stress”, hence it appears crucial to disentangle the effect of natural environmental variability from the effect of variability linked to human disturbances on this compartment in hyper-variable ecosystems like coastal lagoons (Pitacco et al., 2019). Most of the published work on Mediterranean coastal lagoon macroinvertebrates have either been descriptive studies focusing on one or a few lagoons (Amanieu et al., 1977; Arocena, 2007; Bachelet et al., 2000; Carlier et al., 2007; Guelorget et al., 1994; Guelorget and Michel, 1979; Magni et al., 2022; Pérez-Ruzafa et al., 2007a; Rossi et al., 2006), theoretical oriented studies testing ecological hypotheses like environmental filtering (Basset et al., 2007) or species-area relations (Sabetta et al., 2007) or very applied studies related to the WFD and focusing on lagoon typology definition, indicator development or indicator reference values (Barbone et al., 2012; Basset et al., 2012; Reizopoulou et al., 2014). Disentangling the respective effect of natural vs human-induced disturbances on lagoon communities requires a statistical power which can be reached by using extensive datasets, spanning a variety of ecological conditions (*i.e.* several lagoon systems) and a thorough characterization of both sources of disturbance. In this study, we make use of the full potential of large-scale environmental surveys of the various compartments of French Mediterranean coastal lagoons (water column, sediments, macrophytes and benthic macroinvertebrates): (*i*) to disentangle the effects of an anthropogenic disturbance, here eutrophication, from those of natural environmental variability on benthic macroinvertebrates and (*ii*) to understand the links between the different environmental variables characterizing coastal lagoons, that affect benthic macroinvertebrates. This study, based on a dataset including 29 French Mediterranean coastal lagoons (ranging from oligo- to eu-haline, with diverse environmental and anthropic settings), focuses on multiple levels of biological complexity; first the broad and complex community level, then simple diversity indices like species richness and Shannon diversity index and finally, a multimetric and WFD-compliant index.

2. MATERIAL & METHODS

2.1. Study sites

The French Mediterranean coast features a great diversity of lagoons characterized by different hydro-climatic contexts (*e.g.* temperature, wind, rainfall). Some of these lagoons are under the influence of large watersheds (up to 1 500 km²) while others are connected to more restricted basins that may be 300 times smaller (*ca.* 5 km²). These lagoons also present very variable connections to the sea, with both natural vs man-made channels, and continuous vs temporary channels. Human land-use in this region is particularly high, associated to both urban and agricultural development

(Derolez et al., 2019). Most lagoons in continental France are located near large cities like Narbonne or Montpellier and/or in areas intensively cultivated for wine, vegetables and cereals (CORINE Land Cover, 2018) whereas the Corsican lagoons of Palo, Urbino and Diana are relatively preserved from direct urban pressures. Differently, the Corsican lagoon of Biguglia is located just south of the urban hub of Bastia and in a growing agricultural plain (CORINE Land Cover, 2018; Pasqualini et al., 2017). Overall, French Mediterranean lagoons face various degrees of anthropogenic pressures.

A total of 29 nanotidal (tide < 0.5 m) coastal lagoons located in the Gulf of Lion (north-west Mediterranean Sea) and along the east coast of Corsica were selected for this study and sampled across 41 stations (between one and three in each lagoon) (Figure 2.1).

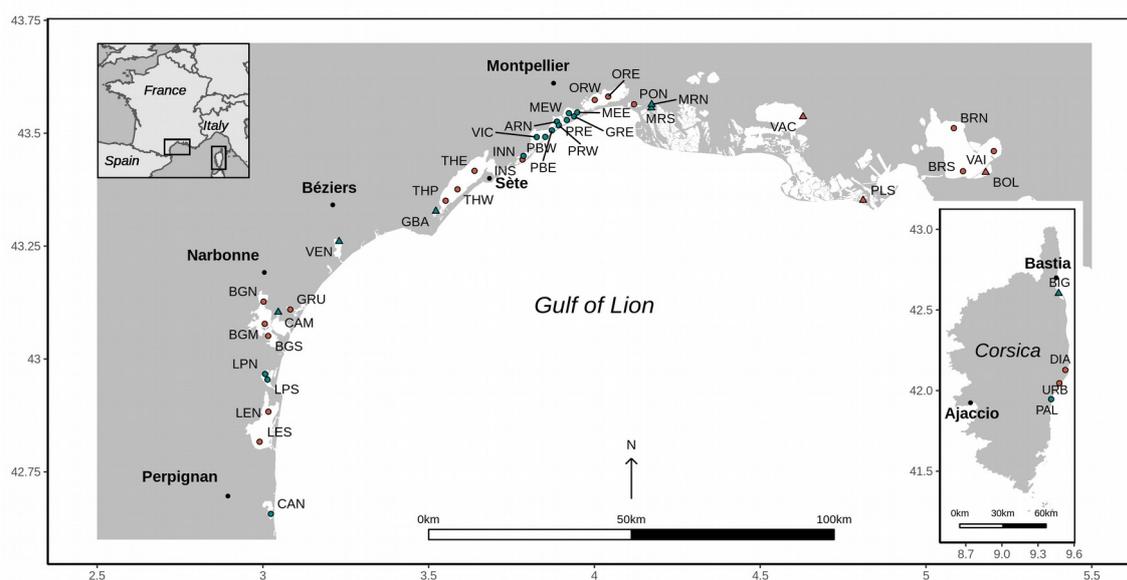


Figure 2.1: Map of the 41 stations sampled in the 29 lagoons located along the French Mediterranean coast (Gulf of Lion and Corsica). Each station's salinity type and group membership (K-means partitioning) based on the benthic macrofauna Hellinger-transformed mean abundances are indicated using a symbol (triangle: oligo- and meso-haline and circle: poly- and eu-haline) and a color (red: group A and blue: group B), respectively. See Table 2.1 for the full lagoon names and corresponding stations.

The sampling was carried out in 2006 or 2009 during the “Réseau de Suivi Lagunaire” and WFD campaigns. Infaunal benthic macroinvertebrates were sampled in May, except four lagoons sampled at the end of April (La Murette, Ponant, Berre and Vaine) and one lagoon at the end of June (Bolmon). The studied lagoons encompass a wide range of hydro-morphological characteristics in terms of surface, depth and connection to the sea (Tableau 2.1) with the lagoon-sea connection level expressed as weak, moderate or strong depending on the differences in salinity variations between the lagoon and a neighboring marine station (Derolez et al., 2012). Lagoon surfaces vary

from 1 km² (Campagnol) to 133 km² (Berre) (Menu et al., 2019) and station depth is comprised between 0.1 m (La Palme south station) and 9.5 m (Urbino) with most stations less than 3 m deep (Tableau 2.1).

Tableau 2.1: Hydro-morphological characteristics (surface, depth and connection level to the sea) and water physico-chemical status of the 29 lagoons as evaluated by the water framework directive (green = good, yellow = moderate, orange = bad, red = poor). The physico-chemical status is based on concentrations of total and dissolved inorganic forms of nutrients, turbidity and oxygen saturation during the summer months of the 2004-2009 period (Andral and Sargian, 2010a; Andral and Sargian, 2010b). Depth and beta diversity of macrophyte morphotypes (β MM) of the 41 stations sampled for benthic macrofauna either in 2006 (#) or in 2009 () is also indicated. For stations sampled in the same lagoon, each one is labeled using a 3 letter code with the last letter indicating the geographical location of the station in the lagoon (North (N), Middle (M), South (S), East (E), West (W)), except THP which indicates the station's local name Pisse-Saumes). The lagoons are listed from west to east along the Gulf of Lion (see Figure 2.1 for their geographical location).*

LAGOON	LAGOON CHARACTERISTICS			BENTHIC STATION CHARACTERISTICS			
	SURFACE (km ²)	LAGOON-SEA CONNECTION	PHYSICO-CHEMICAL STATUS	STATION CODE	STATION DEPTH (m)	OMC (%)	β MM
Canet*	6.43	weak		CAN	0.9	5.6	0.13
Leucate*	52.88	strong		LEN	1.9	8.2	0.71
La Palme#	6.94	moderate		LES	3.3	7.2	0.67
				LPN	0.6	4.68	0.6
Bages-Sigean*	37.05	moderate		LPS	0.1	1.61	0.53
				BGN	1.9	11.5	0.65
Campagnol*	1.00	weak		BGM	2.2	5.9	0.8
				BGS	1.3	7.1	0.53
				CAM	0.8	3.8	1
Gruissan*	1.31	strong		GRU	0.9	3.4	0.61
Vendres*	6.60	weak		VEN	0.8	22.8	0.6
Grand Bagnas#	1.69	weak		GBA	0.5	5.38	0
Thau#	67.70	strong		THE	8.2	11.38	0.55
				THW	4	9.9	0.68
				THP	3.8	5.64	0.68
Ingril North#	2.28	strong		INN	1.1	12.48	0.4
Ingril South#	3.17	strong		INS	1.2	7.01	0.25
Vic#	12.96	moderate		VIC	1.5	13.05	0.69
Pierre-Blanche#	3.14	moderate		PBE	0.7	1.04	0.33
Arnel#	4.42	moderate		PBW	0.7	9.93	0.67
				ARN	0.8	7.88	0.29
Prévoist#	2.46	strong		PRE	0.7	9.25	0.4
				PRW	0.7	8.4	0.6
				MEE	1	7.67	0
Méjean#	7.12	moderate		MEW	0.9	12.17	0
Grec#	1.08	moderate		GRE	0.7	8.49	0.33
Or (Mauguio)*	31.31	weak		ORE	1.4	10.9	0.75
				ORW	1.3	12.5	0.54
				PON	3	10.9	0.11
Ponant*	1.92	moderate		PON	3	10.9	0.11
La Marette*	1.30	weak		MRN	0.7	15.9	0
				MRS	0.6	14.2	0
Vaccares*	65.90	weak		VAC	1.9	5.8	0.23
La Palissade*	2.95	weak		PLS	0.6	1.5	0.6
Berre*	132.71	strong		BRN	5.9	11.8	0.39
				BRS	8.9	14.5	0.38
Vaine*	22.77	moderate		VAI	5.1	12.7	0.73
Bolmon*	6.01	weak		BOL	1.4	14.8	0.30
Biguglia*	13.75	weak		BIG	1	7.9	0.25
Diana*	5.40	strong		DIA	5.8	10.5	0.39
Urbino*	7.58	moderate		URB	9.5	16.3	0.63
Palo*	1.08	weak		PAL	1	12.5	0

The various hydro-morphological characteristics of the studied lagoons lead to a great diversity of salinity regimes with 8 oligo- or meso-haline lagoons and 21 poly- or eu-haline lagoons (Figure 2.1) and to large inter-lagoon discrepancies in terms of annual variability of temperature, salinity and oxygen saturation. Overall, the physico-chemical status of the studied lagoons between 2004 and 2009 was evaluated according to the WFD methodology, as poor (15 lagoons), bad (3 lagoons), moderate (4 lagoons) or good (7 lagoons) (Tableau 2.1). This evaluation takes into account the concentrations of total and dissolved inorganic forms of nutrients, turbidity and oxygen saturation during the summer months of the 2004-2009 period and is conducted according to the WFD quality grid (Andral and Sargian, 2010a, 2010b).

2.2. Sampling

2.2.1. Benthic macroinvertebrates

At each of the 41 stations, three replicates (*ca.* 10 m apart) of unvegetated sediment were sampled. Each replicate was made up of four pooled Ekman-Birge grabs, representing a total surface of 0.09 m² per replicate and 0.27 m² per station. Samples were sieved on a 1 mm mesh, fixed in a 5 to 7 % formaldehyde/seawater solution and stained with Rose Bengal for latter identification. The sediments were then sorted in the laboratory and all organisms identified if possible to the species level, following the nomenclature of the European Register of Marine Species (ERMS). Taxa are indicated using WORMS reference (<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=match>). Prior to the data analyses, we removed meiofauna taxa (Ostracoda, Nematoda, Harpacticoida and Collembola) and organisms present in only one lagoon and determined at the order (Decapoda, Coleoptera, Nudibranchia), class (Insecta, Ascidiacea) or subclass (Oligochaeta) level. We kept Actiniaria, Nemertea and Polycladida as they were identified across multiple lagoons.

2.2.2. Sediment parameters

At each station, an additional grab sample was collected to evaluate sediment organic matter and grain-size distribution. Sediment samples were sieved on a 2 mm mesh to remove large macrophytes debris, and the filtrate was weighted and dried until stable weight (110°C for 24 to 48h) in the laboratory. Organic matter content (OMC, % of dry sediment weight) was calculated as the loss of weight after combustion for 12h at 450°C of the dry sediment fraction below 2 mm. Because of technical problems, no OMC was available for the stations ARN, LPN, LPS, PRW and VIC in 2006. To estimate these missing values, we used OMC values measured in spring of 2006 (ARN, PRW, VIC) or spring of 2007 (LPN and LPS) for the WFD sediment quality evaluation. For ARN, LPS, LPN and VIC, we estimated OMC by averaging over the values measured in the three or four stations closest to the macrofauna station (distance between 285 m and 707 m). For PRW, we used the OMC value measured at the closest station as this station was located only 114 m

from the macrofauna station (Supplementary material 1 and 2). Since laboratory protocols changed between years (2006 and 2009) and between lagoons regarding the sediment particle sizes considered for the grain-size analysis, we chose not to consider grain-size parameters.

2.2.3. Water physico-chemical properties

Water column physico-chemical properties of the 29 lagoons were measured monthly during summer (from June to August or September) following a standardized protocol implemented by the WFD (Derolez et al., 2019). Salinity (Sal), temperature (Temp) and oxygen saturation (O_2 sat) were measured using a portable field probe (WTW LF 197, WTW-GmbH, Weilheim, Germany) and turbidity (Turb) was measured in the laboratory using an optical turbidimeter (2100N IS turbidimeter ISO 7027). Chlorophyll *a* concentration ([Chla]) was measured in 50 mL samples of water, first filtered on a Whatman GF/F filter (0.7 μ m). Pigments were later extracted in the laboratory in a 90 % acetone + distilled water solution during 24 hours (4°C, dark conditions after 10 minutes of centrifugation). The supernatant was then dosed using a spectrofluorometer following Neveux and Lantoine (1993). The full description of the protocol followed to measure [Chla], total nitrogen concentration [TN], ammonium concentration [NH_4^+], sum of nitrate plus nitrite concentrations [NO_x], total phosphorus concentration [TP] and dissolved inorganic phosphorus concentration [DIP] is described in Bec et al. (2011) and Souchu et al. (2010). Only sub-surface data were available for all stations except the THW, THE, BRN, BRS stations located in the deep Thau and Berre lagoons for which sub-surface and bottom data were available. In these four cases, we chose to consider the bottom data.

2.2.4. Estimating the macrophyte morphotype beta diversity

Lagoons are characterized by a mosaic of benthic habitats, determined in particular by macrophyte diversity which can affect benthic macroinvertebrates (Arocena, 2007; Cardoso et al., 2004; Ouisse et al., 2011) by acting as food (Jones et al., 2021; Quillien et al., 2016; Vizzini and Mazzola, 2006), refuge (Mancinelli and Rossi, 2001; Nordström and Booth, 2007; Ware et al., 2019) and/or means of transport (Norkko et al., 2000). Although sampling was carried out on locally unvegetated sediments to avoid biases linked to macrophytes and associated faunal assemblages, we postulate that the presence and composition of macrophyte assemblages within each lagoon can affect the composition of infaunal benthic communities. We developed an index (later beta diversity of macrophyte morphotypes, β_{MM}) calculated as the average Bray-Curtis dissimilarity at the lagoon or sub-lagoon scale (when several macrofauna stations were sampled in one lagoon) based on a station by macrophyte morphotype matrix (presence/absence). Each macrophyte station is coded as bare sediment if the macrophyte cover is less than 25 % or as one or several of seven macrophyte morphotypes (*i.e.* mushroom, feather, hair, ball, branched, sheet and meadow) based on the thallus morphology of the dominant or co-dominant macrophyte taxa. This index varies between 0 if all the considered stations are dominated or co-

dominated by the same macrophyte morphotype(s) or if they all have bare sediment and 1 if all the considered stations are dominated or co-dominated by different macrophyte morphotypes (Supplementary material 3 and 4). We gathered the data used to calculate this index from the WFD macrophyte dataset (all information regarding sampling protocols are available in Le Fur et al. (2018)).

2.3. Data analyses

We extracted all the data used in this study from the French database Quadrige (Ifremer, <http://quadrige.eaufrance.fr/>). We performed all analyses using R version 3.6.3 (R Core Team, 2020) and the packages *vegan* (v2.5-6; Oksanen et al., 2019), *missMDA* (Josse and Husson, 2016), *labdsv* (v2.0-1; Roberts, 2019), *olsrr* (v0.5.3; Hebbali, 2020), *MASS* (Venables and Ripley, 2002), *corrplot* (v0.84; Wei and Simko, 2017) and *rstatix* (v0.6.0; Kassambara, 2020). We considered a significance level of 0.05 for all statistical tests.

2.3.1. Environmental variables

Water column parameters were measured in summer whereas macrofauna was sampled in spring which prevented us from relating these two datasets. Nonetheless, the presence and abundance of macroinvertebrates in a lagoon year y is influenced not only by the environmental conditions prevailing that year but also those prevailing the previous years especially for pluri-annual species. As such, we associated the macrofauna data collected year y to the mean and coefficient of variation (CV) of the water column parameters measured years $y-2$, $y-1$ and y , as done by Le Fur et al. (2019) (Tableau 2.2).

We classified the parameters presented in Tableaux 2.1 and 2.2 into two categories. The first category included 11 physical and biotic factors used as proxy for the natural variability of environmental conditions (lagoon surface, lagoon-sea connection, station depth, β_{MM} , OMC, mean and CV of Sal, Temp, O_2 sat). The second category included 14 biogeochemical variables that either cause eutrophication (*i.e.* mean and CV of [TN], [NO_x], [NH₄⁺], [TP], [DIP]) or are the direct consequence of eutrophication (*i.e.* mean and CV of [TN], [TP], [Chla], turbidity) (Souchu et al., 2010). Because of technical problems, no [NO_x] and [DIP] data were available for the stations BOL and PLS. Consequently, we imputed the missing mean and CV values for these two parameters at both stations with the 'imputePCA' function. This function estimates the missing parameters by first performing a principal component analysis on all the environmental variables and then by using the regularized fitted matrix. These steps are performed iteratively until convergence is reached (Josse and Husson, 2012).

Tableau 2.2: Environmental parameters and their respective code used to characterize the water. For each water parameter, the mean and coefficient of variation (CV) were calculated between the years $y-2$ and y (with y the macrofauna sampling year) and the overall median, minimal and maximal values across the 41 stations are indicated. The station with the minimal and maximal value of each parameter is also indicated between brackets, as well as the transformation applied to each parameter. See Tableau 2.1 for the station codes. Transf. : transformation, / : no transformation, \log_e : natural logarithm, $\sqrt{\quad}$, square-root

PARAMETER (unit)	CODE	MEASURE	MEDIAN	MIN	MAX	TRANSF.
Salinity (PSU)	Sal	mean	32.39	2.83 (PLS)	42.30 (PBW)	/
		CV	13.52	2.49 (DIA)	82.24 (CAM)	\log_e
Oxygen saturation# (%)	O ₂ sat	mean	100.88	56.61 (BRN, BRS)	190.40 (BOL)	\log_e
		CV	27.38	0.82 (PLS)	67.33 (PRE)	$\sqrt{\quad}$
Temperature (°C)	Temp	mean	24.08	19.63 (BRN, BRS)	27.09 (URB, BIG)	/
		CV	9.05	1.82 (CAN)	22.81 (PON)	$\sqrt{\quad}$
Chlorophyll a concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	[Chla]	mean	9.43	0.70 (BGS)	144.20 (MEW)	\log_e
		CV	71.04	25.42 (BOL)	178.73 (BIG)	\log_e
Total nitrogen concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	[TN]	mean	52.05	11.08 (DIA)	266.03 (MEW)	\log_e
		CV	27.77	6.94 (VAC)	89.47 (BIG)	\log_e
Ammonium concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	[NH ₄ ⁺]	mean	1.47	0.06 (PLS)	31.62 (GRE)	\log_e
		CV	106.88	28.65 (CAN)	257.93 (THE)	$\sqrt{\quad}$
Nitrate and nitrite concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	[NO _x]	mean	0.37	0.06 (GBA)	22.81 (CAM)	\log_e
		CV	94.87	43.30 (CAN)	227.37 (URB)	\log_e
Total phosphorous concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	[TP]	mean	2.51	0.64 (LEN)	31.19 (CAN)	\log_e
		CV	36.75	8.91 (VAC)	106.12 (ARN)	\log_e
Phosphate concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	[DIP]	mean	0.24	0.02 (LES)	14.53 (CAN)	\log_e
		CV	93.10	40.97 (THW)	187.55 (INN)	\log_e
Turbidity (NTU)	Turb	mean	5.20	1.14 (BGS)	99.65 (PLS)	\log_e
		CV	68.30	1.92 (PLS)	207.54 (ARN)	$\sqrt{\quad}$

2.3.2. Macrobenthic community structure

First, we calculated the mean macroinvertebrate abundance at the station scale by averaging over the three replicates and transformed it using a Hellinger transformation, to give more weight to common taxa and less weight to highly abundant, rare and under-sampled taxa (Legendre and Legendre, 2012). We then classified the 41 stations based on these transformed mean abundances, using K-means partitioning and the Calinski-Harabasz criterion with 100 iterations ('cascadeKM' function). Our goal was to highlight similarities between lagoons based on common species without focusing on rare taxa, as each coastal lagoon can present unique species assemblages (Basset et al., 2007), and to help with the result interpretation thanks to a simple classification. We tested for significant differences in the composition of our macrofauna groups using the analysis of similarity (ANOSIM) test with 9999 permutations and Euclidean distances ('anosim' function). Finally, we characterized each group using the indicator species metric ('indval' function, 9999 permutations). A high value of this metric for a given taxon associated to a given group means this taxon is consistently more present (fidelity) and abundant (specificity) in the stations composing that group than in stations composing the other groups (Dufrêne and Legendre, 1997). For this last analysis, we adjusted p-values using the False Discovery Rate correction method (FDR; Benjamini and Hochberg, 1995).

2.3.3. Taxonomy-based indices

To characterize the macrobenthic community structure of each station, we calculated the commonly used M-AMBI (Multivariate AZTI Marine Biotic Index), the three indices composing the M-AMBI - species richness (SR), Shannon diversity index (H') and AMBI (Muxika et al., 2007) - plus the inverse of Simpson's index ($N2$) and the total macrofauna density. The AMBI is an index based on the classification of benthic species into ecological groups, from the most sensitive to disturbances (*i.e.* organic matter enrichment) to the most opportunistic ones (Borja et al., 2000). Following recommendations of Borja et al. (2005), we calculated AMBI and M-AMBI at the replicate scale and then averaged them at the station scale. Similarly, we calculated SR, H' , $N2$ and total macrofauna density by averaging over the three replicates and computed the corresponding standard deviations (SD). For AMBI and M-AMBI calculations, we removed high order taxa without an ecological group value (Anemonia and Polycladida), planktonic (Mysidae) and hard-substrate taxa (Serpula and Serpulidae) (Borja et al., 2005). We computed M-AMBI using the R function available in Sigovini et al. (2013) and we defined the good reference conditions as the highest values of SR and H' and lowest value of AMBI measured in the dataset, irrespective of the WFD physico-chemical status described above. Finally, we tested for differences in total macrofauna density, SR, H' , $N2$, AMBI and M-AMBI between previously defined groups of stations (see section 2.3.2) using non-parametric Kruskal-Wallis rank sum tests (Breslow, 1970).

2.3.4. Linking macrobenthic communities and environmental variables

To assess how natural environmental variations correlated with anthropogenic pressures (explanatory variables) and how each explanatory variable correlated with macrobenthic indices, we built a correlogram showing the significant Spearman correlations ('cor_pmat' function) between all the raw variables. We also tested for differences in the variables considered (explanatory variables and macrobenthic indices) between lagoon-sea connection levels using non-parametric Kruskal-Wallis rank sum tests (Breslow, 1970), followed by pairwise Wilcoxon tests for multiple comparison, while adjusting p-values with FDR (Benjamini and Hochberg, 1995). Then, we transformed (natural logarithm or square root transformation), when necessary, the environmental variables and macrobenthic indices to approximate normal distributions and reduce data spread, before standardizing all the explanatory variables to facilitate the interpretation of the multiple linear regression coefficients (Schielzeth, 2010). We \log_e -transformed the lagoon surface, station depth, SR, $N2$ and macrofauna density (see Tableau 2.2 for the rest of the transformations). To limit multicollinearity and avoid artificially inflating the fit of linear models, we reduced the number of environmental variables (see section 2.3.1) for all future analyses by considering Pearson correlations $< |0.6|$, leading to 19 remaining environmental variables.

To determine which environmental variables most strongly influence lagoon macrobenthic communities, we performed a redundancy analysis (RDA, 'rda' function) between the 19 previously selected environmental variables and the Hellinger-transformed mean taxa abundances. We computed the variance inflation factor (VIF, 'vif.cca' function) to check for multicollinearity and sequentially removed variables with a VIF > 5. We verified the significance of the full RDA model using the 'anova.cca' function (1000 steps) and we performed a forward model selection procedure ('ordiR2step' function) based on the adjusted R² of the full model and a *p*-value of 0.05 (9999 permutations) (Blanchet et al., 2008). We then computed the marginal effect of each selected explanatory variable as the adjusted R² of the constrained ordination containing only the given variable as the predictor. The conditional effect of a variable was equal, during the forward selection procedure, to the additional amount of variance in species communities explained by the corresponding variable at the time it was included into the model. Finally, we performed a partial RDA using the variables previously selected, to isolate the impact of eutrophication from natural environmental variability on lagoon macrobenthic communities (Legendre and Legendre, 2012).

In the same way as for the constrained multivariate analysis, we implemented a multiple linear regression approach (without any interactions between variables) to investigate which variables related to eutrophication and natural variability most strongly influenced the macrobenthic indices (SR, H', N2, total macrofauna density, AMBI and M-AMBI). As there were still 19 potential explanatory variables, we performed a preliminary selection by including all the quantitative variables which alone had a significant effect on the index as first or second-degree orthogonal polynomial and the lagoon-sea connection if at least one of the three categories (weak, moderate, strong) had a significant effect on the index ('lm' function). We included second-degree polynomials to account for potential non-linear relations (Pérez-Ruzafa et al., 2007b) and verified that the selected variables had VIFs inferior to 5. We also checked the model hypotheses using the residuals vs fitted values plot for linearity, the Shapiro-Wilk test for residual normality, the Breusch Pagan test for residual homoscedasticity ('ols_test_breusch_pagan' function) and the 'acf' function for the detection of residual spatial autocorrelation based on the station coordinates. Then, we ran a stepwise model selection using the 'stepAIC' function set in both directions and the BIC criterion. Finally, we checked the hypotheses of the selected model as previously explained, we investigated potential high leverage points ('ols_plot_resid_lev' function) and we reran the selected model without these points to verify its robustness. To compare the relative effect of each selected explanatory variable on a given macrobenthic index, we expressed the slope estimates of the standardized variables as effect sizes when the variable was quantitative and as mean standardized effects when the variable was categorical (Schielzeth, 2010).

Lastly, we implemented a variance partitioning procedure using the 'varpart' function, to assess how much community variation or macrobenthic index variation could be: (i) uniquely attributed to eutrophication when the effect of natural variability had been removed, (ii) uniquely attributed to natural variability when the effect of eutrophication had been removed or (iii) jointly attributed to both effects (Legendre and Legendre, 2012). Prior to this analysis, we reran the variable selection procedures implemented at the community and macrobenthic index levels considering alternatively only the eutrophication variables or only the variables related to natural variability. We then included the variables selected by the aforementioned method in the variance partitioning, which was based on partial RDAs or on partial linear regressions and we presented the results using the adjusted R² values.

3. RESULTS

3.1. Inter-lagoon environmental variability

The dataset considered in this study encompasses a wide diversity of lagoons in terms of physico-chemical state according to the WFD and environmental parameters associated to natural variability and eutrophication (Tableaux 2.1 and 2.2). First, only lagoons with a strong (Leucate, Gruissan, Thau, Berre and Diana) or a moderate (La Palme and Bages-Sigean) connection to the sea were in a good physico-chemical state (green in Tableau 2.1). All the stations sampled in these lagoons presented mean [Chla] below 7 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ and all of them except the ones located in the deep Berre and Diana lagoons (station depth > 5.8 m) presented a high beta diversity of macrophyte morphotypes ($\beta_{\text{MM}} > 0.53$). Five stations sampled in these lagoons presented the lowest value for a eutrophication related variable (DIA: mean [TN], BGS: mean [Chla] and mean Turb, LEN : mean [TP], LES: mean [DIP], THW: CV [DIP]). However, the THE station (Thau) had the most variable $[\text{NH}_4^+]$ and the BRN and BRS stations (Berre) had the lowest mean O₂ sat of the dataset. Seven lagoons were in a moderate (yellow in Tableau 2.1) or in a bad physico-chemical state (orange in Tableau 2.1) and were either moderately (Ponant, Vaine, Urbino) or weakly (Grand Bagnas, Vaccarès, Biguglia and Palo) connected to the sea. In this group, the GBA and VAC stations respectively had the lowest mean [NO_x] and the lowest CV [TN] of the dataset whereas the URB and BIG stations respectively had the highest CV [NO_x] and CV [Chla]. All the remaining weakly connected lagoons were in a poor physico-chemical state (Canet, Campagnol, Vendres, La Marette, La Palissade, Bolmon). In this group, the CAN station had both the highest mean [TP] and [DIP] and the lowest CV [NH₄⁺] and [NO_x] of the dataset, while the CAM and BOL stations presented respectively the highest mean [NO_x] and CV [Chla] of the dataset. Finally, all the lagoons between the cities of Sète and Montpellier (Figure 2.1) were in a poor condition, despite being strongly (Ingril North, Ingril South, Prévost) or moderately (Vic, Pierre-Blanche, Arnel, Méjean and Grec) connected to the sea. All the stations located in these lagoons except PBE, had OMC above 7 % and up to 13.05 %. In this group, the MEW station presented the highest mean [Chla] and [TN] of the dataset while the

GRE station had the highest mean $[\text{NH}_4^+]$, the ARN station the highest CV [TP] and Turb and the INN station the highest CV [DIP] of the dataset.

Based on the significant Spearman correlations between the environmental variables (Figure 2.2), stations in the larger lagoons were significantly deeper, cooler in summer and less variable in terms of summer salinity, presented higher β_{MM} and lower values for 8 eutrophication related variables (e.g. mean [Chla], mean $[\text{NO}_x]$ and CV $[\text{NO}_x]$). The deepest stations were also the ones with the highest OMC. Two variables related to natural environmental variability were also significantly different according to the lagoon-sea connection level (KW test, $p < 0.05$ and post-hoc pairwise Wilcoxon tests $p < 0.05$): mean Sal (moderate > weak and strong > weak) and CV Sal (weak > moderate > strong).

3.2. Macrofauna communities and macrobenthic indices across French Mediterranean lagoons

A total of 42 465 benthic macroinvertebrates were counted and identified across all samples, belonging to 227 different taxa with most organisms identified to species level (74.5 %), others to genus (17.2 %), family (2.6 %), order (2.6 %), subclass (0.4 %), class (1.8 %) or phylum (0.9 %). Across the 227 taxa, 1.3 % were identified in over 50 % of the stations, 90 % in less than eight stations and 40 % in only one station. No taxon was present in all 41 stations.

Polychaetes were by far the most diversified group (102 taxa), followed by Malacostraca crustaceans (54 taxa), bivalves (25 taxa) and gastropods (19 taxa). Among the three taxa with a frequency of occurrence above 50 %, two were polychaete species (*Hediste diversicolor* (66 %) and *Heteromastus filiformis* (51 %)), and the third was the bivalve *Cerastoderma glaucum* (51 %). These three species also presented an important inter-station variability in abundance. For all the following analyses, we considered 217 taxa (see section 2.2.1), except for the AMBI and M-AMBI calculation, for which we considered only 213 taxa (see section 2.3.3).

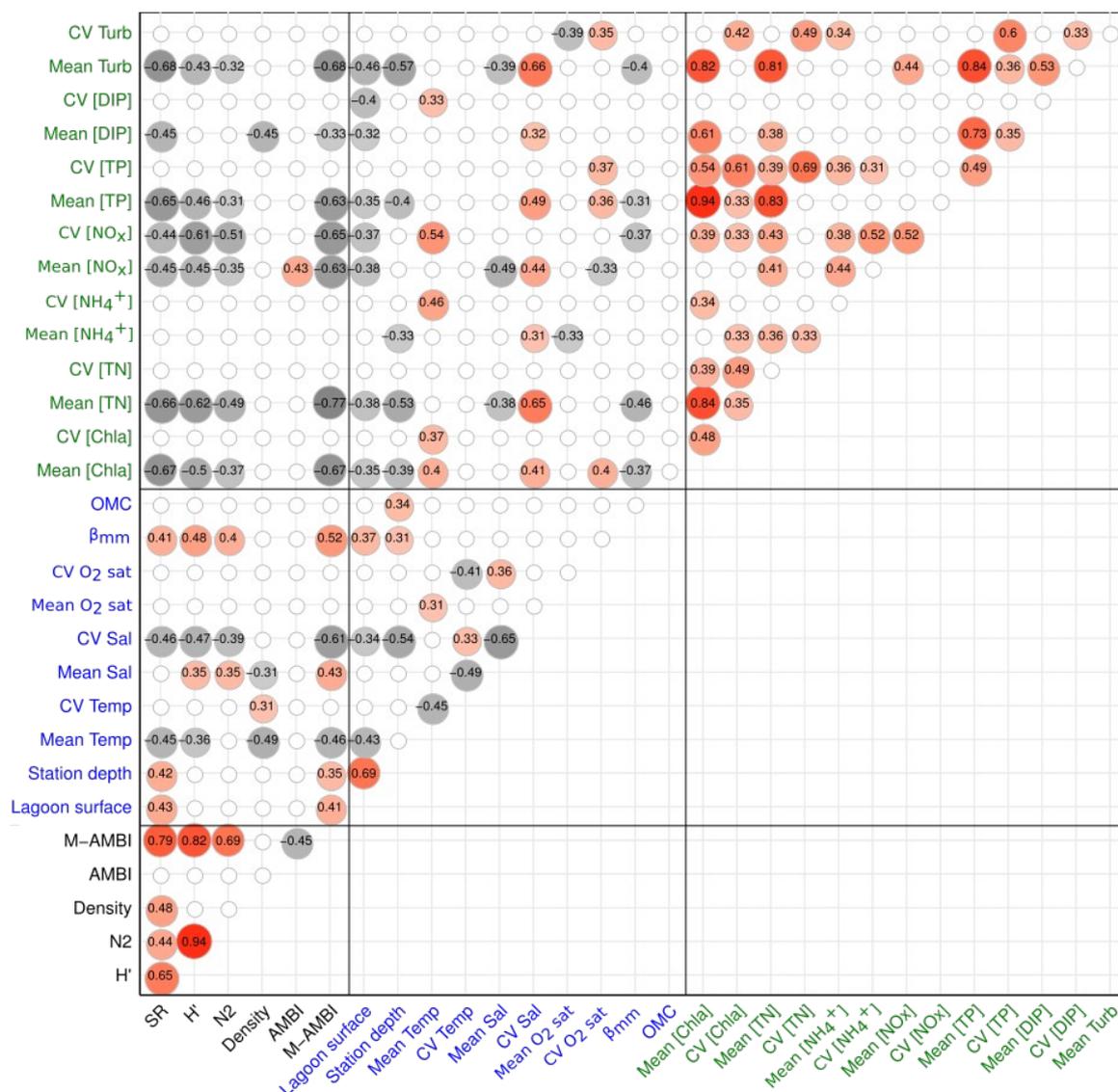


Figure 2.2: Correlogram showing only significant positive (red toned circles) and negative (grey toned circles) Spearman correlations ($p < 0.05$) between the untransformed taxonomic indices (in black, SR: species richness, H': Shannon diversity, N2: inverse of Simpson's dominance, M-AMBI: Multivariate AMBI), the untransformed environmental variables related to the lagoon's natural variability (in blue, βMM: beta diversity of the macrophyte morphotypes, OMC: sediment organic matter content) and the untransformed environmental variables related to eutrophication expressed as means and coefficient of variations (in green, [Chla]: chlorophyll a concentration, [TN]: total nitrogen concentration, [NH4+]: ammonium concentration, [NOx]: nitrate and nitrite concentration, [TP]: total phosphorous concentration, [DIP]: dissolved inorganic phosphorous concentration) calculated across 41 stations located in 29 lagoons along the French Mediterranean coast.

The K-means clustering delineated two groups of stations with distinct macrobenthic communities (minimal difference in Calinsky-Harabasz criterion = 1.4), a result confirmed by the analysis of similarity test (ANOSIM statistic = 0.51, $p < 0.001$). These groups did not correspond to any obvious spatial or salinity pattern, as exemplified by the four Corsican stations and the seven oligo-mesohaline stations which were classified in both groups (Figure 2.1).

The polychaete *Hediste diversicolor* ($p = 0.022$) was an indicator taxa of group A stations (red in Figure 2.1) along with the bivalve *Abra segmentum* ($p = 0.022$), Chironomidae ($p = 0.029$) and the amphipod *Gammarus aequicauda* ($p = 0.038$). Conversely, group B stations (blue in Figure 2.1) were significantly characterized by the bivalve *Scrobicularia cottardii* ($p = 0.048$), closely followed by another bivalve, *Loripes orbiculatus* ($p = 0.065$).

Finally, we found significant differences among the two groups in terms of SR and M-AMBI; group A was composed of stations with lower SR and weaker M-AMBI values than group B (SR: $\chi^2(1) = 6.41$, $p = 0.011$; M-AMBI: $\chi^2(1) = 5.76$, $p = 0.016$). Group B was also characterized by stations with higher H' and $N2$ values and higher maximal macroinvertebrate densities than stations composing group A, albeit these tendencies were not significant (Supplementary material 5).

3.3. Relationship between macrofauna communities and environmental variables

In all the following analyses, six variables were not considered because they were highly correlated with another variable ($|r| \geq 0.6$): station depth (to lagoon surface), CV Sal (to mean Sal), mean [TN], mean [TP], mean Turb (to mean [Chla]) and CV [TP] (to CV [TN]). Redundancy analysis (RDA) was used to relate the macrofauna communities recorded within the lagoons to their natural environmental variability and their eutrophication levels (Figure 2.3). Mean Sal was also not considered because of a VIF > 5 linked to significant differences between lagoon-sea connection levels (see section 3.1.). The final RDA model, determined using a forward model selection procedure, explained 22 % of the inter-station community variability (model adj. R^2) and included six variables related to natural environmental variability (lagoon-sea connection level ($p < 0.001$), mean Temp ($p < 0.001$), lagoon surface ($p = 0.0076$), CV Temp ($p = 0.013$), mean O_2 sat ($p = 0.026$) and OMC ($p = 0.041$) and two eutrophication related variables (mean [Chla] ($p < 0.001$) and mean [DIP] ($p = 0.024$)). Regarding the individual effect of environmental variables, mean [Chla] (7.22 %), lagoon surface (5.90 %), lagoon-sea connection (5.30 %) and mean Temp (5.04 %) were the most influential variables according to their marginal effect. Based on conditional effects, the most influential variables were mean [Chla] (7.22 %), lagoon-sea connection (4.64 %), mean Temp (3.62 %) and lagoon surface (1.69 %) (Supplementary material 6).

The first two axes accounted for 33.8 and 17.7 % of the RDA model variance, respectively. First, the stations from group A and B were clearly separated along the first axis of the RDA, except for LPN, LPS, PLS and INS (Figure 2.3a). On the ordination of the environmental variables (Figure 2.3b), lagoon surface and CV Temp grouped on the positive side of the first axis while mean [Chla], mean [DIP] and mean Temp grouped on the negative side of the first axis. Consequently, group B macrobenthic communities were linked to large lagoons (also relatively deep), several of which presented high summer temperature variations. They were characterized by higher relative abundances of the bivalves *S. cottardii* and *L. orbiculatus* (Figure 2.3c).

Conversely, group A communities were associated to smaller lagoons, subject to higher mean summer temperatures and high eutrophication levels. They were characterized by higher relative abundances of the polychaete *H. diversicolor* and Chironomidae (Figure 2.3c).

The second axis mainly corresponded to a confinement and also to an organic matter content gradient, mostly separating each group into two sub-groups with the lagoons weakly connected to the sea presenting sediments enriched in organic matter located towards the positive side of the second axis and the moderately and strongly connected lagoons located towards the negative side of the second axis. As mean Sal and CV Sal were correlated to lagoon-sea connection level (see section 3.1.), this axis also corresponded to a salinity gradient with low and variable salinity stations characterized by a higher abundance of *Chironomus salinarius* and *Streblospio shrubsolii* (Figure 2.3c). All the oligo- and meso-haline stations (triangles on Figure 2.3) grouped on the upper part of the RDA space and most poly- and eu-haline stations (circles on Figure 2.3) grouped on the lower part of the figure. Furthermore, communities of lagoons weakly connected to the sea were characterized by higher abundances of the bivalve *Scrobicularia cottardii* for group B, while communities from lagoons moderately to strongly connected to the sea were characterized either by higher abundances of *L. orbiculatus* for group B or by a diversified suite of species like the decapod *Carcinus aestuarii* or the polychaete *Capitella capitata* for group A.

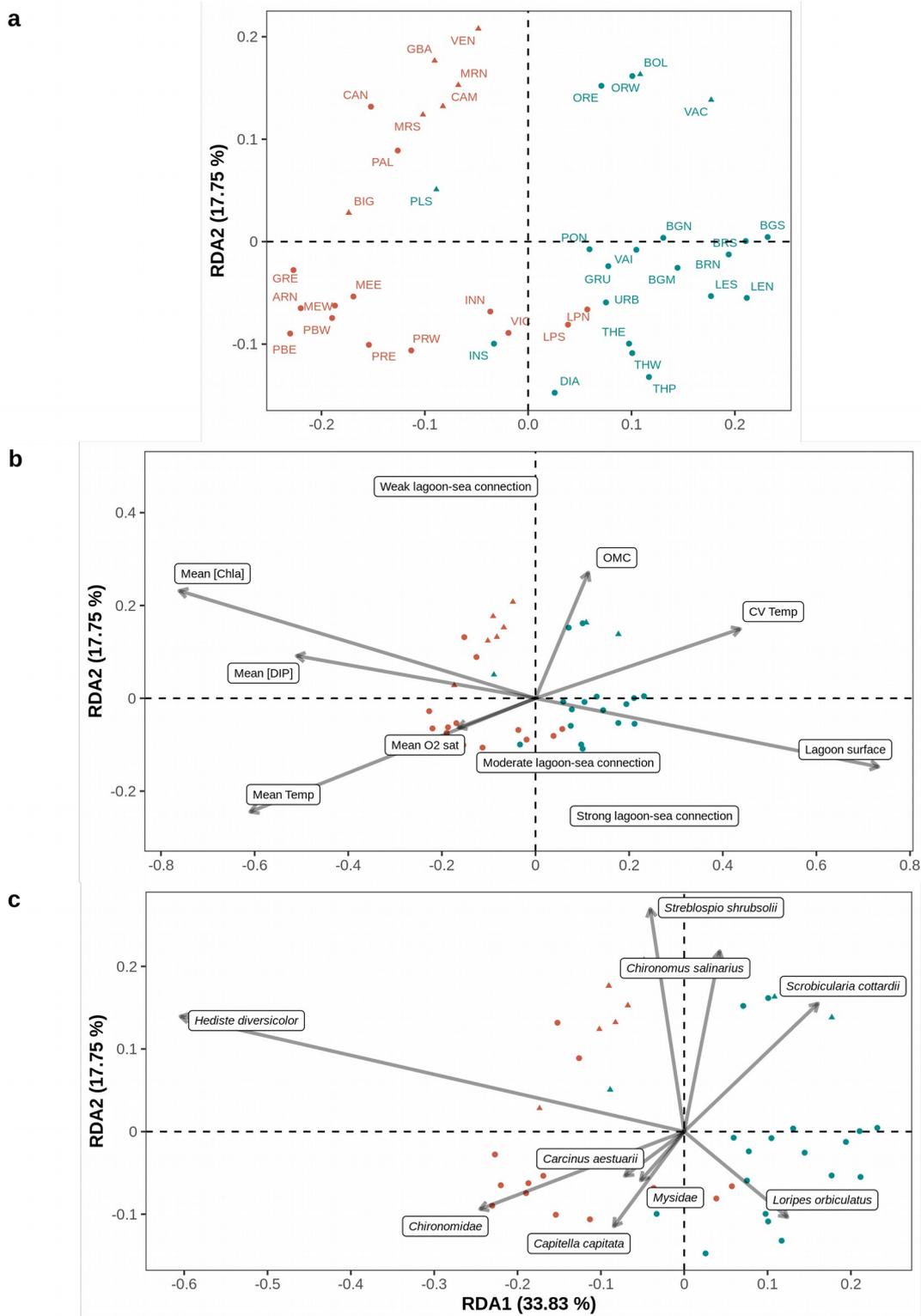


Figure 2.3: Redundancy analysis plots (RDA, axis 1 and 2) focusing on (a) the benthic macrofauna sampled across 41 stations located in 29 lagoons along the French Mediterranean coast (see Tableau 2.1 for the full lagoon names and corresponding stations) as explained by the set of environmental variables related to eutrophication and natural variability composing the most parsimonious model, (b) the selected environmental variables where mean [Chla], lagoon surface, mean O2 sat and mean [DIP] are loge transformed and CV Temp is square-root transformed (see Tableaux 2.1 and 2.2 for the full environmental variable names and values) and (c) the

macrofauna taxa, where only taxa with a goodness of fit (cumulative proportion of variance explained by the first two axis) above 0.25 are plotted. In (a), inter-station distances are euclidean while in (b) and (c) angles between all vectors reflect linear correlations. Across all plots, each station (point) is represented using a symbol for its salinity type (triangle: oligo- and meso-haline and circle: poly- and eu-haline) and a color (red: group A and blue: group B) for its group membership (K-means partitioning) based on Hellinger-transformed mean abundances.

Once the effect of natural environmental variability on macrofauna communities was removed through partial RDA and the only explanatory variables left to vary were mean [Chla] and mean [DIP] (eutrophication variables), no differences could be made between the communities of groups A and B (Supplementary material 7). This partial RDA explained only 6.4 % of the inter-station community variability (model adj. R^2).

3.4. Relationship between macrobenthic indices and environmental conditions

Based on the significant Spearman correlations between the raw environmental variables and raw macrobenthic indices (Figure 2.2), SR, H', N2 and M-AMBI were significantly higher at stations where mean Temp was lower, salinity was more stable and eutrophication related variables were lower, especially mean [Chla]. Furthermore, H', N2 and M-AMBI were significantly higher at stations where mean Sal and β_{MM} were higher while SR and M-AMBI were also significantly higher at deeper stations located in larger lagoons. AMBI appeared to be significantly correlated positively only with mean [NO_x] while total macrofauna density was significantly higher at stations with lower but more variable summer water temperatures, lower salinity and lower mean [DIP].

The results of the multiple linear regressions identifying which variables influenced the macrobenthic indices are presented in Tableau 2.3. The most parsimonious models contained between two and four predictors and explained between 27 % and 74 % of the macrobenthic indices' variability. All the models contained at least one predictor associated to eutrophication and at least one predictor associated to natural variability except the N2 and AMBI models, which only contained predictors associated to natural variability and eutrophication respectively. Lagoon-sea connection was selected in three models, H', N2 and M-AMBI, and in all three, the response variable was significantly higher in strongly connected lagoons. Differently, H' and N2 were significantly higher and lower in moderately connected lagoons, respectively, while M-AMBI was significantly lower in weakly connected lagoons. Mean Temp and mean Sal were selected in two models, SR and macrofauna density. Mean Temp negatively influenced SR and macrofauna density while mean Sal positively influenced SR and had a quadratic effect (concave form) on macrofauna density. BMM was selected in two models, H' and N2, and positively influenced both response variables. The AMBI model was composed of mean [TN] (positive effect) and CV [NH₄⁺] (quadratic effect, concave form). Finally, three other eutrophication related variables, CV [TN], mean [NH₄⁺]

and CV [NO_x], were selected respectively in H', macrofauna density and M-AMBI models where they had either a negative effect (M-AMBI) or a quadratic effect (concave form, H' and density).

Tableau 2.3: Most parsimonious models (ordinary least-square regressions) explaining the standardized macrobenthic taxonomic indices (species richness (SR), Shannon diversity (H'), inverse of Simpson's dominance (N2), AZTI's Marine Biotic Index (AMBI), Multivariate AMBI (M-AMBI)). SR, H', N2 and total macrofauna density were loge transformed prior to standardization. Both eutrophication related and natural variability related variables are considered as explanatory variables and the slope estimates are expressed either as effect sizes when the variable is quantitative and as mean standardized effects when the variable is categorical. RSE: Residual standard error, CV: coefficient of variation, [Chla]: chlorophyll a concentration in the water, [TN]: total nitrogen concentration in the water, β_{MM}: beta diversity of the macrophyte morphotypes, [NH₄⁺]: ammonium concentration in the water and [NO_x]: nitrate plus nitrite concentration in the water.

MODEL TERMS		ESTIMATE	SE	p-value
SR : F(3,37) = 18.18 ; RSE = 0.66 ; adj. R² = 0.56				
[Chla]	mean	-0.50	0.12	< 0.001
Temperature	mean	-0.34	0.11	0.005
Salinity	mean	0.27	0.11	0.018
H' : F(6,34) = 13.57 ; RSE = 0.59 ; adj. R² = 0.65				
Lagoon-sea connection	strong	0.61	0.19	< 0.001
	moderate	0.39	0.15	0.016
	weak	-0.16	0.17	0.32
[Chla]	mean	-0.31	0.12	0.016
[TN]	CV	-0.02	0.11	0.89
[TN] ²		-0.30	0.10	0.004
β _{MM}		0.23	0.10	0.035
N2 : F(3,37) = 11.18 ; RSE = 0.75 ; adj. R² = 0.43				
Lagoon-sea connection	strong	0.79	0.21	< 0.001
	moderate	-0.58	0.19	0.005
	weak	-0.27	0.22	0.11
β _{MM}		0.31	0.12	0.016
Total macrofauna density : F(5,35) = 8.48 ; RSE = 0.72 ; adj. R² = 0.48				
Temperature	mean	-0.36	0.12	0.006
Salinity	mean	-0.23	0.12	0.071
Salinity ²		-0.30	0.13	0.023
[NH ₄ ⁺]	mean	0.21	0.12	0.10
[NH ₄ ⁺] ²		-0.30	0.13	0.030
AMBI : F(3,37) = 5.84 ; RSE = 0.86 ; adj. R² = 0.27				
[TN]	mean	0.34	0.14	0.017
[NH ₄ ⁺]	CV	0.11	0.14	0.41
[NH ₄ ⁺] ²		-0.43	0.13	0.003
M-AMBI : F(4,36) = 29.04 ; RSE = 0.51 ; adj. R² = 0.74				
Lagoon-sea connection	strong	0.59	0.16	0.005
	moderate	-0.06	0.14	0.67
	weak	-0.52	0.15	0.028
[NO _x]	CV	-0.37	0.09	< 0.001
[Chla]	mean	-0.35	0.09	< 0.001

To isolate the independent effect of eutrophication on macrobenthic indices, we also plotted the partial effect of mean [Chla] on SR, H' and M-AMBI once the effect of the other predictors retained in the minimal adequate models (Tableau 2.3) was removed (Supplementary material 8). After controlling for the effect of mean Sal and mean Temp, the simple linear regression model between mean [Chla] and SR was still significant (adj. R² =

0.32, $F(1, 39) = 19.55$, $p < 0.001$). It was also the case for the model between mean [Chla] and H' after controlling for the effect of lagoon-sea connection, CV [TN], CV [TN]² and β_{MM} (adj. $R_2 = 0.14$, $F(1, 39) = 7.33$, $p = 0.01$) and for the model between mean [Chla] and M-AMBI after controlling for lagoon-sea connection and CV [NO_x] (adj. $R_2 = 0.26$, $F(1, 39) = 15.41$, $p < 0.001$).

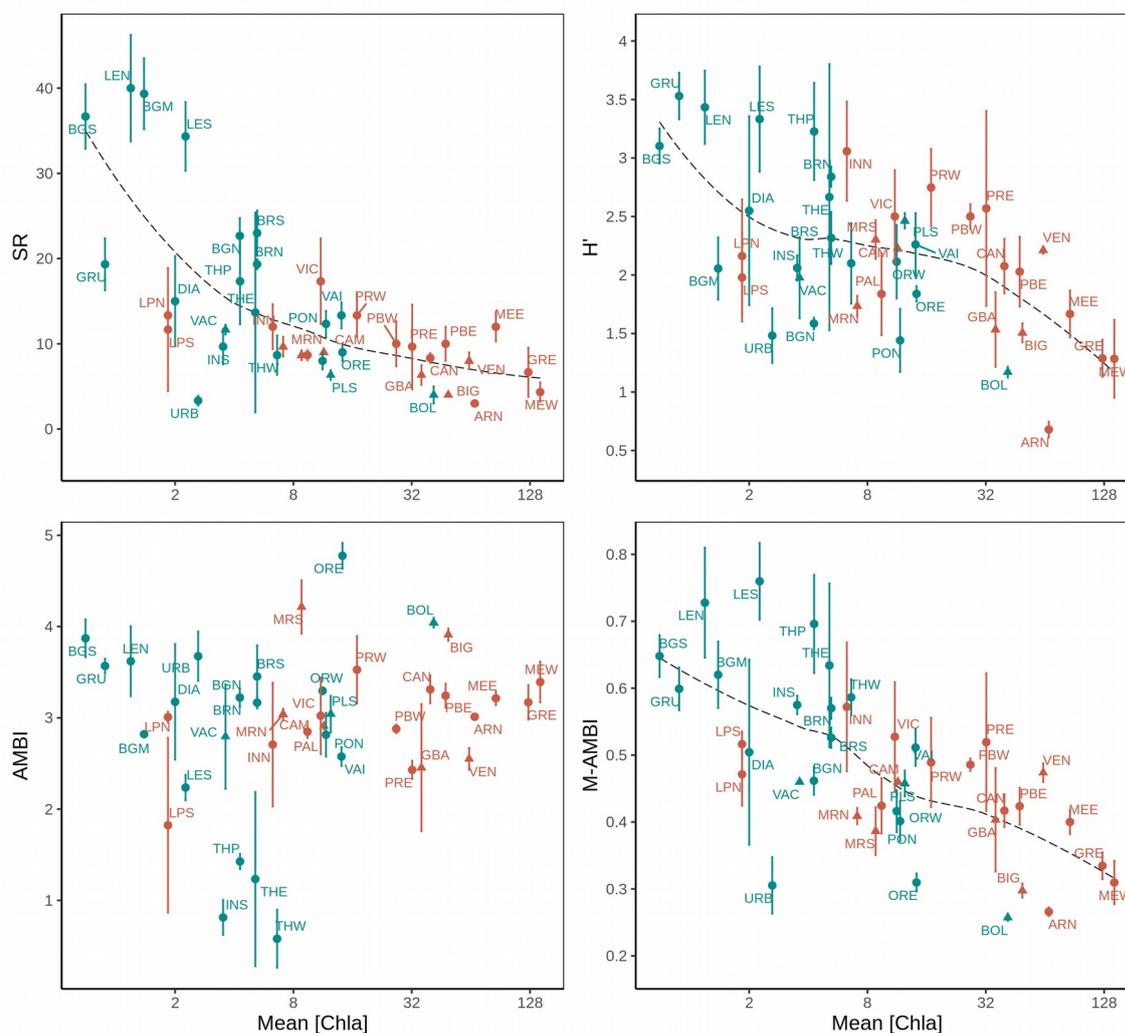


Figure 2.4: Mean (\pm SD) of the species richness (SR), Shannon diversity (H'), AMBI and M-AMBI indices as a function of mean chlorophyll a concentration (log scale) across 41 stations located in 29 lagoons along the French Mediterranean coast (see Tableau 2.1 for the full lagoon names and corresponding stations). Across all plots, each station (point) is represented using a symbol for its salinity type (triangle: oligo- and meso-haline and circle: poly- and eu-haline) and a color (red: group A and blue: group B) for its group membership (K-means partitioning) based on Hellinger-transformed mean abundances. The dashed lines correspond to loess regressions.

To synthesize our results, we plotted for each station the M-AMBI along with the three macrobenthic indices composing it (SR, H' and AMBI) (mean \pm SD) as a function of mean [Chla] (Figure 2.4). Mean [Chla] was chosen as a synthetic indicator of eutrophication because it is (*i*) significantly and

positively correlated to 9 out of the 13 eutrophication related variables (Figure 2.2), (ii) the eutrophication related variable (with mean [TN]), that presents the strongest correlations with SR, H' and M-AMBI (Figure 2.2), (iii) the most frequently selected eutrophication related variable in the macrobenthic index models (Tableau 2.3) and (iv) a relevant indicator of eutrophication status according to Bec et al. (2011) and Cloern (2001). SR, H' and M-AMBI were significantly correlated to mean [Chla] (r (Spearman) > |0.50|) while AMBI was not ($r = 0.12$). Based only on the mean [Chla], most stations from group B (in blue) grouped towards higher levels of mean SR, H' and M-AMBI than stations from group A (in red). Nonetheless, we identified an intermediary zone corresponding to mean [Chla] between $6.3 \mu\text{g.L}^{-1}$ and $14.2 \mu\text{g.L}^{-1}$ and composed of stations from both group located between the INN (SR = 12 ± 3 , H' = 3.06 ± 0.42 and M-AMBI = 0.57 ± 0.1) and ORE (SR = 9 ± 1 , H' = 1.84 ± 0.07 and M-AMBI = 0.31 ± 0.01) stations. Here, the LPN, LPS and BOL stations appeared as outliers, as did LPN and LPS in the RDA (Figure 2.3). Finally, mean [Chla] was also significantly correlated (r (Spearman) = -0.40, $p = 0.009$) to the intra-station SR variability expressed using the standard deviation.

3.5. Disentangling natural from anthropogenic factors

Based on the eutrophication and natural variability variables independently selected, we performed a variance partitioning, to investigate the amount of community and macrobenthic index variability uniquely linked to each variable category (Figure 2.5). Macrobenthic community and indices can be grouped into three categories according to the relative importance of natural variability alone, eutrophication alone, and the two together, in explaining their respective variability. (i) Macrofauna density was first influenced uniquely by natural variability (29.0 %), then jointly by natural variability and eutrophication (11.5 %) and finally uniquely by eutrophication (7.9 %). (ii) Macrobenthic community, N2 and H' were first jointly influenced by natural variability and eutrophication (community: 8.2 %, H': 33.6 %, N2: 22.1 %), and then uniquely by natural variability (community: 8.0 %, H': 17.8 %, N2: 21.1 %) and finally uniquely by eutrophication (community: 3.7 %, H': 13.9 %, N2: 2.9 %). (iii) SR and M-AMBI were first jointly influenced by natural variability and eutrophication (SR: 30.7 %, M-AMBI: 49.0 %), and then uniquely by eutrophication (SR: 20.3 %, M-AMBI: 17.6 %) and finally uniquely by natural variability (SR: 5.8 %, M-AMBI: 8.9 %).

Using figure 2.2, we can identify variables related to eutrophication or to natural variability that significantly co-vary and are jointly implicated in a macrobenthic index model (Tableau 2.3) and/or in a variance partitioning (Figure 2.5). Mean [Chla] was significantly correlated with lagoon surface (-0.35), β_{MM} (-0.37), mean Temp (0.40) and CV O₂ sat (0.40). Mean [NO_x] was significantly correlated with lagoon surface (-0.38), mean Sal (-0.49) and CV O₂ sat (-0.33) while CV [NO_x] was significantly correlated with lagoon surface (-0.37), β_{MM} (-0.36) and mean Temp (0.53). Finally, mean [DIP] and lagoon surface were significantly correlated (-0.32). Lagoon-sea connection, a

qualitative variable, was another source of confounding effects between natural variability and eutrophication on the macrobenthic indices and community. Indeed, there was a significant difference between the lagoon-sea connection and: (i) mean [Chla] (only weak > strong connection); (ii) mean [NO_x] (only weak > strong connection) and (iii) CV [NO_x] (only moderate > strong).

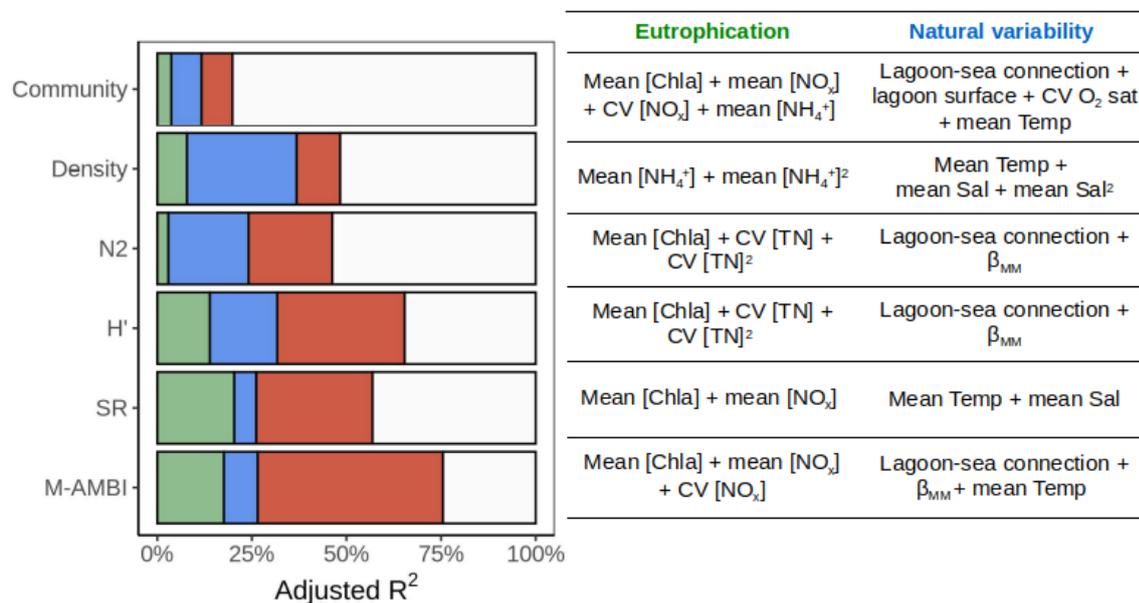


Figure 2.5: On the left, variance (adjusted R²) of the macrofauna community data (community), total macrofauna density (density), inverse of Simpson's dominance (N₂), Shannon diversity (H'), species richness (SR) and multivariate AMBI (M-AMB) uniquely attributed to eutrophication (green), uniquely attributed to natural variability (blue) and jointly attributed to both effects (red). The residual variance is shown in white. On the right, eutrophication variables and variables related to natural variability considered in the variance partitioning of the macrofauna community and macrobenthic taxonomic indices.

DISCUSSION

As outlined by Cloern (2001), eutrophication is a complex phenomenon with direct (e.g. changes in dissolved nutrient contents) and indirect (e.g. changes in community) responses that are modulated by attributes of each recipient system. This study is a first step towards better understanding how hydro-morphology, natural environmental variability and eutrophication jointly shape macrobenthic communities in Mediterranean coastal lagoon ecosystems.

1. Macrobenthic communities are driven by lagoon hydro-morphology and natural environmental (in)stability

Lagoon macrobenthic communities appear to be first determined by lagoon hydro-morphology and natural environmental stability. When

investigating the independent effect of each environmental parameter on macrobenthic communities, lagoon-sea connection level was the variable explaining the most of H', N2 and M-AMBI variability and the second most important variable explaining community composition. This qualitative variable is a proxy for marine water renewal (*i.e.* residence time), a gradient well known for characterizing coastal lagoon biological communities (Barbone and Basset, 2010; Perez-Ruzafa and Marcos-Diego, 1992; Tagliapietra et al., 2009), and closely linked to mean Sal (moderate > weak and strong > weak) and CV Sal (weak > moderate > strong). Salinity, historically used to classify coastal lagoons (Anonymous, 1959), was also an important driver of SR (linear positive effect) and total macrofauna density (concave effect). Indeed, simple and multimetric descriptors of lagoon macrobenthic communities like species richness are known to be highly and positively influenced by mean water salinity (Barbone et al., 2012; Magni et al., 2022; Pitacco et al., 2019; Reizopoulou et al., 2014). Differently from us, Barbone et al. (2012) reported a macrofauna density decrease from oligo- to eu-haline lagoons, maybe because only undisturbed lagoons were considered in their study. Furthermore, the effect of lagoon-sea connection on N2, a diversity index sensitive to high abundance taxa (Morris et al., 2014), indicates that a strong connection to the sea promotes benthic communities with significantly more relatively abundant taxa whereas moderate and weak connections promote communities dominated by a few abundant and in our case, euryhaline taxa (*e.g.* *Hediste diversicolor*, *Streblospio shrubsolii*), a characteristic typical of naturally stressed environments like lagoons subject to strong salinity variations (Elliott and Quintino, 2007). This result seems to confirm that moderately and weakly connected lagoons are highly selective environments for benthic organisms at least partly because of their strongly fluctuating environmental conditions (Barnes, 1980; Provost et al., 2012; Zaldívar et al., 2008). The negative effect of decreasing salinity and lower connection levels to the sea on SR, N2 and macrofauna density can also be linked to the physiological stress that natural and abrupt salinity variations (*e.g.* droughts, heavy rainfall) can represent for larvae, juveniles and adults of marine-originating benthic organisms inhabiting coastal lagoons (Cognetti and Maltagliati, 2000; Magalhães et al., 2019; Vernberg, 1982). Overall, our results confirm that (i) water renewal from marine origin, (ii) primary colonization and/or post-disturbance recolonization of lagoons by marine-originating larvae through dispersal and recruitment and (iii) environmental (in)stability, strongly shape lagoon benthic communities (Basset et al., 2006; Pérez-Ruzafa et al., 2007b; Pérez-Ruzafa and Marcos-Diego, 1992), as proposed in the confinement theory (Guelorget and Perthuisot, 1983).

Water temperature was another important driver of macrobenthic communities, SR and macrofauna density. Temperature had a negative effect on these communities, probably directly through thermal stress, and indirectly through its effect on oxygen dynamics. Higher and more variable summer temperatures directly represent an abiotic constraint for benthic organisms by increasing their oxygen demand and reducing their mobility (Vernberg, 1982). At the same time, high summer temperatures decrease

oxygen solubility and increase the probability of hypoxia and anoxia (Derolez et al., 2020a) while also reducing the tolerance of benthic organisms to low dissolved oxygen (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2011). This cocktail of effects can ultimately cause the death of sensitive taxa, such as large sized and long-lived species (Quillien et al., 2015; Reizopoulou and Nicolaidou, 2007; Sigala et al., 2012) and reduce the ability to move of more tolerant taxa (Vernberg, 1982), hence increasing their susceptibility to predation and decreasing their possibility to search for food and/or for less stressful environmental conditions (Díaz and Rosenberg, 1995; Rosenberg et al., 1992; Weissberger et al., 2009).

The diversity of macrophyte morphotypes (β_{MM}) also affected positively H' and $N2$, and was positively correlated to all macrobenthic indices except density and AMBI. Simple taxonomic indices like lagoon macrobenthic species richness, biomass density and numerical density are locally sensitive to vegetation presence and type (Arocena, 2007; Barbone et al., 2012). Conversely, we show here the probable effect of benthic habitat heterogeneity expressed at the lagoon or sub-lagoon scale on the structure of benthic communities at a local scale (ca. 50 m² station), an effect mainly visible when focusing on intermediate and high abundance taxa (Morris et al., 2014). Focusing on benthic species at the lagoon scale, β_{MM} informs us on the number of potential (*i*) environmental niches that can be filled by the species pool and (*ii*) refuges (Nordström and Booth, 2007; Ware et al., 2019) from which these organisms can (re)colonize habitat patches after mortality events caused by temporary unfavorable conditions. A model of local extinctions linked to adverse environmental conditions, followed by recolonization events via pelagic larvae was suggested by Vergara-Chen et al. (2013) to explain the small-scale genetic structure of the cockle *Cerastoderma glaucum* inside the Mar Menor lagoon (Spain). The positive effect of β_{MM} on macrobenthic diversity also provides us with a few leads on how macrophytes can structure lagoon macrobenthic communities. Macrophytes can act as (*i*) temporary refuges from vagile predators for small mobile benthic organisms like amphipods (Nordström and Booth, 2007; Ware et al., 2019), (*ii*) a food source for grazers and detritus-feeders (Carlier et al., 2007; Lepoint et al., 2000; Ouisse et al., 2011; Vizzini and Mazzola, 2006) and (*iii*) settlement promoters for pelagic particles like phytoplankton and larvae (Colden et al., 2016; Donadi et al., 2014; González-Ortiz et al., 2014), especially in the case of meadow-forming species like *Zostera*. Finally, all these local effects are likely to spill-over to adjacent unvegetated sediments (Boström et al., 2006; Magni et al., 2017).

Finally, the two macrofauna stations sampled in La Palme, a lagoon considered in a good physico-chemical status, were classified, based only on macrofauna, in a group generally associated to small eutrophic lagoons and mainly composed of stations sampled in lagoons evaluated by the WFD as being in a poor or in a bad physico-chemical status. Consequently, the eight environmental variables selected to explain the macrofauna communities were not able to explain the one characterizing this lagoon, which also presents marked seasonal salinity variations (between 3.6 and 76.8 in Wilke

and Boutiere (2000)), variations we cannot detect with our summer salinity measures. Overall, natural environmental (in)stability, connection level with adjacent water systems and/or number of potential environmental niches seem to be the main drivers of lagoon macrobenthic communities and to be stronger drivers of benthic macrofauna assemblages than eutrophication, which probably represents an additional source of stress for benthic invertebrates (Barbone and Basset, 2010).

2. Eutrophication affects lagoon macrobenthic communities through interconnections with natural environmental variability

Eutrophication appears to act as an additional disturbance for lagoon macrobenthic communities via direct (e.g. toxicity of inorganic nitrogenous compounds) and indirect mechanisms (e.g. hypoxic stress). The three groups derived from the variance partitioning approach highlight that the most influential category of variables (*i.e.* natural variability alone, eutrophication alone, natural variability and eutrophication together) is not the same depending on the level of biological organization we focus on. Indeed, the benthic invertebrate density was first explained by natural variability alone and more precisely by physiologically constraining variables (salinity and temperature) whereas macrobenthic community composition, SR, H' and N2 were first explained jointly by natural variability and eutrophication. With these joint effects, we probably measure how lagoon-sea connection modulates the susceptibility (*i.e.* propensity) of each lagoon to eutrophication, how higher water temperatures promote phytoplankton blooms and how eutrophication reduces benthic habitat heterogeneity, followed by their respective effects on benthic community diversity.

Lagoon-sea connection informs us on each lagoon's water residence time and consequently, on its retention potential regarding nutrients and pollutants (Chapelle et al., 2001; Cloern, 2001; Fiandrino et al., 2017). As such, watershed related nutrients and their direct effect on primary producers are buffered by each lagoon's degree of connection to the sea, as indicated by the significantly higher mean [Chla] and mean [NO_x] in lagoons weakly connected to the sea compared with strongly connected ones. Independently from lagoon hydro-morphology, the positive correlation between mean [Chla] and mean temperature illustrates how higher water temperatures increase phytoplankton growth rates which can lead to blooms (Rose and Caron, 2007), as recently demonstrated in Thau (Trombetta et al., 2019), a large lagoon strongly connected to the sea. Nonetheless, it seems that eutrophication is buffered in larger lagoons where water temperatures increase less in summer, as suggested by the negative correlation between lagoon surface and mean summer temperature. Furthermore, one of the direct responses of Mediterranean coastal lagoons to changes in nutrient inputs is an increase in pelagic primary production (Souchu et al., 2010), which in turn decreases water transparency (Cloern, 2001) and limits light availability for benthic primary producers (Le Fur et al., 2019, 2018). Ultimately, sustained eutrophication of coastal lagoons can cause a regime

shift from a primary producer community dominated by perennial macrophytes presenting different morphotypes, to a community dominated by free-floating and opportunistic macroalgae like *Ulva rigida* and finally, to a phytoplankton-dominated community (Le Fur et al., 2019). The negative correlation between several eutrophication variables (e.g. mean [Chla], mean turbidity) and β_{MM} highlights the simplification of benthic habitats caused by lagoon eutrophication (Cloern, 2001; Le Fur et al., 2019, 2018) that shift from a mosaic of different macrophyte morphotypes to a sediment void of macrophytes or with one macrophyte morphotype. Overall, the multiple interconnections between natural environmental variability and eutrophication likely explain the high amount of macrobenthic community and index variance jointly attributed to both effects, as underlined in the conceptual model developed by Cloern (2001).

The unique effect of eutrophication variables on each taxonomic component also informs us about which of these variables likely have a direct effect on macrobenthic invertebrates without being modulated by natural variability. Indeed, benthic organisms can be affected by eutrophication directly through the toxicity of inorganic nitrogenous compounds like ammonium, nitrites and nitrates (Jessen et al., 2015). Our results indicate that high NH_4^+ concentrations seem to have a very small negative effect on total macrofauna density while NO_x toxicity could explain the strong unique effect of eutrophication on SR and M-AMBI, and both NH_4^+ and NO_x toxicity could be responsible for the very weak unique effect of eutrophication on macrobenthic communities. These results are probably also linked to indirect effects high eutrophication levels can have on macrobenthic communities via increased water turbidity and sediment bio-geochemistry modifications (e.g. anoxic superficial sediments (Zilius et al., 2015)). Indeed, water NH_4^+ and NO_x concentrations in excess can be the sign of highly eutrophic lagoons (Souchu et al., 2010). Overall, experimental work on a few well-selected species and populations sampled in lagoons presenting different levels of natural variability would greatly improve our understanding of the effect of eutrophication on lagoon benthic invertebrates via inorganic nitrogenous compound toxicity, as previously done for freshwater and marine organisms (Alonso and Camargo, 2006; Boardman et al., 2004; Camargo et al., 2005).

Furthermore, mean [Chla] appears to have a strong negative effect on macrobenthic communities by impacting the diversity of low and intermediate abundance taxa (SR and H') and this effect is at least partly independent from the selected natural variability variables (i.e. mean temperature, mean salinity for SR and lagoon-sea connection, β_{MM} for H'). Two non-exclusive hypotheses could explain this result: small-scale habitat homogenization and hypoxic stress. Despite not being the appropriate index to investigate beta diversity, the standard deviation of SR at the intra-station scale was significantly correlated negatively to mean [Chla], which seems to point towards a homogenization of benthic communities at the decimeter scale linked to eutrophication. The loss of benthic taxa presenting restricted environmental niches and dependent upon small-scale habitat diversity for

reproduction, recruitment, refuge and/or food (Brauns et al., 2007; Harman, 1972; Stendera and Johnson, 2008) could explain this result. Secondly, low to zero dissolved oxygen (*i.e.* hypoxia and anoxia) is another well-known symptom of eutrophication in transitional waters like coastal lagoons (Chapelle et al., 2001; Cladas et al., 2016; Vignes et al., 2010). Oxygen depletion generally takes place during the summer and is maximal at the end of the night/early morning (Newton et al., 2010), often starting near the bottom because of benthic organic matter mineralization (*e.g.* sedimented phytoplankton, dead macroalgae) and low water renewal (Rigaud et al., 2021; Souchu et al., 1998). In the worst cases, these low to zero oxygen zones can spread to the entire water column and last for several days (Chapelle et al., 2001; Cladas et al., 2016), as seen during the 2018 dystrophic crisis in Thau lagoon (Derolez et al., 2020a). These crises are known to impact macrobenthic community first in terms of abundance and then in terms of composition and species richness depending on the sensitivity of each species to reduced oxygen (Díaz and Rosenberg, 1995; Riedel et al., 2012). Consequently, lagoon macrobenthic invertebrates are often reported as being less abundant and less diverse in fall than in spring because of summer hypoxic stress (Barbone et al., 2012; Basset et al., 2012; Vanda Orro and Cabana, 2021). The negative impact of eutrophication via hypoxic/anoxic stress on lagoon macrobenthic communities is suggested by the RDA results where high mean O₂ sat (*i.e.* hyper-saturation linked to strong pelagic primary production) is associated to group A stations that present significantly lower species richness than group B stations. Nonetheless, oxygen related variables were not selected in the other models, a result probably linked to when oxygen was measured (late morning) and at what depth it was measured (not always at the bottom). Indeed, these features limit our ability to detect potential short and long-term effects of hypoxic stress on macrobenthic communities. Bottom hypoxia/anoxia is also known to predominantly take place in deep lagoons like Berre and Thau (Derolez et al., 2020a; Rigaud et al., 2021; Souchu et al., 1998), where wind derived water mixing is limited by depth. Nonetheless, anoxic crises inside coastal lagoons are expected to increase in frequency and intensity with climate change (Derolez et al., 2020a; Miyamoto et al., 2019). Consequently, it appears paramount to (*i*) study the sensitivity of lagoon benthic organisms to low dissolved oxygen, not only of freshwater and marine taxa (Díaz and Rosenberg, 1995; Landman et al., 2005) and (*ii*) monitor more closely summer bottom dissolved oxygen concentrations, especially at higher frequency (O₂ being very variable) and at temporal scales relevant to these organisms (*i.e.* across several days starting when bottom hypoxia is detected (Riedel et al., 2012)).

Overall, lagoon hydro-morphology (connection to the sea, surface and depth) which affects the level of environmental variability (salinity and temperature), as well as lagoon-scale benthic habitat diversity (β_{MM}) seem to regulate the distribution of macrobenthic species (Bachelet et al., 2000), while eutrophication and associated stressors like low dissolved oxygen act upon the existing communities, mainly by reducing taxa richness and diversity (SR and H').

3. The M-AMBI and recommendations for its use as an indicator for Mediterranean coastal lagoons

With this study, we investigate for the first time the joint sensitivity of the M-AMBI index to natural and anthropogenic stressors across 29 lagoons covering most of the French Mediterranean coastline. The M-AMBI (Muxika et al., 2007) is currently used to evaluate the WFD ecological state of poly- and eu-haline lagoons based on soft sediment benthic invertebrates (Reizopolou et al., 2018). This index has previously been shown to be sensitive to pressures related to eutrophication, like concentration in chlorophyll *a* and total nitrogen (Derolez et al., 2014) but it is also known to be sensitive to natural environmental variability (e.g. water salinity) and lagoon hydro-morphology (e.g. surface and depth) (Barbone et al., 2012).

Our results show that the M-AMBI appears to be a sensitive indicator of eutrophication through the species richness and Shannon diversity components of the index and not the AMBI one. First, the strong correlation between M-AMBI and mean [Chla] was linked only to the significant correlation between SR and mean [Chla] and between H' and mean [Chla] while AMBI was not significantly linked to most eutrophication related variables (except mean [NO_x]) nor to chlorophyll *a* concentration, a common eutrophication indicator (Bec et al., 2011; Cloern, 2001). Importantly, these linear relations remained significant once the effect of identified covariables was removed. Regarding AMBI, its current application in transitional waters like coastal lagoons suffers from methodological limitations. Indeed, this index is based on macroinvertebrate sensitivity/tolerance to organic matter enrichment following Pearson and Rosenberg (1978) and was developed for coastal waters (Borja et al., 2000), not for coastal lagoons, which are known to sometimes present sediments naturally enriched in organic matter linked to the decay of meadow-forming macrophytes (Bachelet et al., 2000), watershed inputs and the overall low organic matter exportation (except during floods) (Perthuisot and Guelorget, 1983). These results highlight the limits of indirectly including AMBI in the evaluation of the ecological state of Mediterranean coastal lagoons. Nonetheless, its absence of sensitivity to natural variability and lagoon hydro-morphology suggests an index based on redefined ecological groups could be promising (Robertson et al., 2016), especially if we aim towards a more specific macrofauna-based index to evaluate eutrophication. Overall, increasing the robustness of M-AMBI would likely necessitate additional work to classify lagoon macroinvertebrates according to other eutrophication related stressors like low oxygen, nitrogenous compound toxicity and/or hydrogen sulfide toxicity.

Secondly, M-AMBI variability was two times more strongly attributed uniquely to eutrophication related variables than uniquely to natural variability ones, with nonetheless a very strong joint effect of the two types of variables. This strong joint effect is probably related, as previously discussed, to the same interconnections between lagoon-sea connection that buffers eutrophication, temperature that promotes phytoplankton blooms and

eutrophication that homogenizes benthic habitats. Several modifications could help limit the sensitivity of M-AMBI to natural variability: (i) the replacement of the currently used poly- and eu-haline vs oligo- and meso-haline categories (Provost et al., 2012; Reizopolou et al., 2018) by one based on the three lagoon-sea connection levels that strongly influence the M-AMBI or on another typology like the choked vs restricted typology (Barbone et al., 2012; Basset et al., 2013), with the definition of new reference lagoons; (ii) the replacement of a sampling done with an Ekman-Birge grab by a diver-operated sampling in order to verify that only unvegetated sediments are being collected and to note the presence and type of macrophyte near the sampling site (e.g. 10 meter radius). This last modification would likely help reduce the effect of benthic habitat heterogeneity on H' and M-AMBI (de Paz et al., 2008).

Finally, several studies have underlined the limits of using the M-AMBI based on abundance to evaluate the ecological state of transitional ecosystems like coastal lagoons, as opportunistic and tolerant species are generally numerically dominant in these systems (Mistri et al., 2018; Pitacco et al., 2019; Puente and Diaz, 2008). Other indicators based on the size spectra and biomass of benthic macroinvertebrates like the biomass based M-AMBI (M-bAMBI (Mistri et al., 2018)) and the index of size distribution (ISD (Reizopoulou and Nicolaidou, 2007)) have showed promising results and applying these indices to French coastal lagoons would represent an additional trial in the context of historically highly eutrophic lagoons currently undergoing a re-oligotrophication trajectory (Derolez et al., 2020a, 2020b; Le Fur et al., 2019; Leruste et al., 2016). Another interesting avenue would be to investigate more closely the spatial scales at which changes in macroinvertebrate abundance and diversity can be detected and link these spatial changes to localized anthropogenic disturbances like heavy metals (Magalhães et al., 2019) while also considering small-scale biotic interactions such as competition, predation and facilitation. Indeed, sediment contaminants like biotic interactions are likely to affect benthic macrofauna at fine spatial scales (ca. 1 km) that are more relevant to low mobility macroinvertebrates (Berthelsen et al., 2018; Brauko et al., 2020, 2015; Carvalho et al., 2006).

In a nutshell, to improve the robustness of M-AMBI, we call for a revision of the ecological groups at the base of the AMBI index and of the sampling protocol (e.g. using divers) along with a re-evaluation of the lagoon typology. More generally, it appears key to increase our understanding of the effects of other disturbances like hypoxia and heavy metals on lagoon invertebrates and to reevaluate the small-scale distribution of benthic organisms in French coastal lagoons, more than 30 years after the studies by Amanieu et al. (1977), Guelorget et al. (1994) and Guelorget and Michel (1979).

4. Overcoming taxonomic limitations

A large part of the identified macroinvertebrates had a very restricted geographical range, preventing us from building a general taxonomy-based

framework linking eutrophication and macrobenthic communities. Indeed, we found a very high level of lagoon-specificity for benthic macroinvertebrates across French Mediterranean coastal lagoons with no taxon present across all 41 stations, 40 % of the 227 taxa identified in only one station and only 1.3 % recorded in over half of the stations. This result is probably explained by environmental filtering resulting from very contrasted conditions across the different sampled systems, passive larval diffusion (Basset et al., 2007) and the randomness of the colonization process by species of marine origin (Pérez-Ruzafa et al., 2011b), a phenomenon previously observed for benthic macroinvertebrates in Italian coastal lagoons (Basset et al., 2007), fish in Atlantic and Mediterranean coastal lagoons (Pérez-Ruzafa et al., 2007b) and macrophytes in estuaries and lagoons (Pérez-Ruzafa et al., 2011c). Consequently, unique assemblages of benthic macroinvertebrates are present in each lagoon and even at smaller spatial scales (*i.e.* stations inside a lagoon), likely the reason why we were able to explain only 22 % of the macrobenthic community variability. This high level of lagoon-specificity present across multiple biological compartments in coastal lagoons warrants the need to go beyond a taxonomy-based approach and towards a trait-based approach, as previously outlined using macrofauna size (Basset et al., 2008; Brauko et al., 2020; Sigala et al., 2012). Such an approach could build upon the saprobity concept (Tagliapietra et al., 2012) to select relevant biological traits and ultimately help us build a more general framework around macrobenthic community assembly rules in the line of what Pérez-Ruzafa et al. (2013) did for fish by revisiting the *r* and *K*-strategies. Nonetheless, for such an approach to be relevant, we also need to increase our knowledge of the life-cycle of lagoon benthic invertebrates (Brauko et al., 2020) and to create a harmonized Mediterranean wide trait database for these organisms.

Another interesting avenue to pursue could be to investigate intra-specific biological trait and/or physiological response variability (*i.e.* oxydative stress) of species like the polychaete *Hediste diversicolor* along eutrophication gradients. Indeed, this species is known to display a great diversity of life history characteristics along with morphological, biochemical and physiological differences according to local environmental conditions (Scaps, 2002). For example, the feeding behavior and diet of this species has been shown to vary according to sewage pollution levels across English estuaries (Aberson et al., 2016). Another study has related oxydative stress of the polychaete *Nephtys cirrosa* to seasonal variations of abiotic parameters like temperature and salinity in the Ria de Aveiro (Magalhães et al., 2019). Furthermore, *H. diversicolor*, a species we found to be associated to eutrophic lagoons, is reported to present a great diversity of feeding modalities (*i.e.* predator, grazer, suspension-feeder and deposit-feeder (Faulwetter et al., 2014)), whereas the species associated to oligotrophic lagoons, like *Loripes orbiculatus*, present less diverse feeding modes (*i.e.* mainly based on sulfo-oxydizing bacteria (Roques et al., 2020)). This flexibility could allow organisms to better tolerate the fluctuating abiotic conditions that characterize small eutrophic lagoons, stressing that environmental stability is probably a strong driver of macrobenthic communities in coastal lagoons, as

previously shown for macrophytes (Pérez-Ruzafa et al., 2011c). Overall, the plasticity several species display in environmentally constraining conditions stresses the difficulty to implement trait-based approaches in ultra-variable environmental systems like coastal lagoons, where realized modalities may differ significantly from the ones available in the literature, commonly acquired from “classical” coastal ecosystems (Martini et al., 2021). Finally, a functional approach based on well-informed biological traits and biomass data could help overcome the identified taxonomic limitations and build a more holistic framework linking natural variability and eutrophication of coastal lagoons to macrobenthic communities.

CONCLUSION

Coastal lagoons are transitional ecosystems naturally characterized by a strong variability in abiotic parameters like salinity and temperature. Superimposed onto this natural environmental variability are numerous anthropogenic disturbances, eutrophication being a historical one targeted by the European Water Framework Directive. By jointly analyzing water column, sediment and macrophyte parameters, our study shows that macrobenthic communities across 29 French Mediterranean coastal lagoons are primarily determined by (i) lagoon hydro-morphology (connection level with the sea, surface and depth) which further affects natural environmental variability in terms of salinity and temperature, and (ii) lagoon-scale benthic habitat diversity, as estimated through macrophyte morphotypes. Eutrophication and associated stressors like low dissolved oxygen act upon the existing communities by reducing taxonomic richness and diversity. Eutrophication appeared to act on lagoon macrobenthos through relatively direct mechanisms like toxicity of inorganic nitrogenous compounds, as well as indirectly via for example, the simplification of benthic habitats and sediment bio-geochemistry modifications. Furthermore, our study highlights the complex interconnections between lagoon hydro-morphology, natural environmental variability and eutrophication and their joint effect on benthic communities. Indeed, lagoon-sea connection modulates the susceptibility of each lagoon to eutrophication, high water temperatures promote eutrophication related phytoplankton blooms while eutrophication reduces benthic habitat heterogeneity, all of which affect benthic communities. Finally, benthic taxa richness and diversity also proved to be indicators sensitive to eutrophication in coastal lagoons while an AMBI like index based on redefined ecological groups for coastal lagoons, which can be naturally enriched in organic matter, has the potential of being a specific eutrophication indicator.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank all the members of the LERLR and LERPAC Ifremer labs as well as all the managers of the different French Mediterranean lagoons for sampling and analyzing the water column parameters, the sediment parameters and the macrofauna. A special thank to Corinne Pélaprat (STARESO), Sébastien Thorin (CREOCEAN), Thibault Schwartz (CREOCEAN) and Daniel Martin (Centre d'Estudis Avançats de Blanes - CEAB) for sampling, identifying and analyzing the macrofauna. The authors are also extremely grateful to Aurélie Fauveau (Ifremer, LERBN) for extracting the ecological group values, Olivier Boutron (Tour du Valat) for the information on the Vaccarès lagoon system and Marion Richard (Ifremer, LERLR) for the fruitful discussions. Finally, we would like to thank all our close colleagues from the LERLR (Elise Bellamy, Aurélien Bouquet, Elise Caillard, Nicolas Cimiterra, Christine Felix, Elodie Foucault, Camille Gianaroli, Yannick Gueguen, Elise Lacoste, Franck Lagarde, Julie Le Ray, Danièle Martin, Grégory Messian, Dominique Munaron, Ophélie Serais and Hervé Violette) for creating such a cheerful, dynamic and enthusiastic work environment, despite all the COVID-19 ups and downs.

FUNDING

This work is part of the MALAG project (Effect of eutrophication on the biodiversity of Mediterranean coastal lagoon benthic macrofauna) funded by “Office Français de la Biodiversité” and Ifremer. A. G. J., M. C. and T. L. M. received funding through the MALAG project. All the data presented in this study was collected during the projects “Réseau de Suivi Lagunaire” and Water Framework Directive, which received financial support from Ifremer, “Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse”, “Région Languedoc-Roussillon/ Occitanie” et “Cépralmar”.

REFERENCES

- Aberson, M.J.R., Bolam, S.G., Hughes, R.G., 2016. The effect of sewage pollution on the feeding behaviour and diet of *Hediste* (*Nereis diversicolor* (O.F. Müller, 1776)) in three estuaries in south-east England, with implications for saltmarsh erosion. *Mar Pollut Bull* 105, 150-160. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.02.033>
- Alonso, A., Camargo, J.A., 2006. Toxicity of nitrite to three species of freshwater invertebrates. *Environmental Toxicology* 21, 90-94. <https://doi.org/10.1002/tox.20155>
- Amanieu, M., Guelorget, O., Michel, P., 1977. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie et Milieu* XXVII, 85-109.
- Andral, B., Sargian, P., 2010a. Directive Cadre Eau. District Rhône et Côtiers méditerranéens. Contrôle de surveillance/opérationnel. Campagne DCE 2009. RST.DOP/LER-PAC/10-19. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00038/14923/>

- Andral, B., Sargian, P., 2010b. Directive Cadre Eau. District Corse. Contrôle de surveillance/opérationnel. Campagne DCE 2009. RST.DOPLER/PAC/10-20. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00028/13918/>
- Anonymous, 1959. Symposium on the classification of brackish waters. Presented at the Archivio di Oceanografia e Limnologia, Venice, 8-14 April 1958.
- Arocena, R., 2007. Effects of submerged aquatic vegetation on macrozoobenthos in a coastal lagoon of the southwestern atlantic. *International Review of Hydrobiology* 92, 33-47. <https://doi.org/10.1002/iroh.200610881>
- Bachelet, G., de Montaudouin, X., Auby, I., Labourg, P.-J., 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1495-1506. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0902>
- Barbone, E., Basset, A., 2010. Hydrological constraints to macrobenthic fauna biodiversity in transitional waters ecosystems. *Rend. Fis. Acc. Lincei* 21, 301-314. <https://doi.org/10.1007/s12210-010-0090-4>
- Barbone, E., Rosati, I., Reizopoulou, S., Basset, A., 2012. Linking classification boundaries to sources of natural variability in transitional waters: A case study of benthic macroinvertebrates. *Ecological Indicators, Marine Benthic Indicators* 12, 105-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.014>
- Barnes, R.S.K., 1980. Coastal lagoons: the natural history of a neglected habitat, Cambridge University Press. ed. Cambridge.
- Basset, A., Barbone, E., Borja, Á., Elliott, M., Jona-Lasinio, G., Marques, J., Mazik, K., Muxika, I., Neto, J., Reizopoulou, S., Rosati, I., Teixeira, H., 2012. Natural variability and reference conditions: setting type-specific classification boundaries for lagoon macroinvertebrates in the Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1273-z>
- Basset, A., Barbone, E., Elliott, M., Li, B.-L., Jorgensen, S.E., Lucena-Moya, P., Pardo, I., Mouillot, D., 2013. A unifying approach to understanding transitional waters: Fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services* 132, 5-16. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.012>
- Basset, A., Galuppo, N., Sabetta, L., 2007. Environmental heterogeneity and benthic macroinvertebrate guilds in italian lagoons. *Transitional Waters Bulletin* 1, 48-63. <https://doi.org/10.1285/i1825226Xv1n1p48>
- Basset, A., Sabetta, L., Fonnesu, A., Mouillot, D., Do Chi, T., Viaroli, P., Giordani, G., Reizopoulou, S., Abbiati, M., Carrada, G.C., 2006. Typology in Mediterranean transitional waters: new challenges and perspectives. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 441-455. <https://doi.org/10.1002/aqc.767>
- Basset, A., Sabetta, L., Sangiorgio, F., Pinna, M., Migoni, D., Fanizzi, F., Barbone, E., Galuppo, N., Fonda Umani, S., Reizopoulou, S., Nicolaidou, A., Arvanitidis, C., Moncheva, S., Trajanova, A., Georgescu, L., Beqiraj, S., 2008. Biodiversity conservation in Mediterranean and Black Sea lagoons: a trait-oriented approach to benthic invertebrate guilds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18, S4-S15. <https://doi.org/10.1002/aqc.979>
- Bec, B., Collos, Y., Souchu, P., Vaquer, A., Lautier, J., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Laugier, T., 2011. Distribution of picophytoplankton and

- nanophytoplankton along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Aquatic Microbial Ecology* 63, 29-45. <https://doi.org/10.3354/ame01480>
- Bendoricchio, G., Di Luzio, M., Baschieri, P., Capodaglio, A.G., 1993. Diffuse pollution in the lagoon of Venice. *Water Science and Technology* 28, 69-78. <https://doi.org/10.2166/wst.1993.0405>
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 57, 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Berthelsen, A., Atalah, J., Clark, D., Goodwin, E., Patterson, M., Sinner, J., 2018. Relationships between biotic indices, multiple stressors and natural variability in New Zealand estuaries. *Ecological Indicators* 85, 634-643. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.060>
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623-2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Boardman, G.D., Starbuck, S.M., Hudgins, D.B., Li, X., Kuhn, D.D., 2004. Toxicity of ammonia to three marine fish and three marine invertebrates. *Environmental Toxicology* 19, 134-142. <https://doi.org/10.1002/tox.20006>
- Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40, 1100-1114. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00061-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00061-8)
- Borja, A., Muxika, I., 2005. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Mar Pollut Bull* 50, 787-789. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.04.040>
- Boström, C., Jackson, E.L., Simenstad, C.A., 2006. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Ecological and Management Implications on Seagrass Landscapes* 68, 383-403. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.026>
- Brauко, K.M., Cerveira, A.F., Freitas, R.F., Hadlich, H.L., Beras, T., Fonseca, A.L., Pagliosa, P.R., 2020. Comparing structural and functional approaches to distinguish benthic communities from eutrophic and non-eutrophic estuaries. *Mar Pollut Bull* 157, 111290. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111290>
- Brauко, M.K., de Souza, F.M., Muniz, P., de Camargo, M.G., Lana, P. da C., 2015. Spatial variability of three benthic indices for marine quality assessment in a subtropical estuary of Southern Brazil. *Mar Pollut Bull* 91, 454-460. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.10.025>
- Brauns, M., Garcia, X.-F., Walz, N., Pusch, M.T., 2007. Effects of human shoreline development on littoral macroinvertebrates in lowland lakes. *Journal of Applied Ecology* 44, 1138-1144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01376.x>
- Breslow, N., 1970. A generalized Kruskal-Wallis test for comparing k samples subject to unequal patterns of censorship. *Biometrika* 57, 579-594. <https://doi.org/10.2307/2334776>

- Caliceti, M., Argese, E., Sfriso, A., Pavoni, B., 2002. Heavy metal contamination in the seaweeds of the Venice lagoon. *Chemosphere* 47, 443-454. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(01\)00292-2](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(01)00292-2)
- Camargo, J.A., Alonso, A., Salamanca, A., 2005. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere* 58, 1255-1267. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2004.10.044>
- Cardoso, P.G., Pardal, M.A., Raffaelli, D., Baeta, A., Marques, J.C., 2004. Macroinvertebrate response to different species of macroalgal mats and the role of disturbance history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308, 207-220. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.02.018>
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., Caparros, J., Grémare, A., 2007. A seasonal survey of the food web in the La Palme lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 299-315. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.012>
- Carvalho, S., Gaspar, M.B., Moura, A., Vale, C., Antunes, P., Gil, O., da Fonseca, L.C., Falcão, M., 2006. The use of the marine biotic index AMBI in the assessment of the ecological status of the Obidos lagoon (Portugal). *Mar Pollut Bull* 52, 1414-1424. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.04.004>
- Chapelle, A., Lazure, P., Souchu, P., 2001. Modélisation numérique des crises anoxiques (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). *Oceanologica Acta Supplement* 1, 87-97. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)01109-9](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(00)01109-9)
- Cladas, Y., Papantoniou, G., Bekiari, V., Fragkopoulou, N., 2016. Dystrophic crisis event in Papas Lagoon, Araxos Cape, Western Greece in the summer 2012. *Mediterranean Marine Science* 17, 32-38. <https://doi.org/10.12681/mms.1409>
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210, 223-253. <https://doi.org/10.3354/meps210223>
- Cognetti, G., Maltagliati, F., 2000. Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Marine Pollution Bulletin* 40, 7-14. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00173-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00173-3)
- Colden, A.M., Fall, K.A., Cartwright, G.M., Friedrichs, C.T., 2016. Sediment suspension and deposition across restored oyster reefs of varying orientation to flow: implications for restoration. *Estuaries and Coasts* 39, 1435-1448. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0096-y>
- CORINE Land Cover [WWW Document], 2018. URL <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover> (accessed 12.14.21).
- De Casabianca, M.-L., 1996. France — The Mediterranean lagoons, in: Schramm, W., Nienhuis, P.H. (Eds.), *Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication*, Ecological Studies. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 307-329. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61398-2_14
- de Paz, L., Patrício, J., Marques, J.C., Borja, A., Laborda, A.J., 2008. Ecological status assessment in the lower Eo estuary (Spain). The challenge of habitat heterogeneity integration: a benthic perspective. *Mar Pollut Bull* 56, 1275-1283. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.04.027>

- Derolez, V., Bec, B., Munaron, D., Fiandrino, A., Pete, R., Simier, M., Souchu, P., Laugier, T., Aliaume, C., Malet, N., 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean & Coastal Management* 171, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012>
- Derolez, V., Fiandrino, A., Munaron, D., Cadoret, M., 2014. Bilan sur les principales pressions pesant sur les lagunes méditerranéennes et leurs liens avec l'état DCE. RST-LER/LR 14-20. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00254/36574/>
- Derolez, V., Leurion, A., Fiandrino, A., 2012. Directive Cadre Eau. Estimation du degré d'échange avec la mer pour les lagunes du bassin Rhône Méditerranée & Corse. Agence de l'eau, Ref. RST. DOP/LER-LR/12-10, 36p. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00094/20558/>
- Derolez, V., Malet, N., Fiandrino, A., Lagarde, F., Richard, M., Ouisse, V., Bec, B., Aliaume, C., 2020a. Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. *Science of The Total Environment* 732, 139292. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139292>
- Derolez, V., Soudant, D., Malet, N., Chiantella, C., Richard, M., Abadie, E., Aliaume, C., Bec, B., 2020b. Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 241, 106810. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106810>
- Díaz, R., Rosenberg, R., 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna, in: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. University College London Press, London, UK, pp. 245-303.
- Donadi, S., van der Zee, E.M., van der Heide, T., Weerman, E.J., Piersma, T., van de Koppel, J., Olf, H., Bartelds, M., van Gerwen, I., Eriksson, B.K., 2014. The bivalve loop: Intra-specific facilitation in burrowing cockles through habitat modification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 461, 44-52. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.019>
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAaIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAaIST]2.0.CO;2)
- Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54, 640-645. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.02.003>
- Faulwetter, S., Markantonatou, V., Pavludi, C., Papageorgiou, N., Keklikoglou, K., Chatzinikolaou, E., Pafilis, E., Chatzigeorgiou, G., Vasileiadou, K., Dailianis, T., Fanini, L., Koulouri, P., Arvanitidis, C., 2014. Polytraits: A database on biological traits of marine polychaetes. *Biodiversity Data Journal* 2, e1024. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e1024>
- Fiandrino, A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S., de Wit, R., 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119, 132-144. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006>

- Gamito, S., Gilabert, J., Marcos Diego, C., Pérez-Ruzafa, A., 2005. Effects of changing environmental conditions on lagoon ecology, in: Gonenc, I., Wolfin, J. (Eds.), Coastal Lagoons – Ecosystem Processes and Modeling for Sustainable Use and Development. CRC Press, pp. 193–229.
- González-Ortiz, V., Egea, L.G., Jiménez-Ramos, R., Moreno-Marín, F., Pérez-Lloréns, J.L., Bouma, T.J., Brun, F.G., 2014. Interactions between seagrass complexity, hydrodynamic flow and biomixing alter food availability for associated filter-feeding organisms. *PLOS ONE* 9, e104949. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104949>
- Guelorget, O., Michel, P., 1979. Les peuplements benthiques d'un étang littoral Languedocien, l'étang du Prévost (Hérault): 2. Étude quantitative de la macrofaune des sables. *Téthys*.
- Guelorget, O., Perthuisot, J., Lamy, N., Lefebvre, A., 1994. Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relations avec le confinement. *Oceanologica Acta* 17, 105–114.
- Guelorget, O., Perthuisot, J.P., 1983. Le domaine paralique : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement, Travaux du laboratoire de géologie, n°16. Presses de l'école normale supérieure, Paris.
- Harman, W.N., 1972. Benthic substrates: their effect on fresh-water mollusca. *Ecology* 53, 271–277. <https://doi.org/10.2307/1934081>
- Hebbali, A., 2020. *olsrr: tools for building ols regression models*.
- Jessen, C., Bednarz, V., Rix, L., Teichberg, M., Wild, C., 2015. Marine Eutrophication, in: *Environmental Indicators*. p. 27. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9499-2_11
- Jones, A.G., Dubois, S.F., Desroy, N., Fournier, J., 2021. Intertidal ecosystem engineer species promote benthic-pelagic coupling and diversify trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 660, 119–139. <https://doi.org/10.3354/meps13600>
- Josse, J., Husson, F., 2016. *missMDA: a package for handling missing values in multivariate data analysis*. *Journal of Statistical Software* 70, 1–31. <https://doi.org/10.18637/jss.v070.i01>
- Josse, J., Husson, F., 2012. Handling missing values in exploratory multivariate data analysis methods. *Journal de la Société Française de Statistique* 153, 79–99.
- Kassambara, A., 2020. *rstatix: pipe-friendly framework for basic statistical tests*.
- Kermagoret, C., Claudet, J., Derolez, V., Nugues, M.M., Ouisse, V., Quillien, N., Baulaz, Y., Le Mao, P., Scemama, P., Vaschalde, D., Bailly, D., Mongruel, R., 2019. How does eutrophication impact bundles of ecosystem services in multiple coastal habitats using state-and-transition models. *Ocean & Coastal Management* 174, 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.028>
- Kjerfve, B., 1994. Chapter 1 Coastal Lagoons, in: Kjerfve, B. (Ed.), *Elsevier Oceanography Series, Coastal Lagoon Processes*. Elsevier, pp. 1–8. [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70006-0](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70006-0)
- Landman, M.J., Van Den Heuvel, M.R., Ling, N., 2005. Relative sensitivities of common freshwater fish and invertebrates to acute hypoxia. *New Zealand Journal of*

Marine and Freshwater Research 39, 1061-1067.
<https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517375>

Lasserre, P., 1979. Coastal lagoons: sanctuary ecosystems, cradles of culture, targets for economic growth. *Nature and Resources*.

Le Fur, I., De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Simier, M., Ouisse, V., 2018. Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth. *Hydrobiologia* 808, 175-200.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3421-y>

Le Fur, I., Wit, R.D., Plus, M., Oheix, J., Derolez, V., Simier, M., Malet, N., Ouisse, V., 2019. Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. *Marine Ecology Progress Series* 608, 13-32. <https://doi.org/10.3354/meps12814>

Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical ecology*, 3rd ed. Elsevier.

Lepoint, G., Nyssen, F., Gobert, S., Dauby, P., Bouquegneau, J.-M., 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Marine Biology* 136, 513-518.
<https://doi.org/10.1007/s002270050711>

Leruste, A., Malet, N., Munaron, D., Derolez, V., Hatey, E., Collos, Y., De Wit, R., Bec, B., 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 180, 190-203. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.029>

Levin, L.A., Boesch, D.F., Covich, A., Dahm, C., Erséus, C., Ewel, K.C., Kneib, R.T., Moldenke, A., Palmer, M.A., Snelgrove, P., Strayer, D., Weslawski, J.M., 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems* 4, 430-451.
<https://doi.org/10.1007/s10021-001-0021-4>

Magalhães, L., Pires, A., Velez, C., Martins, R., Figueira, E., Soares, A.M.V.M., Freitas, R., 2019. Seasonal and spatial alterations in macrofaunal communities and in *Nephtys cirrosa* (Polychaeta) oxidative stress under a salinity gradient: A comparative field monitoring approach. *Ecological Indicators* 96, 192-201.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.045>

Magni, P., Como, S., Kamijo, A., Montani, S., 2017. Effects of *Zostera marina* on the patterns of spatial distribution of sediments and macrozoobenthos in the boreal lagoon of Furen (Hokkaido, Japan). *Marine Environmental Research* 131, 90-102. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.013>

Magni, P., Semprucci, F., Gravina, M.F., 2022. Joint analysis of macrofaunal and meiofaunal assemblages improves the assessment of lagoonal environmental heterogeneity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 266, 107740.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107740>

Mancinelli, G., Rossi, L., 2001. Indirect, size-dependent effects of crustacean mesograzers on the Rhodophyta *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss: evidence from a short-term study in the Lesina Lagoon (Italy). *Marine Biology* 138, 1163-1173. <https://doi.org/10.1007/s002270100545>

Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B.E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., Laviale, M., Ayata, S.-D., 2021. Functional trait-based approaches as a

- common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography* 66, 965–994. <https://doi.org/10.1002/lno.11655>
- Menu, M., Sandrine, V., Bajjouk, T., Derolez, V., Fiandrino, A., Giraud, A., Grillas, P., Ouisse, V., 2019. Rapport final du projet CHAMILA (Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen) R.ODE/UL/LER/LR/19.34. <https://doi.org/10.13155/70545>
- Mistri, M., Borja, A., Aleffi, I.F., Lardicci, C., Tagliapietra, D., Munari, C., 2018. Assessing the ecological status of Italian lagoons using a biomass-based index. *Marine Pollution Bulletin* 126, 600–605. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.048>
- Miyamoto, Y., Nakano, T., Yamada, K., Hatakeyama, K., Hamaguchi, M., 2019. Combined effects of drift macroalgal bloom and warming on occurrence and intensity of diel-cycling hypoxia in a eutrophic coastal lagoon. *Estuaries and Coasts* 42, 494–503. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0484-6>
- Morris, E.K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T.S., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati, D., Socher, S.A., Sonnemann, I., Wäschke, N., Wubet, T., Wurst, S., Rillig, M.C., 2014. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecol Evol* 4, 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Muxika, I., Borja, Á., Bald, J., 2007. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin, Implementation of the Water Framework Directive in European marine waters* 55, 16–29. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.05.025>
- Neveux, J., Lantoiné, F., 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40, 1747–1765. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90030-7](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90030-7)
- Newton, A., Oliveira, P.S., Icely, J.D., Foster, P.A., 2010. Monitoring of oxygen condition in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal. *J Environ Monit* 12, 355–360. <https://doi.org/10.1039/b914015h>
- Nordström, M., Booth, D.M., 2007. Drift algae reduce foraging efficiency of juvenile flatfish. *Journal of Sea Research* 58, 335–341. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.08.001>
- Norkko, J., Bonsdorff, E., Norkko, A., 2000. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: Species specific responses to a transient resource. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 248, 79–104. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00155-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00155-6)
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. *vegan: Community Ecology Package*.
- Ouisse, V., Riera, P., Migné, A., Leroux, C., Davoult, D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91, 272–281. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.10.034>

- Pasqualini, V., Derolez, V., Garrido, M., Orsoni, V., Baldi, Y., Etourneau, S., Leoni, V., Rébillout, P., Laugier, T., Souchu, P., Malet, N., 2017. Spatiotemporal dynamics of submerged macrophyte status and watershed exploitation in a Mediterranean coastal lagoon: Understanding critical factors in ecosystem degradation and restoration. *Ecological Engineering* 102, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.01.027>
- Pearson, T.H., Rosenberg, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 16, 229-311. <https://doi.org/10.2983/035.034.0121u1.10>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., 2011b. Recent advances in coastal lagoons ecology: evolving old ideas and assumptions. *Transitional Waters Bulletin* 5, 50-74. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv5n1p50>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., 2011a. Mediterranean coastal lagoons in an ecosystem and aquatic resources management context. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C, Water in the Mediterranean Basin* 36, 160-166. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2010.04.013>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Barcala, E., Hegazi, M.I., Quispe, J., 2007a. Detecting changes resulting from human pressure in a naturally quick-changing and heterogeneous environment: Spatial and temporal scales of variability in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Biodiversity and Ecosystem Functioning in Coastal and Transitional Waters* 75, 175-188. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.030>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2013. Are coastal lagoons physically or biologically controlled ecosystems? Revisiting r vs. K strategies in coastal lagoons and estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services* 132, 17-33. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.011>
- Pérez-Ruzafa, Angel, Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2011c. Coastal lagoons: "transitional ecosystems" between transitional and coastal waters. *J Coast Conserv* 15, 369-392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos-Diego, C., 1992. Colonization rates and dispersal as essential parameters in the confinement theory to explain the structure and horizontal zonation of lagoon benthic assemblages. *Technical Report Rapport Commission International Mer Medit* 33.
- Pérez-Ruzafa, Angel, Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007b. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 107-125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Perthuisot, J.-P., Guelorget, O., 1983. Le confinement, paramètre essentiel de la dynamique biologique du domaine paralique. *Sciences Géologiques, bulletins et mémoires* 36, 239-248. <https://doi.org/10.3406/sgeol.1983.1642>
- Pitacco, V., Reizopoulou, S., Sfriso, Adriano, Sfriso, Andrea, Mistri, M., Munari, C., 2019. The difficulty of disentangling natural from anthropogenic forcing factors makes the evaluation of ecological quality problematic: A case study from Adriatic lagoons. *Marine Environmental Research* 150, 104756. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104756>
- Provost, C., Gevrey, M., Argillier, C., 2012. La macrofaune benthique indicatrice de l'état des

- lagunes oligohalines méditerranéennes ?. [Rapport de recherche] irstea. 2012, pp.37. hal-02597249
- Puente, A., Diaz, R.J., 2008. Is it possible to assess the ecological status of highly stressed natural estuarine environments using macroinvertebrates indices? *Mar Pollut Bull* 56, 1880-1889. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.07.016>
- Quillien, N., Nordström, M.C., Gauthier, O., Bonsdorff, E., Paulet, Y.-M., Grall, J., 2015. Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of high-energy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 522, 97-114. <https://doi.org/10.3354/meps11151>
- Quillien, N., Nordström, M.C., Schaal, G., Bonsdorff, E., Grall, J., 2016. Opportunistic basal resource simplifies food web structure and functioning of a highly dynamic marine environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.01.010>
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reizopolou, S., Penna, M., Boix, D., Buchet, R., Costas, N., Derolez, V., Gascon, S., Gifre, J., Martinoy, M., Pardo, I., Quintana, X., Trabucco, B., Sala, J., Salas Herrero, F., 2018. Transitional waters Mediterranean Geographic Intercalibration Group: Benthic invertebrates fauna ecological assessment methods, EUR 29561 EN, Publications Office of the European Union, Luxembourg, 2018, ISBN 978-92-79-98373-3, JRC114720. <https://doi.org/10.2760/625400>
- Reizopoulou, S., Nicolaidou, A., 2007. Index of size distribution (ISD): a method of quality assessment for coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 141-149. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0423-6>
- Reizopoulou, S., Simboura, N., Sigala, K., Barbone, E., Aleffi, F., Kaisakis, G., Rosati, I., Basset, A., Nicolaidou, A., 2014. Assessing the ecological status of Mediterranean coastal lagoons using macroinvertebrates. Comparison of the most commonly used methods. *Mediterranean Marine Science* 15, 602-612. <https://doi.org/10.12681/mms.606>
- Riedel, B., Zuschin, M., Stachowitsch, M., 2012. Tolerance of benthic macrofauna to hypoxia and anoxia in shallow coastal seas: a realistic scenario. *Marine Ecology Progress Series* 458, 39-52. <https://doi.org/10.3354/meps09724>
- Rigaud, S., Deflandre, B., Grenz, C., Cesbron, F., Pozzato, L., Voltz, B., Grémare, A., Romero-Ramirez, A., Mirleau, P., Meulé, S., Faure, V., Mayot, N., Michotey, V., Bonin, P., Pascal, L., Cordier, M.-A., Lamarque, B., Tenório, M., Radakovitch, O., 2021. Benthic oxygen dynamics and implication for the maintenance of chronic hypoxia and ecosystem degradation in the Berre lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 258, 107437. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107437>
- Roberts, D.W., 2019. labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology.
- Robertson, B.P., Savage, C., Gardner, J.P.A., Robertson, B.M., Stevens, L.M., 2016. Optimising a widely-used coastal health index through quantitative ecological group classifications and associated thresholds. *Ecological Indicators* 69, 595-605. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.04.003>

- Roques, C., Grousset, E., Troussellier, M., Hermet, S., Le Carrer, J., Sar, C., Caro, A., 2020. A trade-off between mucocytes and bacteriocytes in *Loripes orbiculatus* gills (Bivalvia, Lucinidae): a mixotrophic adaptation to seasonality and reproductive status in a symbiotic species? *Marine Biology* 167. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03768-w>
- Rose, J.M., Caron, D.A., 2007. Does low temperature constrain the growth rates of heterotrophic protists? Evidence and implications for algal blooms in cold waters. *Limnology and Oceanography* 52, 886-895. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0886>
- Rosenberg, R., Loo, L.-O., Möller, P., 1992. Hypoxia, salinity and temperature as structuring factors for marine benthic communities in a eutrophic area. *Netherlands Journal of Sea Research* 30, 121-129. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90051-F](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90051-F)
- Rossi, F., Castelli, A., Lardicci, C., 2006. Distribution of macrobenthic assemblages along a marine gradient in Mediterranean eutrophic coastal lagoons. *Marine ecology* 27, 66-75. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00078.x>
- Sabetta, L., Barbone, E., Giardino, A., Galuppo, N., Basset, A., 2007. Species-area patterns of benthic macro-invertebrates in Italian lagoons. *Hydrobiologia* 577, 127-139. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0422-7>
- Scaps, P., 2002. A review of the biology, ecology and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 470, 203-218. <https://doi.org/10.1023/A:1015681605656>
- Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 103-113. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Sigala, K., Reizopoulou, S., Basset, A., Nicolaidou, A., 2012. Functional diversity in three Mediterranean transitional water ecosystems. <https://doi.org/10.1016/J.ECSS.2012.06.002>
- Sigovini, M., Keppel, E., Tagliapietra, D., 2013. M-AMBI revisited: looking inside a widely-used benthic index. *Hydrobiologia* 717, 41-50. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1565-y>
- Souchu, P., Bec, B., Smith, V.H., Laugier, T., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Collos, Y., Vaquer, A., 2010. Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67, 743-753. <https://doi.org/10.1139/F10-018>
- Souchu, P., Gasc, A., Collos, Y., Vaquer, A., Tournier, H., Bibent, B., Deslous-Paoli, J.-M., 1998. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). *Marine Ecology-progress Series* 164, 135-146. <https://doi.org/10.3354/meps164135>
- Stendera, S., Johnson, R.K., 2008. Habitat-specific stability and persistence of benthic invertebrate communities in boreal lakes. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0171-0311>
- Tagliapietra, D., Sigovini, M., Ghirardini, A., 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. <https://doi.org/10.1071/MF08088>

- Tagliapietra, D., Sigovini, M., Magni, P., 2012. Saprobity: a unified view of benthic succession models for coastal lagoons. *Hydrobiologia* 686, 15–28. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1001-8>
- Tournoud, M.-G., Payraudeau, S., Cernesson, F., Salles, C., 2006. Origins and quantification of nitrogen inputs into a coastal lagoon: Application to the Thau lagoon (France). *Ecological Modelling, Special Issue on Southern European Coastal Lagoons* 193, 19–33. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.07.038>
- Trombetta, T., Vidussi, F., Mas, S., Parin, D., Simier, M., Mostajir, B., 2019. Water temperature drives phytoplankton blooms in coastal waters. *PLOS ONE* 14, e0214933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214933>
- Vanda Orro, C., Cabana, D., 2021. Seasonal implications of the benthic ecological status assessment in a protected Mediterranean coastal lagoon: Stagno Longu of Posada (Sardinia, Italy). <https://doi.org/10.1016/j.RSMA.2021.101759>
- Vaquer-Sunyer, R., Duarte, C.M., 2011. Temperature effects on oxygen thresholds for hypoxia in marine benthic organisms. *Global Change Biology* 17, 1788–1797. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02343.x>
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*, Fourth. ed. Springer, New York.
- Vergara-Chen, C., González-Wangüemert, M., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, Á., 2013. Small-scale genetic structure of *Cerastoderma glaucum* in a lagoonal environment: potential significance of habitat discontinuity and unstable population dynamics. *Journal of Molluscan Studies* 79, 230–240. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyt015>
- Vernberg, F.J., 1982. Environmental adaptation to lagoon systems. *Oceanologica Acta*, Special issue.
- Vignes, F., Barbone, E., Breber, P., D’Adamo, R., Leonilde, R., Ungaro, N., Focardi, S., Renzi, M., Basset, A., 2010. Spatial and temporal description of the dystrophic crisis in Lesina lagoon during summer 2008. *Transitional Waters Bulletin* 3, 47–62. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv3n2p47>
- Vizzini, S., Mazzola, A., 2006. Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 459–467. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.10.004>
- Ware, C., Dijkstra, J.A., Mello, K., Stevens, A., O’Brien, B., Ikedo, W., 2019. A novel three-dimensional analysis of functional architecture that describes the properties of macroalgae as a refuge. *Marine Ecology Progress Series* 608, 93–103. <https://doi.org/10.3354/meps12800>
- Wei, T., Simko, V., 2017. corrplot: visualization of a correlation matrix.
- Weissberger, E.J., Coiro, L.L., Davey, E.W., 2009. Effects of hypoxia on animal burrow construction and consequent effects on sediment redox profiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371, 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.01.005>
- Wilke, M., Boutiere, H., 2000. Hydrobiological, physical and chemical characteristics and spatio-temporal dynamics of an oligotrophic mediterranean lagoon: the étang de la Palme (France). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 101–115

- Zaldívar, J., Viaroli, P., Newton, A., Wit, R., Ibañez, C., Reizopoulou, S., Somma, F., Razinkovas, A., Basset, A., Holmer, M., Murray, N., 2008. Eutrophication in transitional waters: an overview. <https://doi.org/10.1285/i18252273V2N1P1>
- Zilius, M., Giordani, G., Petkuvienė, J., Lubiene, I., Ruginis, T., Bartoli, M., 2015. Phosphorus mobility under short-term anoxic conditions in two shallow eutrophic coastal systems (Curonian and Sacca di Goro lagoons). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 164, 134-146. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.07.004>

2.2 Approche fonctionnelle

2.2.1 Méthodologie

2.2.1.1 Données environnementales et taxonomiques

L'analyse fonctionnelle a été menée sur les mêmes stations que celles utilisées dans l'analyse taxonomique présentée précédemment, à savoir 41 stations réparties dans 29 lagunes de la façade méditerranéenne française. La macrofaune benthique a été échantillonnée à l'aide de 4 bennes Ekman-Birge au niveau de 3 sous-stations (MEDDE, 2013). Comme les données taxonomiques, les données environnementales sont extraites de « Quadrige » (Ifremer, [http:// quadrige.eaufrance.fr/](http://quadrige.eaufrance.fr/)). Elles sont décrites dans les tableaux 2.1 et 2.2.

2.2.1.2 Traits biologiques de la macrofaune benthique

Huit traits biologiques décrivant l'histoire de vie (Taille maximale, Longévité, Reproduction et développement larvaire) et l'écologie (Mode d'alimentation, Habitude de vie / Mobilité, Remaniement des sédiments, Groupes écologiques et Salinité de présence, Tableau 2.4) des espèces ont été définis pour l'ensemble des espèces inventoriées dans la partie précédente (partie 2.1), soit 217 taxons. Les traits biologiques ont été décrits à partir :

- de plus de 150 articles scientifiques,
- des bases de données de traits en ligne (Polytraits, BIOTIC, Marlin, the arctic traits database),
- des livres de taxonomie (Fauna Iberica, Faune de France, European seashells, Handbook of the marine fauna of NW Europe, Synopses of the British Isles),
- des bases de données taxonomiques en ligne (Worms, Marine species identification portal),
- des sites internet (<https://naturalhistory.museumwhales.ac.uk>, <https://doris.ffesm.fr>, <https://www.ciesm.org>, <https://www.idscaro.net>, <https://www.cabi.org>).

La matrice « espèce-trait » alors constituées est codée selon la méthode du « codage flou » pour laquelle des valeurs entre 0 et 3 sont attribuées à chacune des modalités d'un trait (Tableau 2.4). Une valeur de 0 signifie que le taxon n'a aucune affinité pour la modalité du trait considéré alors qu'une valeur de 3 traduit que le taxon n'exprime que cette modalité pour le trait considéré. La matrice finale est « réduite » à des valeurs entre 0 et 1. Le taux de remplissage de cette matrice est élevé et proche de 100 %. Des informations sont manquantes pour :

- 12 taxons pour la « Longévité »,

- 3 taxons pour la « Reproduction / développement larvaire »,
- 1 taxon pour le « Mode d'alimentation »,
- 1 taxon pour « l'Habitude de vie / mobilité »,
- 1 taxon « Salinité de présence »,
- 12 taxons pour le « Groupe écologique »,
- 4 taxons pour le « Remaniement des sédiments ».

Ces valeurs manquantes sont remplacées par la valeur moyenne pour le trait considéré afin que cette valeur estimée n'affecte pas l'analyse.

Tableau 2.4: Description des traits et des modalités avec les codes de chaque modalité utilisés dans l'étude de la distribution de la macrofaune benthique dans les lagunes méditerranéennes françaises.

TYPÉ DE TRAITS	TRAIT	MODALITÉS	CODE	TAUX DE REMPLISSAGE	RÉF. BIBLIOGRAPHIQUES
	Taille maximale (littérature)	< 1 cm [1-2[cm [2-5[cm [5-10[cm >= 10 cm	very_small small medium large very_large	100,00 %	Livres de taxonomie, articles de taxonomie Worms
	Longévité	< 2 ans 2-5 ans > 5 ans	<2y 2-5y >5y	94,00 %	Voir appendice
	Histoire de vie Reproduction et Développement larvaire	- Asexuelle - Sexuelle avec reproduction indirecte et larves planktotrophes - Sexuelle avec reproduction lecitoT indirecte et larves lecitotrophes - Sexuelle avec reproduction directe (pas de phase larvaire)	asexual planktoT	99,00 %	Wilson, 1991 (polychètes) Voir appendice
	Mode d'alimentation	Dépositore Suspensivore Brouteur Prédateur et nécrophage	DF SF GRA PRE_SCA	> 99 %	Jumars et al., 2015 ; Scipione, 2013 ; Guerra-García et al., 2014
Écologie	Habitude de vie / mobilité	Nageur Rampeur Creuseur Tubicole Sessile	swimmer crawler burrower tube-dweller attached	> 99 %	Jumars et al., 2015 ; Scipione, 2013
	Remaniement des sédiments	Epifaune Modificateur de surface Biofiltreur Convoyeur de surface Convoyeur de fond Régénérateur	EpiF SurM BioD UC DC ReG	98,00 %	Queiros et al., 2013
	Groupes écologiques	EG1 EG2 EG3 EG4 EG5	EG1 EG2 EG3 EG4 EG5	94,00 %	Worms based on the data available on AZTI
	Salinité de présence	< 18 psu 18-30 psu 30-40 psu > 40 psu	<18psu 18-30psu 30-40psu >40psu	> 99 %	OBIS

2.2.1.3 Analyses des données

La matrice d'abondance des taxons dans les stations (« matrice L ») permet de faire le lien entre les variables environnementales mesurées dans chacune des stations (« matrice R ») et les modalités des traits biologiques des taxons (« matrice Q ») via une analyse statistique RLQ (Dolédec et al., 1996). La statistique du 4^{ème} coin (Legendre et al, 1997, Dray et al, 2008)

permet ensuite de valider le lien entre modalités des traits et variables environnementales. Seules les variables environnementales avec une corrélation de Spearman inférieure à $|0.6|$ avec les autres variables environnementales sont conservées. Ainsi, la profondeur des stations, la salinité moyenne, la concentration moyenne en azote totale, en phosphore totale et en phosphate, ainsi que le coefficient de variation de la concentration de phosphore totale et la turbidité moyenne ont été retirées du tableau. Cette analyse comporte les étapes suivantes :

1. L'analyse des correspondances (AFC) de la matrice d'abondances L (fonction « dudi.coa » du package « ade4 ») après une transformation de Hellinger. Cette AFC permet la **caractérisation de l'organisation des communautés** en prenant en compte l'abondance relative des taxons.
2. L'analyse mixte de la matrice de variables environnementales R (fonction « dudi.hillsmith » du package « ade4 »). Cette analyse est une variante de l'Analyse en Composantes Principales prenant en compte à la fois des données quantitatives et des facteurs (ici la connexion avec la mer). Les lignes (stations) sont pondérées par le poids des lignes (stations) issues de l'AFC de l'étape 1. Seules les variables environnementales avec une corrélation de Spearman inférieure à $|0.6|$ avec les autres variables environnementales sont prises en compte. Ainsi, la profondeur des stations, la salinité moyenne, la concentration moyenne en azote totale, en phosphore totale et en phosphate, ainsi que le coefficient de variation de la concentration de phosphore totale et la turbidité moyenne ont été retirées de l'analyse pour les étapes suivantes.
3. L'analyse factorielle des correspondances floue ou fuzzy-CA (FCA) de la matrice de modalités de traits Q (fonction « dudi.fca » du package « ade4 »). Les lignes (taxons) sont pondérées par le poids des colonnes (taxons) issues de l'AFC de l'étape 1.
4. L'analyse RLQ qui permet de relier ces 3 analyses en recherchant **une combinaison linéaire des modalités des traits** (score des taxons) et **une combinaison linéaire des variables environnementales** (score des stations) **maximisant la covariance mesurée par la matrice L**.
5. La statistique du 4ème coin (fonction « fourthcorner » du package « ade4 ») entre les 3 matrices R, L et Q pour valider le lien traits-environnement. Les options choisies sont : modèle 6 (permutation simultanée des stations et des taxons de la matrice L), 9999 permutations, ajustement « fdr » pour comparaisons multiples, seuil d'acceptation (alpha) de 0,1 et option stat = D2 pour un affichage des liens entre modalités plutôt que variables. Deux approches ont été testées :

(a) soit en considérant l'**abondance** de la macrofaune (matrice L)

(b) soit en considérant uniquement la **présence/absence** de la macrofaune (matrice L transformée en présence=1/absence=0)

6. L'analyse de la combinaison de l'analyse RLQ et de l'analyse du 4^{ème} coin à partir du modèle 6 (modèle 2 + modèle 4), en considérant 9999 permutations et un ajustement (« fdr ») pour comparaisons multiples et un seuil d'acceptation (alpha) de 0,05 et option stat = D2. Pour cela les corrélations ont été testées entre :

(a) les variables environnementales et les axes Q de la RLQ et,

(b) les modalités et les axes R de la RLQ

2.2.2 Résultats et interprétations

Ces analyses ont été menées sur l'ensemble des lagunes, à savoir 41 stations réparties dans 29 lagunes de la façade méditerranéenne française et 217 taxons.

Tableau 2.5: Valeurs propres, pourcentage (%) et pourcentage cumulé (% cumulé) de la variance expliquée par les 5 premiers axes de la RLQ (somme des valeurs propres : 0,2265).

AXES	VALEUR PROPRE	%	% CUMULÉ
1	0,1280	56,57	56,57
2	0,0402	17,76	74,33
3	0,0196	8,67	83,00
4	0,0138	6,09	89,09
5	0,0072	3,19	92,27

L'axe 1 de la RLQ représente plus de 56% de la variance totale (Tableau 2.5). Associé à l'axe 2, ils représentent plus de 74% de la variance totale. Parmi les variables environnementales présentant une corrélation significative au seuil 5% avec l'axe 1 (Tableau 2.6), il oppose, du côté positif de l'axe, les valeurs élevées du coefficient de variation (CV) de la salinité et de la concentration en Nitrite+Nitrate (NO_x) de l'eau, de la moyenne de la concentration en Chlorophylle a de l'eau, de la température de l'eau et la connexion mer-lagune faible aux fortes valeurs de la surface de la lagune et de la diversité bêta de la couverture végétale ainsi que la connexion mer-lagune forte du côté négatif de l'axe (Figure 2.6a). Seul le coefficient de variation (CV) de la salinité est significativement corrélé positivement avec l'axe 2 (Tableau 2.6). Bien que leur corrélation ne soit pas significative au seuil de 5% avec cet axe, le CV de la température de l'eau, la saturation en oxygène de l'eau, la moyenne de la concentration en Nitrite+Nitrate de l'eau (du côté positif) s'opposent au CV de la concentration en Ammonium de l'eau (du côté négatif).

Seul un petit nombre de modalités de traits biologiques présentent une corrélation significative avec l'axe 1 (Tableau 2.7); les organismes "swimmer" (Habitude de vie/mobilité) et préférés des salinités inférieures à 18 (Salinité

de présence) se projettent du côté positif, s'opposant aux organismes préférés dans des salinités entre 30 et 40 (Salinité de présence, Figure 2.6b). D'autres modalités présentent de fortes valeurs absolues de coordonnées sur cet axe 1. C'est le cas du côté positif pour les "Régénérateurs" (ReG, Remaniement des sédiments), les organismes préférés dans des salinités supérieures à 40 (Salinité de présence) et les organismes appartenant au groupe écologique 3 (Groupe écologique, Tableau 2.7). Ces modalités s'opposent aux les organismes "large" (Taille maximale), "attached" (Habitude de vie/mobilité), appartenant à l'épifaune (EpiF, Remaniement des sédiments), ayant une longévité supérieure à 5 ans (Longévité) et une reproduction "asexuelle". Aucune modalité des traits fonctionnels ne présente de corrélation significative avec l'axe 2 (Tableau 2.7).

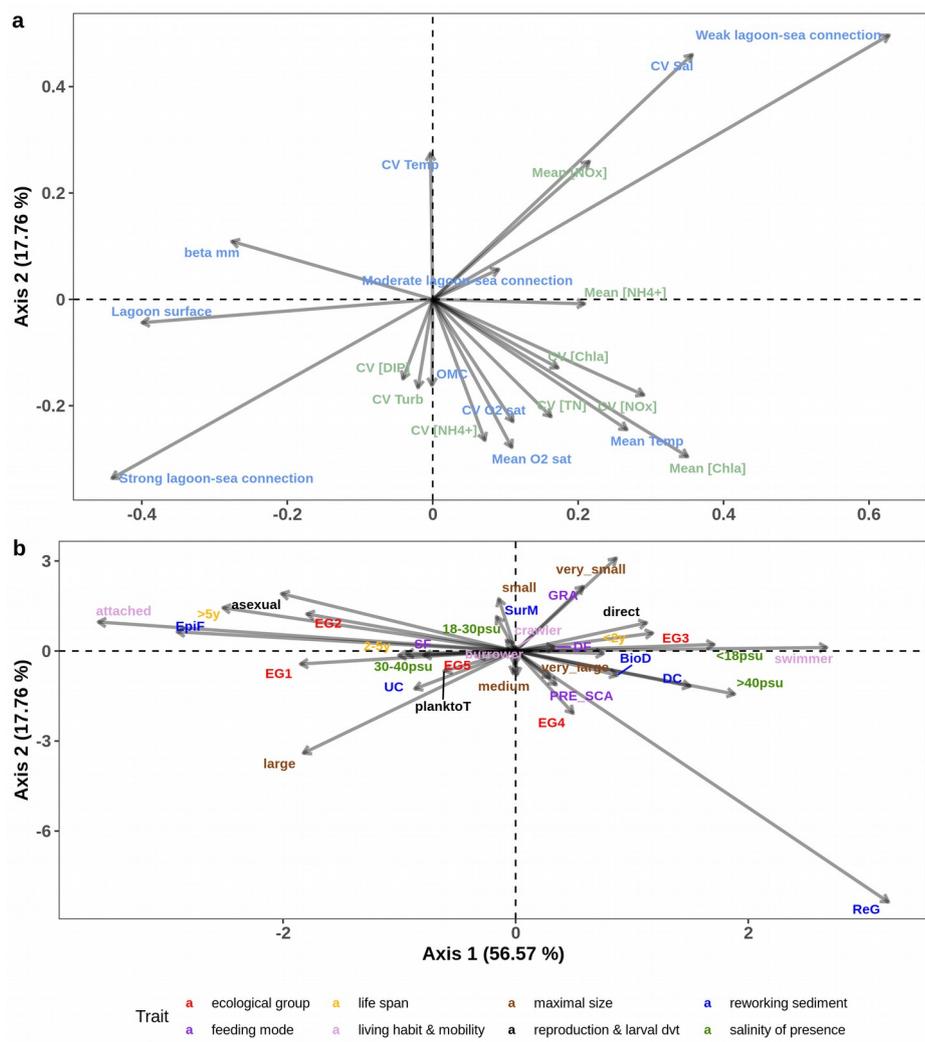


Figure 2.6: Coordonnées normées (a) des variables environnementales (variables « naturelles » en bleu, variables « eutrophisation » en vert) et (b) des modalités des traits sur les deux premiers axes de l'analyse RLQ réalisée sur toutes les lagunes.

Tableau 2.6: Contribution (%) de chaque variable environnementale à l'inertie totale de la RLQ (la somme de la colonne CONTRIBUTION (%) est égale à 100 %) et p-value de la corrélation de Pearson (r) de chaque variable environnementale avec les deux premiers axes de la RLQ selon la statistique du 4ème coin (modèle 6, 9999 permutations, ajustement pour comparaisons multiples 'fdr', stat = "D2").

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	CODE	CONTRIBUTION (%)	CORRÉLATION (r) RLQ	
			Axe 1	Axe 2
Variabilité naturelle				
Connection lagune – mer faible	Weak lagoon-sea connection	8.11	0.0047**	0.20
Connection lagune – mer modérée	Moderate lagoon(sea connection	2.24	0.67	0.86
Connection lagune – mer forte	Strong lagoon-sea connection	6.29	0.0024**	0.12
Surface lagune	Lagoon surface	10.83	0.0013**	0.89
Température de l'eau (Moyenne)	Mean Temp	6.54	0.046*	0.20
Température de l'eau (Coefficient de variation)	CV Temp	2.68	0.98	0.010
Salinité (Coefficient de variation)	CV Sal	11.72	0.0024**	0.0033**
Saturation en Oxygène dans l'eau – (Moyenne)	Mean O2 sat	3.17	0.44	0.053
Saturation en Oxygène dans l'eau (Coefficient de variation)	CV O2 sat	3.87	0.44	0.15
Diversité beta de la couverture végétale	beta mm	5.36	0.039*	0.50
Taux de matière organique dans les sédiment	OMC	2.67	0.99	0.28
Eutrophisation				
Concentration en Chlorophylle a dans l'eau (Moyenne)	Mean [Chla]	9.31	0.0045**	0.16
Concentration en Chlorophylle a dans l'eau (Coefficient de variation)	CV [Chla]	3.11	0.20	0.41
Concentration en Azote Total a dans l'eau (Coefficient de variation)	CV [TN]	3.42	0.23	0.13
Concentration en Ammonium dans l'eau (Moyenne)	Mean [NH4+]	3.09	0.074	0.98
Concentration en Ammonium dans l'eau (Coefficient de variation)	CV [NH4+]	2.60	0.65	0.069
Concentration en Nitrite + Nitrate dans l'eau (Moyenne)	Mean [NOx]	4.36	0.069	0.080
Concentration en Nitrite + Nitrate dans l'eau (Coefficient de variation)	CV [NOx]	6.75	0.032*	0.23
Concentration en phosphore inorganique dans l'eau (Coefficient de variation)	CV [DIP]	2.07	0.82	0.32
Turbidité de l'eau (Coefficient de variation)	CV Turb	1.83	0.92	0.28

Tableau 2.7: Contribution de chaque modalité de trait à l'inertie totale de la RLQ (la somme de la colonne CONTRIBUTION (%) est égale à 100 %) et p-value de la corrélation de Pearson (r) de chaque modalité de trait avec les deux premiers axes de la RLQ selon la statistique du 4ème coin (modèle 6, 9999 permutations, ajustement pour comparaisons multiples 'fdr', stat = "D2").

TYPE DE TRAITS	TRAITS	MODALITÉS	CONTRIBUTION (%)	CORRÉLATION (r) RLQ	
				Axe 1	Axe 2
Histoire de vie	Taille maximale (littérature)	very_small	4.20	0.75	0.26
		small	4.32	0.98	0.43
		medium	1.50	0.98	0.68
		large	5.21	0.64	0.38
		very_large	0.93	0.96	0.68
	Longévité	<2y	2.76	0.23	0.98
		2-5y	2.56	0.43	0.98
		>5y	4.07	0.43	0.75
	Reproduction et Développement larvaire	asexual	2.20	0.53	0.66
		planktoT	2.70	0.56	0.59
		lecitoT	0.44	0.98	0.91
		direct	4.85	0.38	0.55
Mode d'alimentation	DF	0.67	0.75	0.98	
	SF	2.31	0.53	0.98	
	GRA	1.46	0.91	0.53	
	PRE_SCA	1.12	0.96	0.64	
Habitude de vie / mobilité	swimmer	4.93	0.0072**	0.98	
	crawler	0.42	0.98	0.98	
	burrower	0.30	0.98	0.98	
	tube-dweller	0.64	1.00	0.75	
	attached	8.19	0.38	0.93	
Écologie	Remaniement des sédiments	EpiF	5.14	0.43	0.98
		SurM	2.01	0.98	0.38
		BioD	2.72	0.66	0.72
		UC	1.44	0.75	0.67
		DC	2.31	0.52	0.68
		ReG	2.49	0.53	0.38
Groupes écologiques	EG1	5.45	0.43	0.98	
	EG2	5.18	0.43	0.68	
	EG3	5.4	0.26	0.70	
	EG4	2.93	0.84	0.38	
	EG5	0.74	0.98	0.98	
Salinité de présence	<18psu	3.86	0.0072**	0.98	
	18-30psu	0.21	0.98	0.68	
	30-40psu	2.26	0.017*	0.95	
	>40psu	2.10	0.26	0.43	

En considérant uniquement la présence/absence des taxons (et non leur abondance comme précédemment), les corrélations entre les variables environnementales et les modalités des traits de la macrofaune benthique mettent en évidence (Tableau 2.8) que:

- la connexion mer-lagune "forte" est positivement corrélée aux organismes de grande taille (modalité "large", $\alpha=0,1$) et négativement corrélée aux organismes avec une durée de vie supérieur à 2 ans (modalité "Longévité<2y") ainsi qu'aux organismes nageurs ("swimmer", $\alpha=0,05$);
- la connexion mer-lagune faible est positivement corrélée aux organismes vivants dans des salinités inférieures à 18 (" $<18psu$ ", $\alpha=0,05$);
- la surface de la lagune est négativement corrélée avec les organismes nageurs ("swimmer", $\alpha=0,05$) ayant une reproduction sans développement larvaire ("direct") et vivant dans des salinités supérieures à 40 (" $>40psu$ ", $\alpha=0,1$);
- le CV de la salinité est positivement corrélé avec les organismes nageurs ("swimmer", $\alpha=0,05$) et négativement corrélé aux

organismes vivants dans des salinités comprises entre 30 et 40 ("30-40psu", $\alpha=0,1$);

- le CV de la concentration en nitrate et nitrite [NO_x] est enfin la seule variable indicatrice d'eutrophisation corrélée à des modalités de trait. Elle est négativement corrélée avec les organismes vivants dans des salinités comprises entre 30 et 40 ("30-40psu", $\alpha=0,1$) et positivement corrélée avec des organismes vivants dans des salinités comprises supérieures à 40 (">40psu", $\alpha=0,05$).

Tableau 2.8: Corrélations significatives entre les modalités des traits et les variables environnementales. Une couleur vert et rouge foncée indique une corrélation respectivement positive et négative et significative à $\alpha = 0.05$. Une couleur vert et rouge clair indique une corrélation respectivement positive et négative et significative à $\alpha = 0.1$. PA = fait sur présence absence des taxons.

TRAITS	MODALITÉS	VARIABILITÉS NATURELLE			EUTROPHISATION	
		CONNEXION LAGUNE-MER FORTE	CONNEXION LAGUNE-MER FAIBLE	SURFACE LAGUNE	CV Sal	CV [NO_x]
Taille maximale	large	PA				
Longévité	<2y	PA				
Reproduction et Développement larvaire	direct			PA		
Habitude de vie / mobilité	swimmer	PA		PA	PA	
Salinité de présence	<18psu		PA			
	30-40psu				PA	PA
	>40psu			PA		PA

Ainsi, les effets de l'eutrophisation et du contexte naturel sur la distribution fonctionnelle de la macrofaune benthique en lagune ne peuvent être parfaitement dissociés. C'est également une des principales limites rencontrées par l'approche taxonomique (partie 2.1). Néanmoins, l'approche fonctionnelle menée ici semblent indiquer que **les traits fonctionnels de la macrofaune benthique seraient davantage influencés par la variabilité naturelle** (Tableau 2.8) que par les variables indicatrices de l'eutrophisation. L'approche fonctionnelle met en effet en évidence une **opposition** entre :

- des **environnements stables** marins et diversifiés en terme d'habitats abritant des organismes de grande taille (5-10 cm), à durée de vie longue et plutôt fixés, et
- des **environnements variables** (salinité), faiblement connectés à la mer et plutôt **eutrophes** dans lesquels les **organismes sont mobiles, tolérants à l'enrichissement en matière organique** et ont une affinité avec des salinités faibles ou fortes.

Comme pour l'approche taxonomique (partie 2.1) et à l'opposé des lagunes marines et stables, les lagunes peu connectées à la mer (environnement souvent variable) seraient sélectives au niveau des traits fonctionnels en favorisant les organismes capables de s'adapter aux fluctuations environnementales, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique.

3 Dynamique temporelle de la macrofaune benthique à l'échelle de la façade méditerranéenne

Les écosystèmes lagunaires méditerranéens, soumis depuis plusieurs dizaines d'années à des pressions anthropiques fortes, ont fait l'objet de suivis tout d'abord dans le cadre de Réseau de Suivi Lagunaire (RSL) sur la façade Languedoc-Roussillon et du Réseau Lagunaire Corse (RLC) en Corse puis de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). La caractérisation des conditions physico-chimiques et biologiques de la colonne d'eau ainsi que du compartiment benthique a permis d'évaluer les risques liés à la dégradation de la qualité de ces milieux lagunaires. La prise de conscience des risques liés à cette dégradation a abouti à la mise en œuvre d'actions de gestion visant à limiter ou réduire les apports en nutriments. Dans ce contexte, les changements de communautés du phytoplancton (Leruste et al., 2016) ou des macrophytes (Le Fur et al., 2019) au sein des lagunes méditerranéennes ont fait l'objet de travaux démontrant une dynamique rapide liée l'amélioration des conditions environnementales. La macrofaune benthique pourrait également répondre à ces fluctuations environnementales que ce soit d'un point de vue taxonomique ou fonctionnel. Ainsi les données collectées sur la macrofaune benthique depuis 1999 couplées à la caractérisation fine des conditions environnementales dans les différentes masses d'eau lagunaire constituent une base solide pour décrire la dynamique de ce compartiment et *in fine*, de comprendre comment les indicateurs utilisés dans le cadre de la DCE sur ce compartiment doivent être interprétés.

Ce travail repose sur l'utilisation d'approches taxonomiques et fonctionnelles dans le cadre de l'analyse rétrospective (2001 - 2015) de la dynamique de la macrofaune benthique et des conditions environnementales au sein des lagunes méditerranéennes françaises. Comme pour l'étude des effets de l'eutrophisation sur la macrofaune benthique (partie 2), l'accent est porté sur l'analyse statistique de la structure de la macrofaune benthique en utilisant les indices de diversité et d'abondance couramment utilisés aux différents niveaux d'intégration taxonomiques, fonctionnels ou fondés sur les groupes polluo-sensibles (type AMBI). Que ce soit pour l'approche taxonomique, par groupe polluo-sensibles ou l'approche fonctionnelle, le calcul d'indices structurels des communautés ainsi que la méthode STATICO permettent d'aborder les notions de trajectoires (changement de communauté au cours du temps) et de dynamique de la macrofaune benthique.

3.1 Méthodologies

3.1.1 Données environnementales et taxonomiques

Dans le cadre de l'étude de la dynamique de la structure de la macrofaune benthique, 12 stations benthiques réparties au sein de 10 lagunes méditerranéennes françaises ont été retenues (Figure 3.1). Pour chacune de ces stations, la macrofaune benthique a été échantillonnée au moins 3 fois entre 2001 et 2015 (Tableau 3.1) à l'aide de 4 bennes Ekman-Birge au niveau de 3 sous-stations (MTES, 2018). Seules les années où l'échantillonnage a été réalisé entre les mois d'avril et juin ont été retenues afin de limiter les potentiels biais liés à la variabilité temporelle à fine échelle des communautés benthiques et des paramètres environnementaux (voir Partie 5). Les années 2001, 2004 et 2005 ont été rassemblées en une période *P1* (*i.e.* les stations ont été échantillonnées soit en 2001, soit en 2004, ou soit en 2005). La période *P2* correspond à l'année 2006, la période *P3* à 2009 et la période *P4* à 2015.

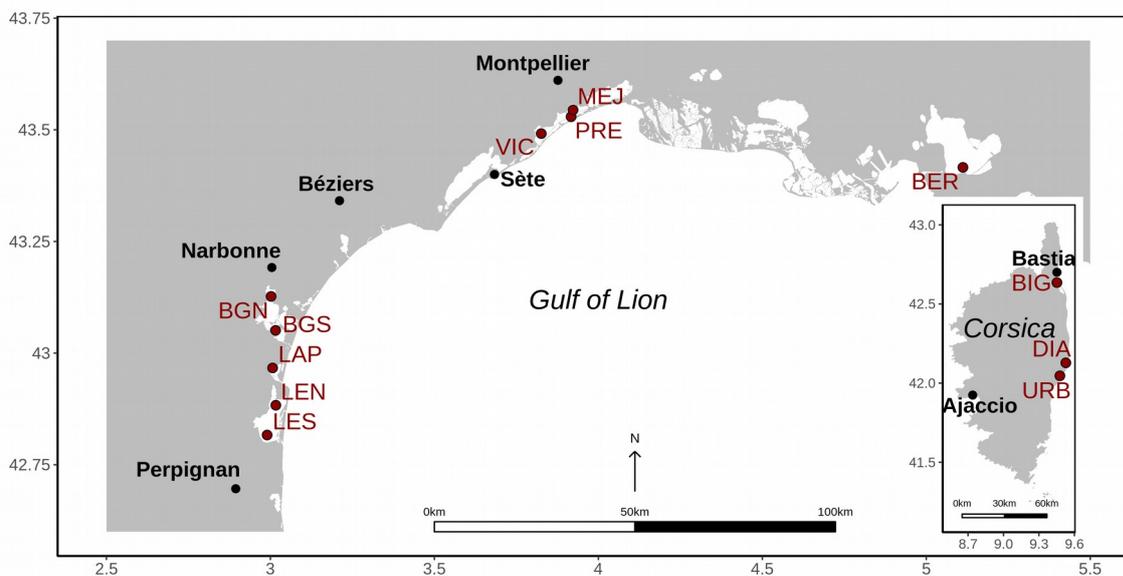


Figure 3.1: Localisation des 12 stations considérées (en rouge) dans cette partie avec leur nom abrégé (voir le tableau 3.1 pour la correspondance entre les abréviations et le nom complet des stations).

Tableau 3.1: Lagunes, stations, code et périodes pour lesquelles les données de macrofaune benthique ont été utilisées.

LAGUNE	STATION	CODE	PÉRIODE 1 (2001, 2004 ou 2005)	PÉRIODE 2 (2006)	PÉRIODE 3 (2009)	PÉRIODE 4 (2015)
Bages	Bages Nord	BGN	Juin 2005		Mai 2009	Avril 2015
Bages	Bages Sud	BGS	Juin 2005		Mai 2009	Avril 2015
Berre	Berre Sud	BER		Mais 2006	Avril 2009	Avril 2015
Biguglia	Biguglia Nord	BIG	Juin 2004	Mais 2006		Mai 2015
Diana	Diana Sud	DIA	Juin 2004	Mais 2006	Mai 2009	
La Palme	La Palme Nord	LAP		Mais 2006	Avril 2009	Avril 2015
Leucate	Leucate Nord	LEN	Juin 2004	Juin 2006	Mai 2009	Avril 2015
Leucate	Leucate Sud	LES	Juin 2004	Juin 2006	Mai 2009	Avril 2015
Méjean	Méjean Ouest	MEJ	Juin 2001	Mais 2006	Avril 2009	Avril 2015
Prévoist	Prévoist Est	PRE	Juin 2001	Mais 2006	Avril 2009	Avril 2015
Urbino	Urbino Sud	URB	Juin 2004	Mais 2006	Mai 2009	
Vic	Vic Centre	VIC	Juin 2001	Mais 2006	Avril 2009	

Comme les données taxonomiques, les données environnementales sont extraites de « Quadrigé » (Ifremer, <http://quadrigé.eaufrance.fr/>, programme RSLFAU, RSL SED et RSLHYD). Parmi les 11 variables environnementales considérées, dix d'entre elles ont été mesurées dans la colonne d'eau en sub-surface (exceptée pour la station BER où les données de fond ont été utilisées) et une variable associée au sédiment (taux de matière organique). Pour chacune de ces variables, une métrique a été calculée :

- Température de l'eau: la métrique (anomalie de température) correspond à la différence entre la température moyenne estivale (juin - septembre) pour chaque station de l'année *a-2* à l'année *a* (avec *a* l'année d'échantillonnage de la macrofaune) et la moyenne estivale (juin - septembre) calculée pour chaque station entre 1999 et 2015. Une anomalie positive pour une période traduit une température moyenne estivale supérieure à la moyenne estivale entre 1999 et 2015 pour cette station.
- Salinité, taux de saturation en oxygène, concentrations en chlorophylle *a* dans l'eau (Chl_a), en azote total (NT), en ammonium (NH₄), en nitrates + nitrites (NO_x), en phosphore total (PT), en phosphate (DIP) et turbidité : la métrique correspond à la moyenne estivale (juin - septembre) de l'année *a-2* à l'année *a* (avec *a* l'année d'échantillonnage de la macrofaune).
- Taux de matière organique (MO) dans les sédiments. La métrique correspond à la valeur mesurée directement au niveau de la station de prélèvement des échantillons de macrofaune ou estimée en l'absence de donnée. Dans ce cas, le taux de matière organique a été estimé à partir des valeurs mesurées dans les sédiments des stations les plus proches échantillonnées dans le cadre du RSL ou du RLC sédiment (Tableau 3.2).

Tableau 3.2: Valeurs et méthode d'estimation du taux de matière organique des sédiments pour les stations pour lesquelles aucune donnée n'est disponible.

LAGUNE	ANNÉE	CODE	% MO SÉDIMENTS	MÉTHODES D'ESTIMATION
Bages	2005	BGN	9,6%	Estimation (moyenne des stations BGN 4 et 5, RSL 2005)
Bages	2005	BGS	4,5%	Estimation (station BGS 28, RSL 2005)
Leucate	2004	LEN	6,4%	Estimation (station LEN 17, RSL 2004)
Leucate	2004	LES	4,9%	Estimation (station LES 68, RSL 2004)
Vic	2006	VIC	13,1%	Estimation (moyenne des stations VIC 12, 13, 17 et 18, RSL 2006)
La Palme	2006	LAP	4,7%	Estimation (moyenne des stations LAP 9, 10, 11 et 12, RSL 2007)
Biguglia	2004	BIG	8,6%	Estimation (station B2bis, RSL 2003)
Diana	2004	DIA	7,1%	Estimation (moyenne des stations D2bis, D3, et D6, RLC 2003)
Urbino	2004	URB	13,6%	Estimation (valeur station U15, RLC 2003)

3.1.2 Traits biologiques de la macrofaune benthique

Comme dans la partie 2.2, huit traits biologiques décrivant l'histoire de vie (Taille maximale, Longévité, Reproduction et développement larvaire) et l'écologie (Mode d'alimentation, Habitude de vie / Mobilité, Remaniement des sédiments, Groupes écologiques et Salinité de présence) des espèces ont été définis pour l'ensemble des 268 espèces inventoriées (les taxons rares sont considérés). Les traits biologiques de chacune des espèces ont été définis selon la méthodologie décrite dans la partie 2.2.1.2. Le taux de remplissage de cette matrice est élevé et proche de 100 % (Tableau 3.3). Des informations sont toutefois manquantes pour :

- 14 taxons pour la « Longévité »,
- 4 taxons pour la « Reproduction / développement larvaire »,
- 2 taxons « Salinité de présence »,
- 14 taxons pour le « Groupe écologique »,
- 9 taxons pour le « Remaniement des sédiments ».

Tableau 3.3: Description des traits et des modalités avec les codes de chaque modalité utilisé dans l'étude de la dynamique temporelle des communautés de macrofaune benthique.

TYPE DE TRAITS	TRAIT	MODALITÉS	CODE	TAUX DE REMPLISSAGE	RÉF. BIBLIOGRAPHIQUES
	Taille maximale (littérature)	< 1 cm [1-2[cm [2-5[cm [5-10[cm >= 10 cm	very_small small medium large very_large	100%	Livres de taxonomie, articles de taxonomie Worms
	Longévité	< 2 ans 2-5 ans > 5 ans	<2y 2-5y >5y	95%	Voir appendice
Histoire de vie	Reproduction et Développement larvaire	- Asexuelle - Sexuelle avec reproduction indirecte et larves planktotrophes - Sexuelle avec reproduction lecitoT indirecte et larves lecitotrophes - Sexuelle avec reproduction directe (pas de phase larvaire)	asexual planktoT	99%	Wilson, 1991 (polychètes) Voir appendice
Écologie	Mode d'alimentation	Dépositore Suspensivore Brouteur Prédateur et nécrophage Chimiotrophe	DF SF GRA PRE_SCA CS	100%	Jumars et al., 2015 ; Scipione, 2013 ; Guerra-García et al., 2014
	Habitude de vie / mobilité	Nageur Rampeur Creuseur Tubicole Sessile	swimmer crawler burrower tube-dweller attached	100%	Jumars et al., 2015 ; Scipione, 2013
	Remaniement des sédiments	Épifaune Modificateur de surface Biodiffuseur Convoyeur de surface Convoyeur de fond Régénérateur	EpiF SurM BioD UC DC ReG	97%	Queiros et al., 2013
	Groupes écologiques	EG1 EG2 EG3 EG4 EG5	EG1 EG2 EG3 EG4 EG5	95%	Worms based on the data available on AZTI
	Salinité de présence	< 18 psu 18-30 psu 30-40 psu > 40 psu	<18psu 18-30psu 30-40psu >40psu	99%	OBIS

3.1.3 Analyses des résultats

Cette partie du projet vise à décrire l'évolution temporelle de la macrofaune benthique à l'aide d'indices taxonomiques, d'indices fonctionnels et de l'abondance relative et absolue des groupes fonctionnels. Pour toutes les analyses, l'abondance moyenne de chaque espèce dans chaque station a été calculée à partir des données des 3 sous-stations puis ces données ont été transformée (transformation de Hellinger) afin de caractériser l'organisation des communautés en prenant en compte l'abondance relative et non absolue des taxons.

3.1.3.1 Calcul des indices taxonomiques

Sur la base des 268 taxons identifiées réparties au sein des 12 stations, cinq indices taxonomiques ont été calculés pour chacune des stations et périodes disponibles :

- la **densité** de la macrofaune (exprimée en nombre d'individus par m², ind.m⁻²),
- la **richesse taxonomique** qui correspond au nombre de taxons identifiés,
- l'indice de **diversité de Shannon (H')**, log de base e),
- l'indice d'**équitabilité de Pielou (J)** calculé à partir de H' / H'_{\max} et
- la **réciproque de l'indice de dominance de Simpson (N2)** qui correspond à 1/D (avec D l'indice de Simpson).

Pour chacun de ces indices, les métriques ont été calculées à l'échelle des 3 sous-stations (réplicat) puis moyennées à l'échelle de la station pour une période donnée.

3.1.3.2 Définition des groupes fonctionnels

Les groupes fonctionnels ont été définis à partir des traits biologiques de chaque taxon. Pour les constituer :

1. la matrice « espèce-trait » (268 espèces, 37 traits/modalités) a subi une analyse des correspondances floues (Fuzzy-CA, fonction « dudi.fca » du package « ade4 »),
2. les 5 premières dimensions de l'analyse ont été conservées afin d'avoir plus de 40 % (43.89 %) de la variabilité représentée,
3. les 268 taxons ont été partitionnés à partir des résultats de l'analyse des correspondances (fonction « HCPC » du package FactoMineR)¹. La fonction construit d'abord un arbre hiérarchique. Ensuite, la somme de l'inertie intra-groupe est calculée pour chaque partitionnement. Le partitionnement retenu est celui avec la plus grande perte d'inertie relative.

Ainsi, les 268 taxons sont regroupés en 4 groupes dits « fonctionnels » car ils sont construits à partir des traits biologiques de chaque taxon les constituant. La typologie de chaque groupe fonctionnel a été définie comme la valeur moyenne de chaque modalité calculée à partir des taxons composants chacun de ces groupes.

3.1.3.3 Liens entre macrofaune benthique et environnement au cours du temps – approche taxonomique

La station Biguglia Sud (BIG) a été retirée pour cette analyse. En effet la dynamique temporelle particulière de l'état vis-à-vis de l'eutrophisation (année 2006 atypique) et le caractère oligo-mésohalin de cette station influencent l'analyse statistique.

L'analyse statistique des données taxonomiques en lien avec la dynamique de l'environnement inclut :

¹, 100 itérations, métrique euclidienne, méthode de Ward, et nb.clust = -1

1. l'analyse des données environnementales *via* une Analyse en Composante Principale « Intra » (ACP-intra, fonction « `withinpca` » du package « `ade4` ») avec la période d'échantillonnage intervenant en tant que facteur (« `scaling total` »). Les deux axes sont conservés,
2. l'analyse des données taxonomiques *via* une Analyse en Composantes Principales (ACP). L'abondance moyenne de chaque espèce dans chaque stations a été calculée à partir des données des 3 sous-stations puis ces données ont été transformées (transformation de Hellinger) afin de travailler sur l'abondance relative et non absolue des taxons. Les trois premiers axes sont conservés. Le résultat est ensuite analysé *via* une nouvelle « ACP-Intra » (fonction « `withinpca` » du package « `ade4` » avec la période comme facteur). Les trois premiers axes sont gardés (fonctions « `dudi.pca` » et « `wca` » du package « `ade4` »),
3. l'analyse des deux tables créées à l'étape 1 et 2 (fonction « `ktab.within` » du package « `ade4` »),
4. l'analyse STATICO entre les deux tables créées à l'étape 3 (fonction « `statico` » du package « `ade4` »). . L'analyse STATICO fait le lien entre données taxonomiques et environnementales mesurées à chaque station et à chaque période, ces données étant regroupées en quatre tableaux correspondant aux périodes, dont les lignes sont les 12 stations et les colonnes respectivement les taxons et les paramètres environnementaux. Pour chacune des 4 périodes, un tableau croisé taxons x environnement est calculé. La première étape de l'analyse, ou « Interstructure », évalue la ressemblance entre périodes et permet de définir leurs coefficients de pondération dans le calcul d'un tableau croisé taxons x environnement pour une période moyenne ou « compromis ». Dans une seconde étape, « Analyse du compromis », ce tableau moyen fait l'objet d'une ACP qui permet de mettre en lien taxons et variables environnementales pour la période moyenne. Dans une troisième étape, les « trajectoires » d'évolution temporelle du point de vue des taxons et des variables environnementales pour les stations à chaque période sont projetées sur les axes de l'analyse du compromis, afin de mettre en évidence leur évolution dans le temps.

3.1.3.4 Liens entre macrofaune benthique et environnement au cours du temps - approche fonctionnelle

Comme pour l'analyse taxonomique, la station Biguglia Sud (BIG) a également été retirée pour cette analyse. Pour cette analyse, l'abondance moyenne de chaque espèce dans chaque station a été calculée à partir des données des 3 sous-stations puis ces données ont été transformées (transformation de Hellinger) afin de travailler sur l'abondance relative et non absolue des taxons. Enfin la valeur de chaque modalité appartenant à chaque trait est pondérée par l'abondance des taxons présentant la modalité du trait dans la station à une période donnée (fonction « `cwm` » du package « `weimea` »). Cette opération permet de réduire l'information contenue dans

les matrices « station-espèce » et « espèce-trait » en une seule matrice « station-trait ».

L'analyse statistique des données fonctionnelles en lien avec la dynamique de l'environnement est similaire à la démarche présentée dans la partie 3.1.3.3 et inclut :

1. l'analyse des données environnementales *via* une « ACP-Intra » (fonction « `withinpca` » du package « `ade4` ») avec la période comme facteur (« `scaling total` »). Les deux premiers axes sont conservés,
2. l'analyse des données fonctionnelles (matrice « station-trait ») *via* une ACP. Le résultat est ensuite analysé *via* une nouvelle « ACP-Intra » (fonction « `withinpca` » du package « `ade4` » avec la période comme facteur). Les quatre premiers axes sont conservés (fonctions « `dudi.pca` » et « `wca` » du package « `ade4` »),
3. l'analyse des deux tables créées à l'étape 1 et 2 (fonction « `ktab.within` » du package « `ade4` »),
4. l'analyse STATICO entre les deux tables créées à l'étape 3 (fonction « `statico` » du package « `ade4` »).

3.2 Résultats

3.2.1 Dynamique temporelle des paramètres environnementaux

Les figures 3.2, 3.3 et 3.4 présentent l'évolution temporelle des paramètres environnementaux mesurés entre juin et septembre de 1999 à 2015 pour les 12 stations lagunaires étudiées. Les stations présentant la plus forte variabilité sont BER, MEJ, PRE et VIC. Ces stations, en particulier MEJ, présentent au début de la série temporelle des valeurs élevées de Chla, TP et TN qui diminuent nettement à partir de 2006.

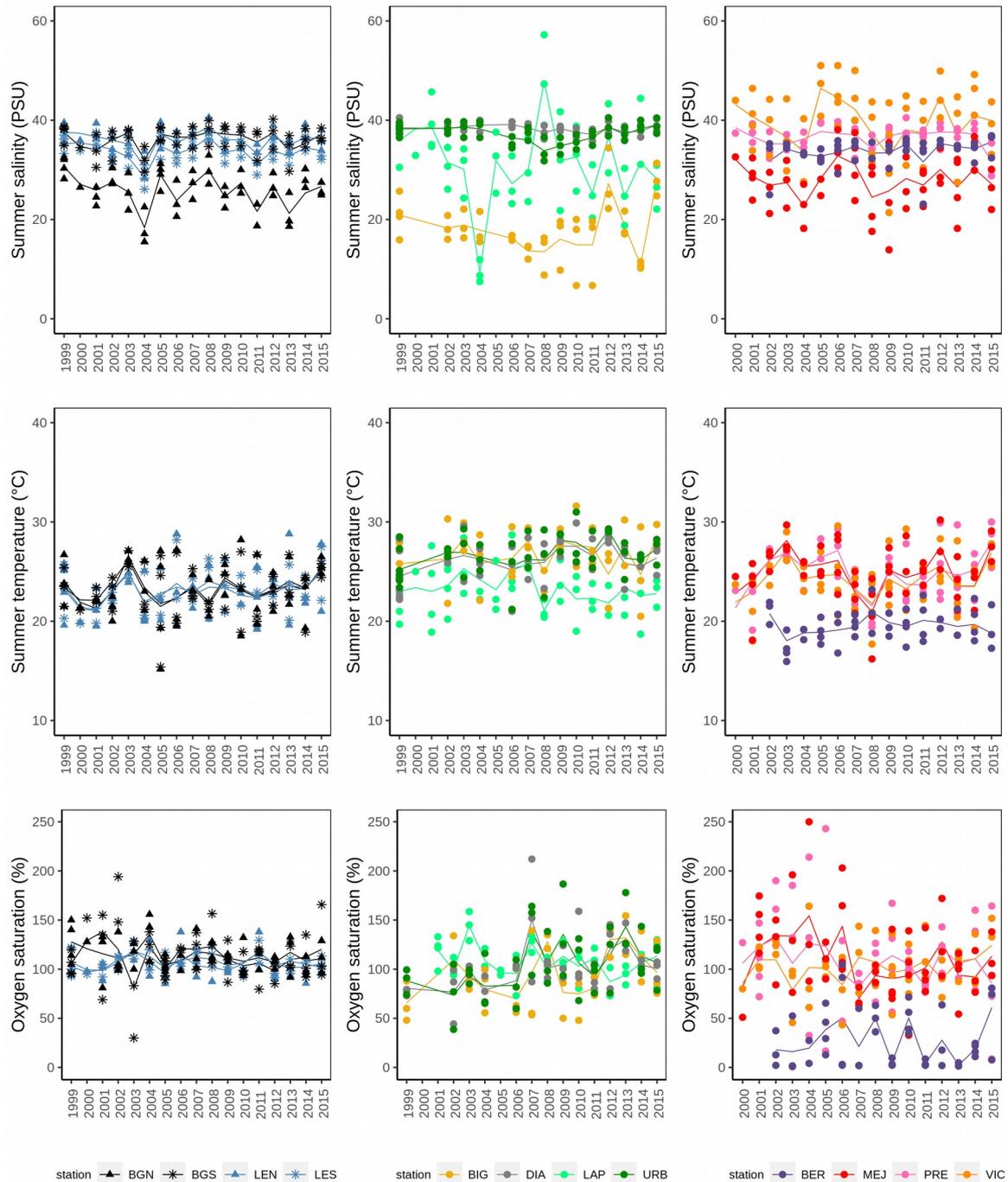


Figure 3.2: Evolution temporelle de la salinité, de la température et de la saturation en oxygène mesurées entre juin et septembre de 1999 à 2015 au niveau de 12 stations lagunaires (voir Tableau 3.1 pour le nom complet de chaque station). Pour chaque variable environnementale et chaque station, l'évolution temporelle est représentée sous forme d'une courbe LOESS (span = 0.3).

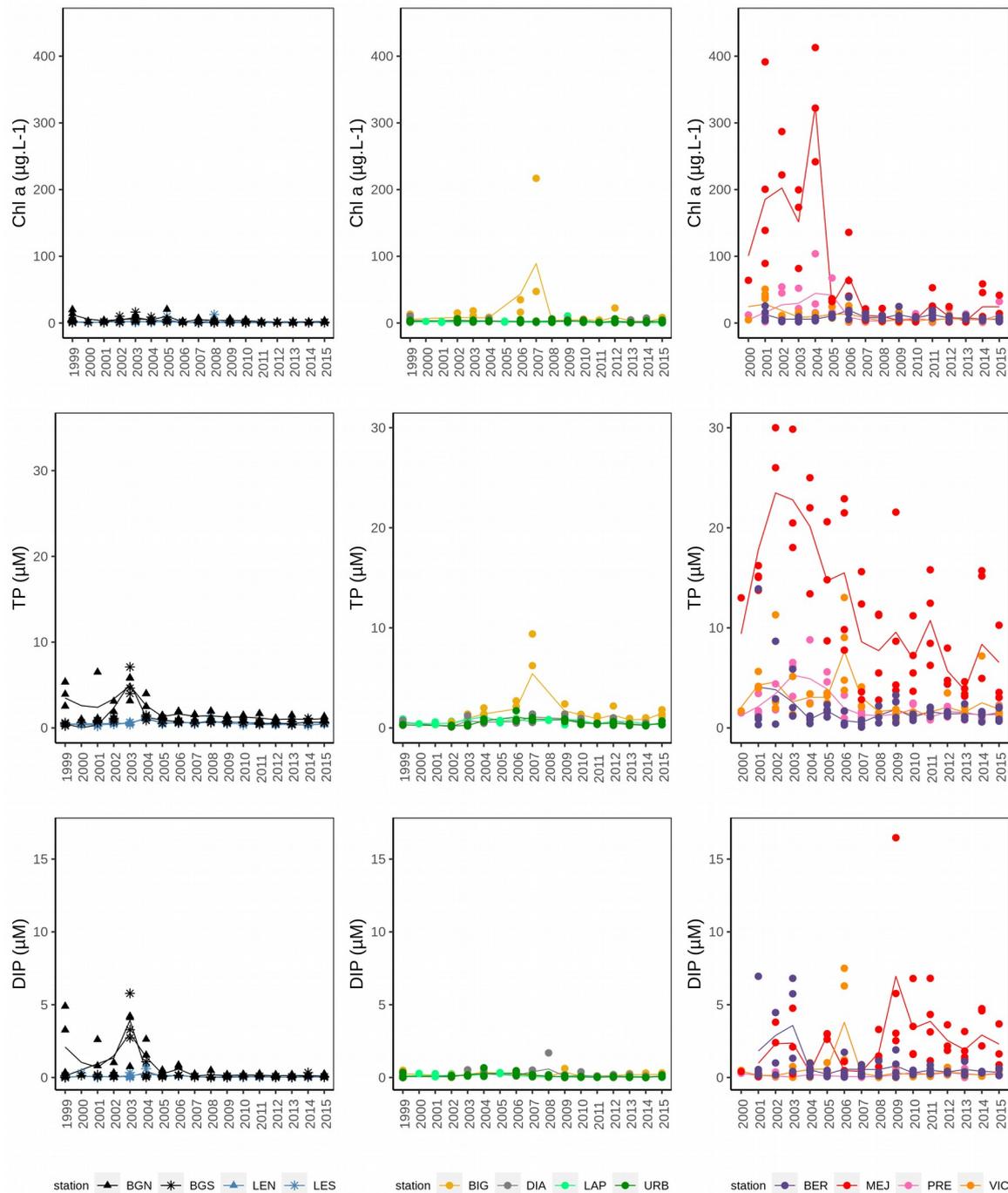


Figure 3.3: Evolution temporelle des concentrations en chlorophylle a, phosphore total et phosphore organique dissous (DIP) mesurées entre juin et septembre de 1999 à 2015 au niveau de 12 stations lagunaires (voir Tableau 3.1 pour le nom complet de chaque station). Pour chaque variable environnementale et chaque station, l'évolution temporelle est représentée sous forme d'une courbe LOESS (span = 0.3).

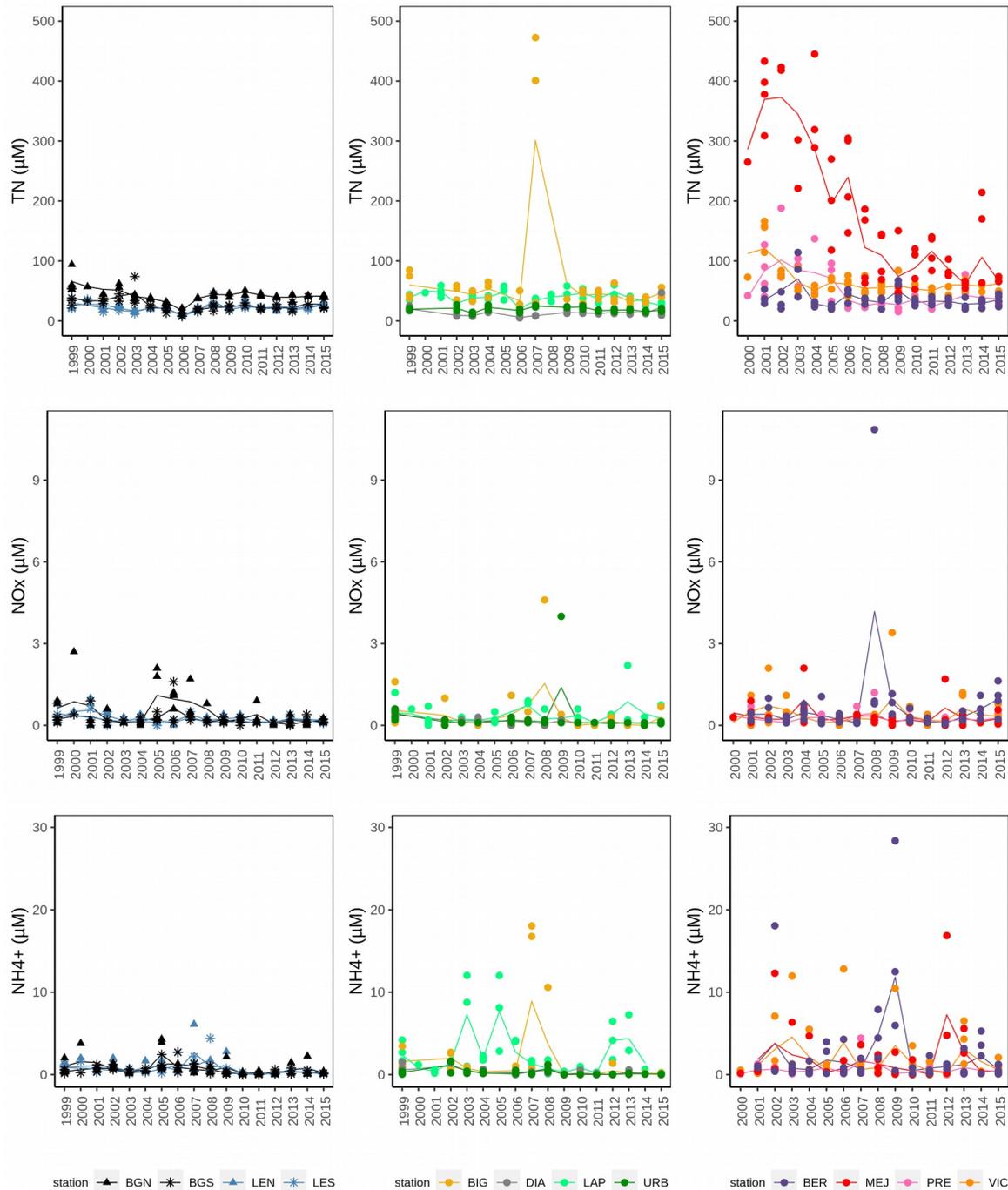


Figure 3.4: Evolution temporelle des concentrations en azote total, nitrates + nitrites (NOx) et ammonium (NH₄⁺) mesurées entre juin et septembre de 1999 à 2015 au niveau de 12 stations lagunaires (voir Tableau 3.1 pour le nom complet de chaque station). Pour chaque variable environnementale et chaque station, l'évolution temporelle est représentée sous forme d'une courbe LOESS (span = 0.3).

3.2.2 Dynamique temporelle de la macrofaune benthiques : approche taxonomique

En 2009 (période P3) la densité de macrofaune est maximale pour plusieurs lagunes (Berre, Bages, La Palme, Leucate, Prévost, Vic - Figure 3.5a). Ces pics de densité en P3 s'accompagnent d'une augmentation de la

richesse taxonomique pour Berre, Bages et Leucate (Figure 3.5b) et d'une diminution (Bages, Leucate, Prévost, Vic) ou d'une relative stabilité (La Palme, Berre) de l'équitabilité (Figure 3.5c). Cette augmentation de densité est liée à la présence de nouveaux taxons, qui entraînent un déséquilibre de la répartition de l'abondance entre taxons. Ce n'est pas le cas pour La Palme et Vic où on observe une diminution de richesse en P3, et Prévost où la richesse est stable.

Pour les autres lagunes, différents scénarios sont observés pour la densité (Figure 3.5a) : diminution (Urbino, Diana), diminution puis stabilité (Biguglia), augmentation (Méjean). La richesse reste stable à Biguglia et Méjean, elle diminue à Urbino tandis qu'elle augmente à Diana (Figure 3.5b). L'équitabilité augmente puis diminue à Biguglia et Méjean, augmente à Diana et Urbino (Figure 3.5c).

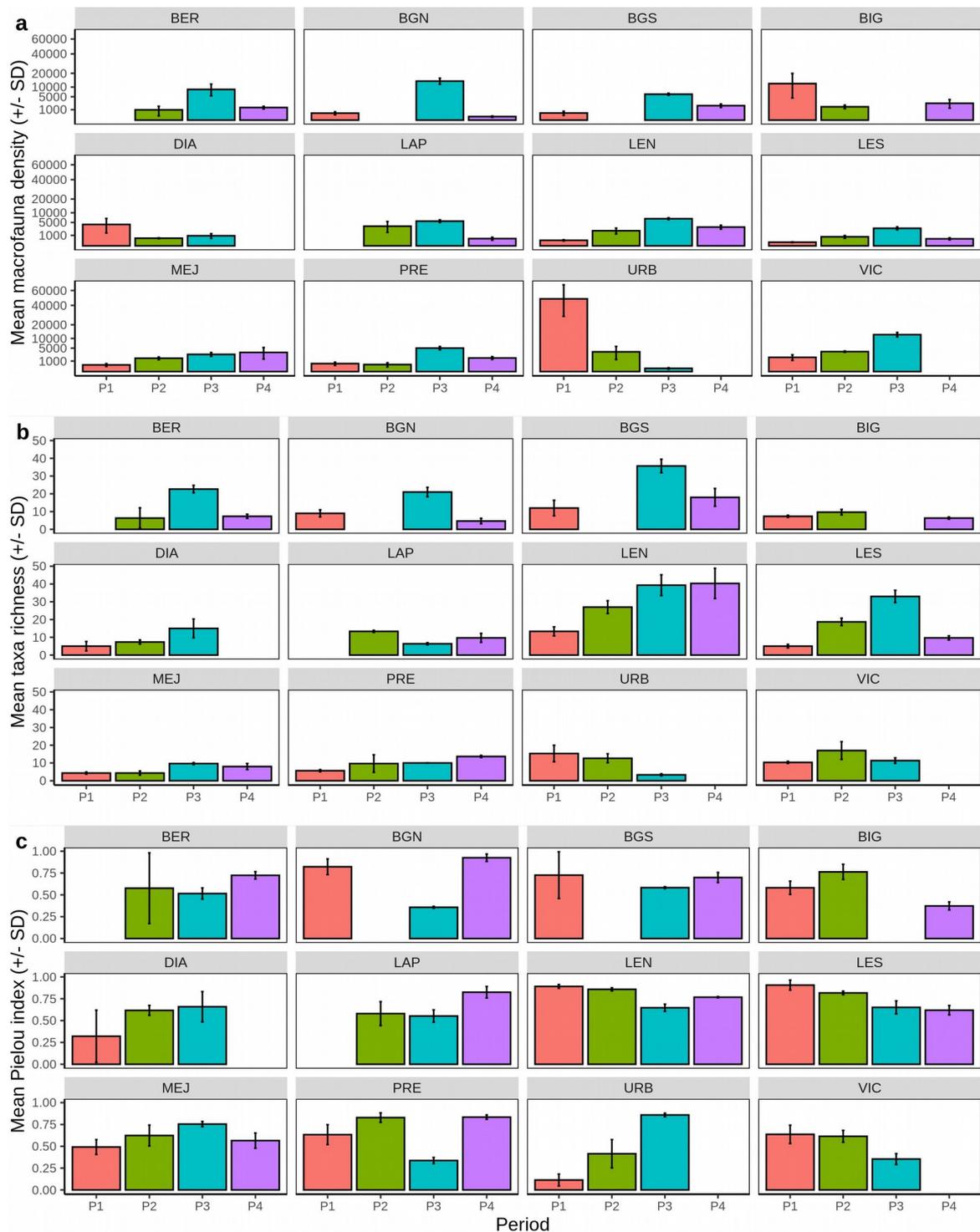


Figure 3.5: Indices taxonomiques moyens (+/- déviation standard SD) : (a) la densité de macrofaune (ind.m⁻²) avec une échelle racine carrée, (b) la richesse taxonomique et (c) l'indice de Pielou, en fonction de la station et de la période (voir Tableau 3.1 pour le nom complet de chaque station et les années correspondants à chaque période). L'absence de barre au niveau d'une période pour une station indique l'absence d'échantillonnage à cette période.

3.2.3 Dynamique temporelle des relations entre l'environnement et la macrofaune benthique – approche taxonomique

Les deux premiers axes de l'interstructure issue de l'analyse STATICO représentent respectivement 28,3 % et 27,4 % de la variabilité totale (Figure 3.6a). Les quatre périodes sont corrélées positivement et situées du côté positif de l'axe 1. La période P3 est celle dont le poids est le moins important dans le calcul du tableau compromis (Figure 3.6b).

Les deux premiers axes de l'analyse du tableau croisé compromis, issue de l'analyse STATICO, représentent 47,6% et 13,6 % de la variabilité totale (Figure 3.7).

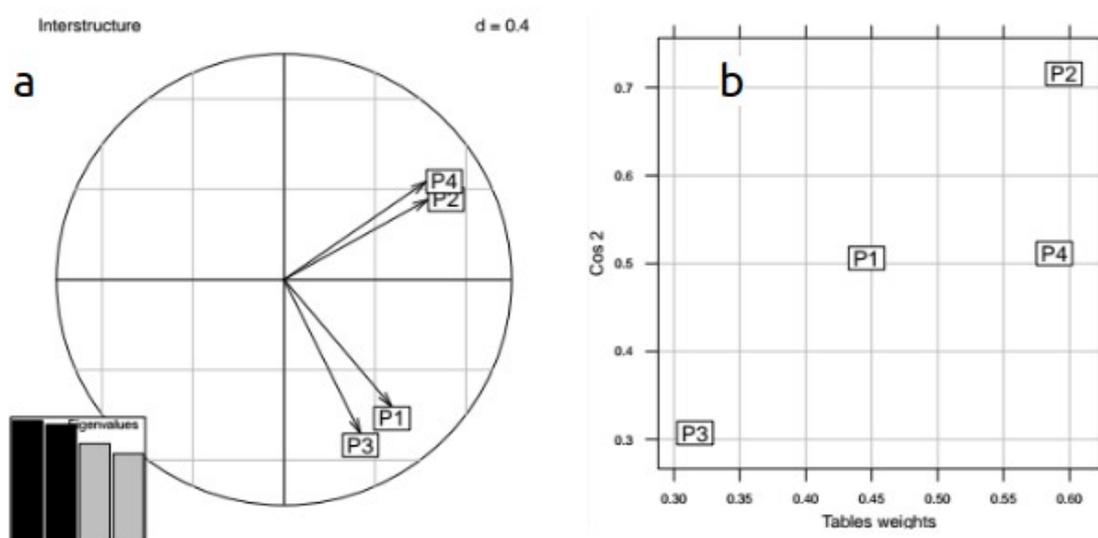


Figure 3.6: Interstructure de l'analyse STATICO (a) et poids de chaque période dans la définition de la carte des compromis (b).

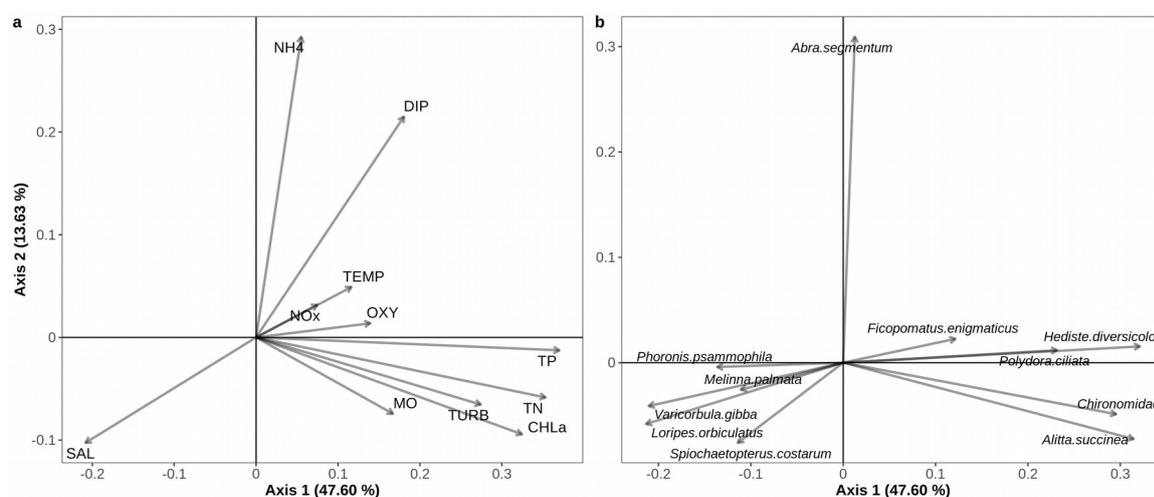


Figure 3.7: Analyse du compromis de l'analyse STATICO (axes 1 et 2). (a) Projection des variables environnementales, (b) projection des taxons dont la composante sur les axes 1 ou 2 est supérieure à $|0.1|$.

Le premier axe du compromis exprime un gradient d'eutrophisation croissant de gauche à droite et impliquant TURB, Chla, TN, TP (et dans une moindre mesure MO). Une salinité moyenne (SAL) plus élevée s'oppose aux conditions eutrophes (Figure 3.7a). Les principaux taxons typiques des conditions eutrophes, à droite de l'axe 1, sont : *Hediste diversicolor*, *Alitta succinea*, *Polydora ciliata*, *Ficopomatus enigmaticus*, *Chironomidae* (Figure 3.7b). A l'opposé, les taxons typiques de conditions oligotrophes sont : *Loripes orbiculatus*, *Phoronis psammophila*, *Varicorbula gibba*, *Melinna palmata* et *Spiochaetopterus costarum*.

L'axe 2 est relatif à NH₄ et DIP. Les salinités moyennes (SAL) plus élevées s'opposent aux concentrations élevées en ammonium et phosphate. *Abra segmentum* apparaît comme un taxon typique d'eaux riches en ammonium et phosphate.

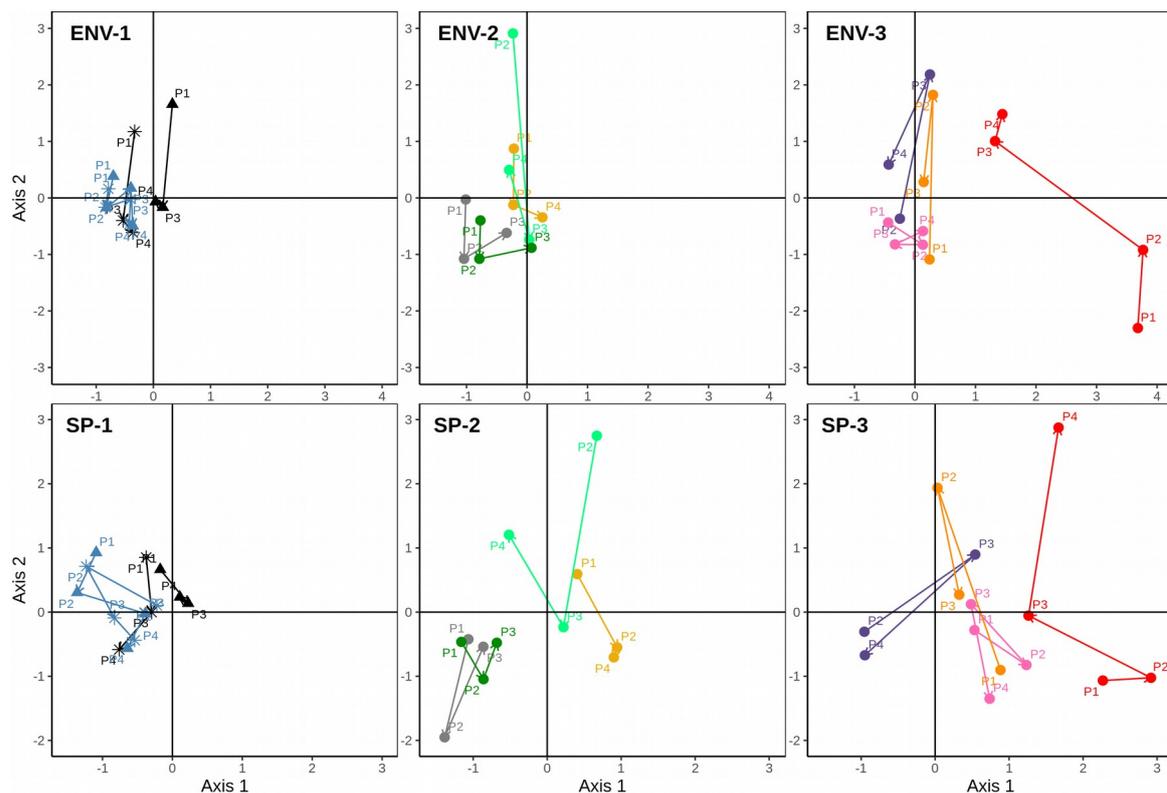


Figure 3.8: Trajectoires représentant les dynamiques temporelles selon leurs paramètres environnementaux (figures du haut, ENV-1 à ENV-3) et selon leurs taxons (figures du bas, SP-1 à SP-3) pour les stations Bages Nord (triangle noir), Bages Sud (étoile noire), Leucate Nord (triangle bleu), Leucate Sud (étoile bleue), Biguglia (jaune), Diana (gris), La Palme (vert clair), Urbino (vert foncé), Berre (violet), Méjean (rouge), Prévost (rose) et Vic (orange) sur les axes du compromis issu de l'analyse STATICO. Pour chaque station, des flèches relient les périodes d'échantillonnage dans l'ordre chronologique (P1 à P4).

Les trajectoires des 12 stations, mise en évidence dans le repère « compromis » issu de l'analyse STATICO (Fig. 3.7 et 3.8) sont synthétisées dans le Tableau 3.4. Trois stations suivent une trajectoire d'oligotrophisation (BGN, BGS et MEJ), 3 stations une trajectoire d'eutrophisation (BIG, DIA et

URB), 3 stations sont stables (LEN, LES et PRE) et 3 sont instables (BER, LAP et VIC). Les états vis-à-vis de l'eutrophisation observés lors de la dernière période sont en majorité mésotrophes (7 stations sur 12).

Tableau 3.4: Etat vis-à-vis de l'eutrophisation à la dernière période échantillonnée (P3 ou P4) et trajectoire temporelle de chaque station d'après l'analyse STATICO.

LAGUNE	STATION	CODE	NIVEAU D'EUTROPHISATION (P3 OU P4)	TRAJECTOIRE
Bages	Bages Nord	BGN	Mésotrophe	Oligotrophisation (réduction NH4 et DIP)
Bages	Bages Sud	BGS	Oligotrophe	Oligotrophisation (réduction NH4 et DIP)
Berre	Berre Sud	BER	Mésotrophe	Instabilité (variabilité NH4 et DIP)
Biguglia	Biguglia Nord	BIG	Mésotrophe	Eutrophisation (augmentation TP, TN, CHLa, TURB + réduction NH4, DIP)
Diana	Diana Sud	DIA	Oligotrophe	Eutrophisation (augmentation TP, TN, CHLa, TURB)
La Palme	La Palme Nord	LAP	Mésotrophe	Instabilité (variabilité NH4 et DIP)
Leucate	Leucate Nord	LEN	Oligotrophe	Stabilité
Leucate	Leucate Sud	LES	Oligotrophe	Stabilité
Méjean	Méjean Ouest	MEJ	Eutrophe	Oligotrophisation (augmentation TP, TN, CHLa, TURB)
Prévoist	Prévoist Est	PRE	Mésotrophe	Stabilité
Urbino	Urbino Sud	URB	Mésotrophe	Eutrophisation (augmentation TP, TN, CHLa, TURB)
Vic	Vic Centre	VIC	Mésotrophe	Instabilité (variabilité NH4 et DIP)

L'évolution temporelle de la densité moyenne des espèces les mieux représentées sur les axes 1 et 2 de l'analyse du compromis de l'analyse STATICO (Figure 3.7) est représentée en Figure 3.9. Les espèces avec des coordonnées positives sur l'axe 1 et 2 du compromis, associées à des niveaux élevés de TN, TP, Chla, MO, TURB, NH4 et DIP et donc à des conditions plus eutrophes, sont représentées en Figure 3.9a. Les espèces avec des coordonnées négatives sur l'axe 1, associées à des conditions oligotrophes, sont représentées en Figure 3.9b.

On observe que parmi les trois stations suivant une trajectoire d'oligotrophisation (BGN, BGS et MEJ), seules les stations de Bages montrent une hausse des densités moyennes des espèces caractéristiques d'état plus oligotrophes (*Loripes orbiculatus* et *Phoronis psammophila*). Au Méjean, une hausse des densités d'espèces caractéristiques d'état eutrophe est relevée (avec en particulier l'apparition d'*Abra segmentum* et *Ficopomatus enigmaticus*) en période P4. Pour les 3 stations suivant trajectoire d'eutrophisation (BIG, DIA et URB), la diminution des densités moyennes d'espèces caractéristiques d'état oligotrophe est marquée en période P4. Pour les stations stables (LEN, LES et PRE), on note des densités d'espèces caractéristiques d'état oligotrophe se maintenant à des niveaux élevés à Leucate, et des densités d'espèces à caractère eutrophe au Prévoist - avec cependant pour cette dernière lagune l'apparition de 2 espèces à caractère oligotrophe en dernière période. Enfin, pour les 3 stations aux trajectoires

instables (BER, LAP et VIC), les densités respectives des espèces à caractère eutrophe ou oligotrophes varient effectivement beaucoup des périodes P1 à P4.

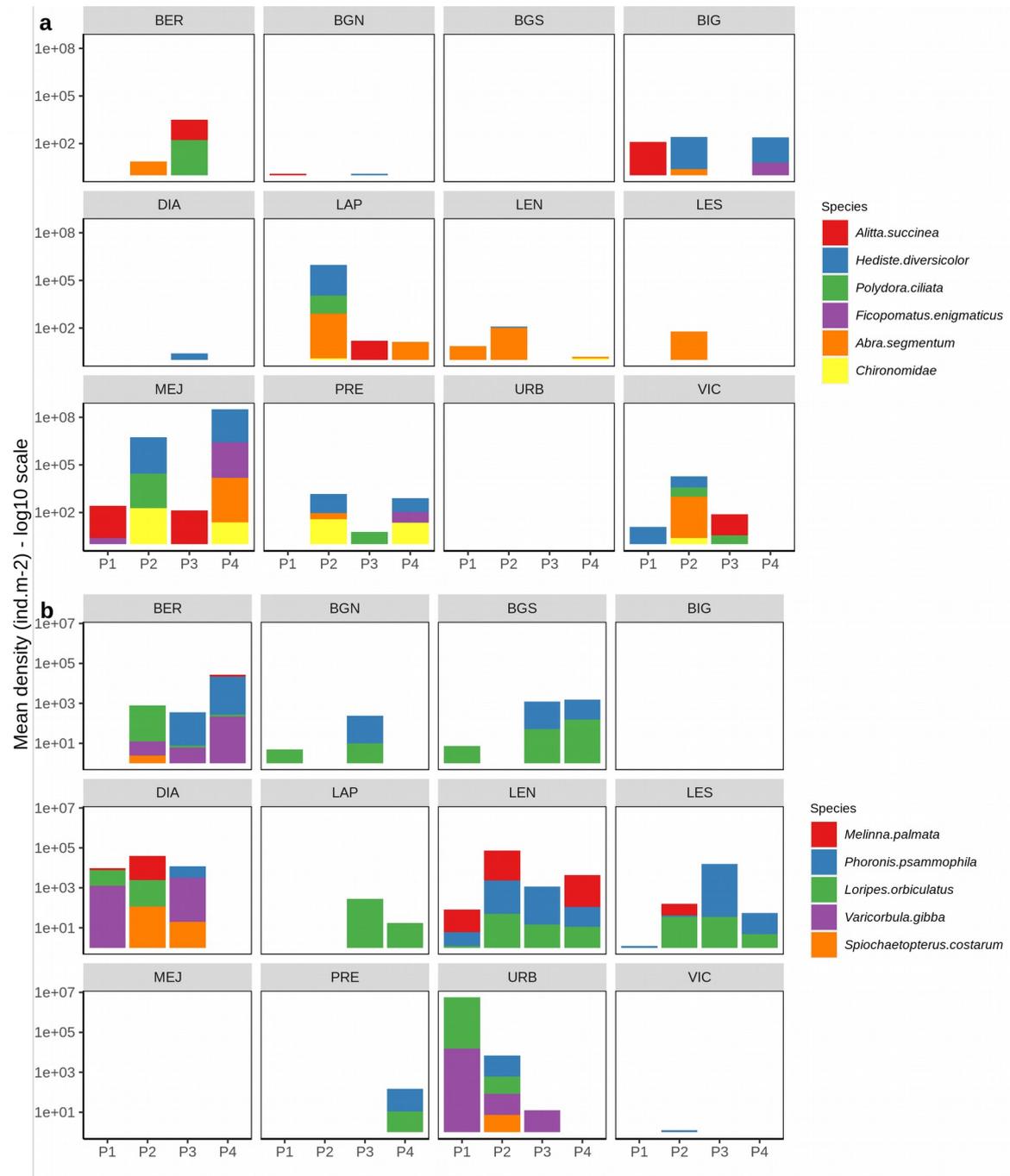


Figure 3.9: Evolution temporelle, des périodes P1 à P4, des densités moyennes (ind.m⁻²) des espèces caractéristiques d'un état plus eutrophésé (a) et des espèces caractéristiques d'un état plus oligotrophe (b) au niveau de 12 stations lagunaires. Les espèces caractéristiques ont été identifiées à partir de l'analyse du compromis (Figure 3.7). L'absence de barre au niveau d'une période pour une station indique soit l'absence d'échantillonnage à cette période (voir tableau 3.1) soit l'absence des espèces considérées.

3.2.4 Définition des groupes fonctionnels

La projection des taxons et des modalités des traits sur les deux premières dimensions de l'espace fonctionnel à partir duquel les groupes fonctionnels ont été définis est représentée en figure 3.10.

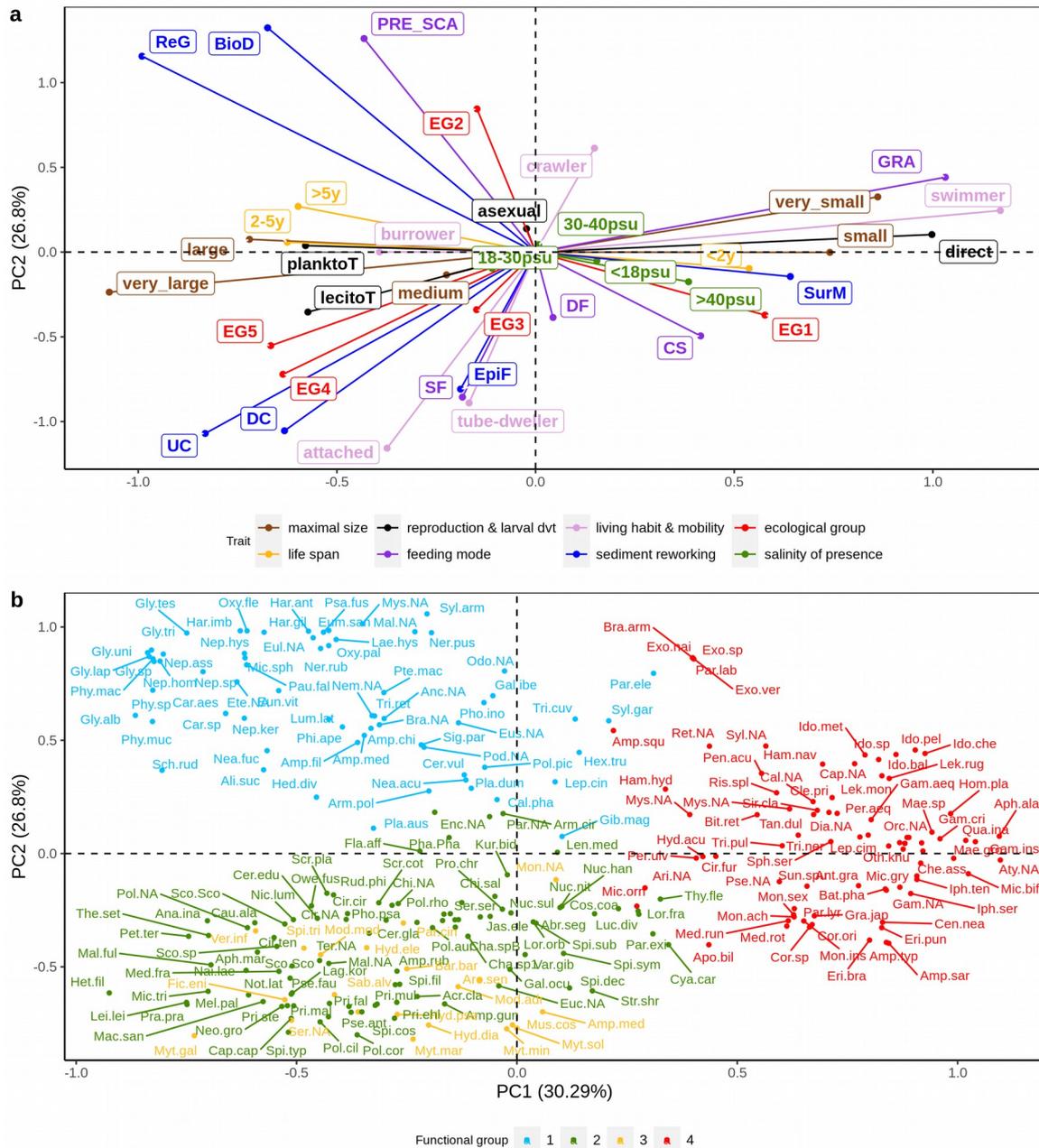


Figure 3.10: Axes 1 et 2 de l'analyse des correspondances floues réalisée sur la matrice taxons x modalités (268 x 37). (a) Représentation de la position des modalités de chaque trait (voir tableau 3.3 pour la signification des abréviations) dans l'espace fonctionnel réduit des deux premiers axes (b) Représentation de la position de chaque taxon dans l'espace fonctionnel réduit des deux premiers axes, avec en couleur le groupe fonctionnel identifié par partitionnement « HCPC ». Chaque taxon est représenté par les 3 premières lettres de son genre et les 3 premières lettres de son espèce. Le signe « NA » après le genre indique l'absence d'information concernant l'espèce.

Pour chacun des 4 groupes fonctionnels ainsi définis, le profil d'une espèce-type est calculé (Figure 3.11 et Tableau 3.5).

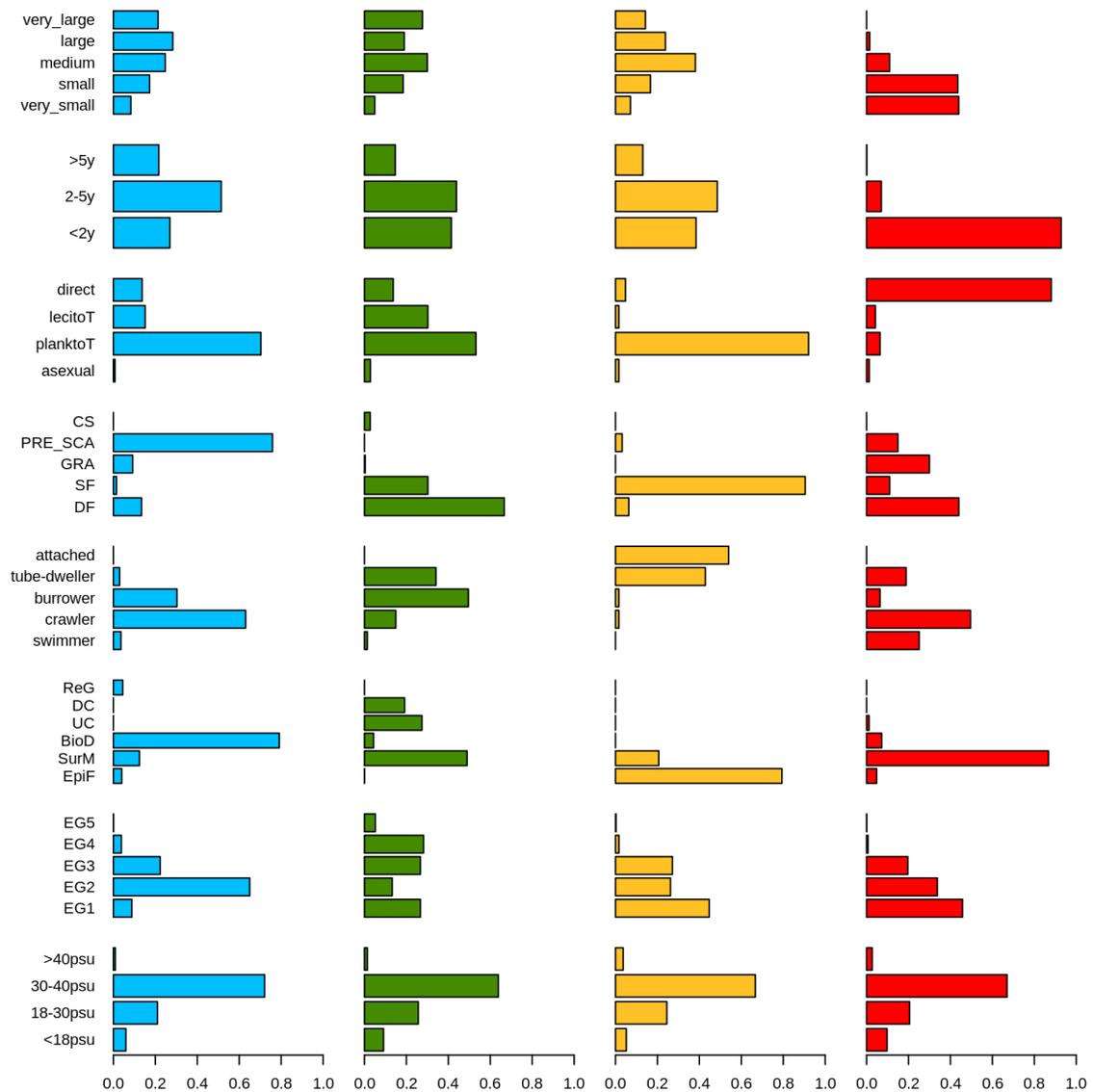


Figure 3.11: Valeur moyenne de chaque modalité calculée à partir des taxons présents dans chaque groupe fonctionnel avec de gauche à droite les groupes fonctionnels 1 à 4.

Tableau 3.5: Typologie de chaque groupe fonctionnel (FG) avec le nombre de taxons le composant et les principales modalités de chaque trait le caractérisant.

DESCRIPTEURS	FG1	FG2	FG3	FG4	REMARQUES
Nombre de taxons composant chaque groupe	67	97	21	83	
Taille maximale	Variable, surtout ≥ 1 cm	Variable, surtout ≥ 2 cm	Variable, surtout entre 2 et 10 cm	≤ 2 cm	Assez peu discriminant, information pas assez précise
Longévité	Variable, surtout 2-5y	Variable	Variable	< 2 y	Assez peu discriminant, information pas assez précise
Reproduction et Développement larvaire	planktoT	planktoT et lecitoT	planktoT	direct	
Mode d'alimentation	PRE-SCA	DF et SF	SF	DF et GRA	
Habitude de vie / mobilité	crawler et burrower	burrower et tube-dweller	attached et tube-dweller	crawler et swimmer	
Remaniements des sédiments	BioD	Variable, surtout SurM, UC et DC	EpiF	SurM	
Groupes écologiques	EG2 et EG3	Variable	EG1 à EG3	EG1 à EG3	
Salinité de présence	Variable	Variable	Variable	Variable	Très peu discriminant, information pas assez précise

Groupe fonctionnel 1 composé de :

- taxons de taille supérieure à 1 cm, avec une phase larvaire planktotrophe, prédateurs et nécrophages, déplacement sur et dans les sédiments (crawler) et/ou fousseur, biodiffuseur et principalement de groupe écologique 2 (donc indifférent à un enrichissement en MO) ;
- ex : *Alitta succinea*, *Hediste diversicolor*, *Carcinus aestuarii*, *Glycera spp.*, *Nephtys spp.*, *Tritia spp.*, *Harmothoe spp.*

Groupe fonctionnel 2 : assez fourre-tout

- suspensivore et déposivore, principalement fousseur (burrower) et tubicole, avec des capacités importantes de remaniement des sédiments (biodiffuseur, convoyeur de surface et de fond) ;
- Probablement composé de taxons présentant plusieurs modalités pour un certain nombre de traits écologiques ;
- ex : *Abra segmentum*, *Phoronis psammophila*, *Melinna palmata*, *Varicorbula gibba*, *Loripes orbiculatus*, *Spiochaetopterus costarum*, *Polydora ciliata*, *Chironomidae*.

Groupe fonctionnel 3 composé de :

- taxons exotiques tels que *Arcuatula senhousia* et *Ficopomatus enigmaticus* ;
- taxons connus pour être des pionniers comme *Spirobranchus triqueter* ;
- taxons suspensivores (de manière générale) vivant attachés ou dans des tubes, avec une phase larvaire planktotrophe et ne remaniant pas les sédiments (épifaune)

Ces taxons ont ainsi une capacité de dispersion importante *via* leurs larves pélagiques (et transport maritime, les eaux de ballast...) leur permettant de (re)coloniser les lagunes.

Groupe fonctionnel 4 composé de :

- taxons de petite taille (< 2 cm), vivants moins de 2 ans, avec un développement direct, des capacités de nage et de déplacement sur et dans les sédiments (« crawler »), biodiffusant et plutôt sensibles à l'augmentation de la MO (EG1) et indifférent à un enrichissement en MO (EG2) ;
- principalement des amphipodes, des isopodes, des mysides avec des modes d'alimentation variés mais surtout brouteurs (« GRA ») et dépositores (« DF ») et plus anecdotiquement quelques gastéropodes et polychètes.

Les deux premières dimensions de la PCoA définissant l'espace fonctionnel à partir duquel les indices de diversité fonctionnelle ont été calculés représentent respectivement 15,9% et 9,6% de l'information (Figure 3.12).

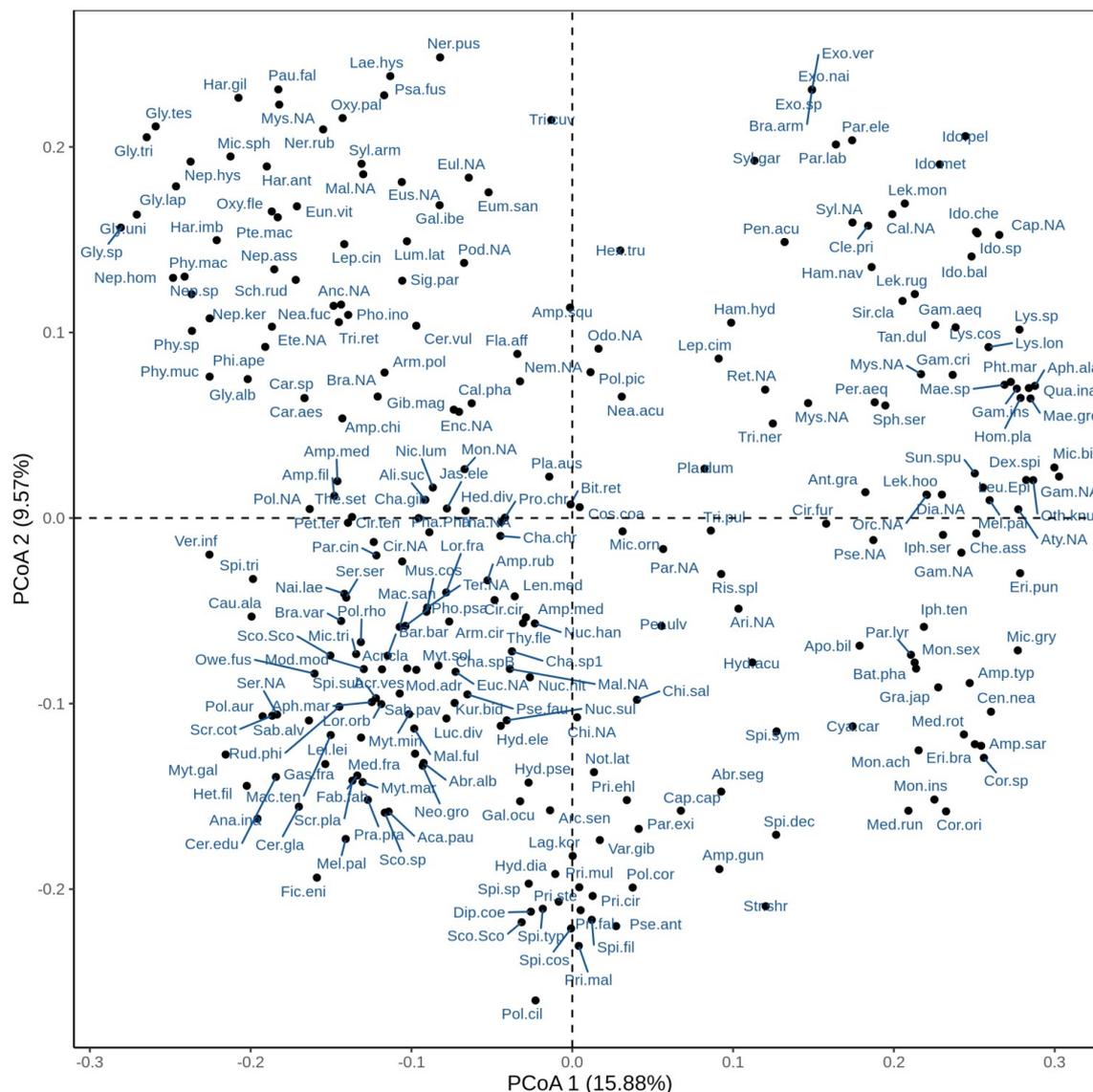


Figure 3.12: Axes 1 et 2 de l'analyse en composantes principales réalisée sur la matrice en codage floue taxons x modalités (268 x 37). Chaque taxon est représenté par les 3 premières lettres de son genre et les 3 premières lettres de son espèce. Le sigle « NA » après le genre indique l'absence d'information concernant l'espèce.

3.2.5 Dynamique temporelle de la macrofaune benthiques : approche fonctionnelle

La Figure 3.13 représente l'évolution par période et pour les 12 stations, de la densité et de l'abondance relative des quatre groupes fonctionnels.

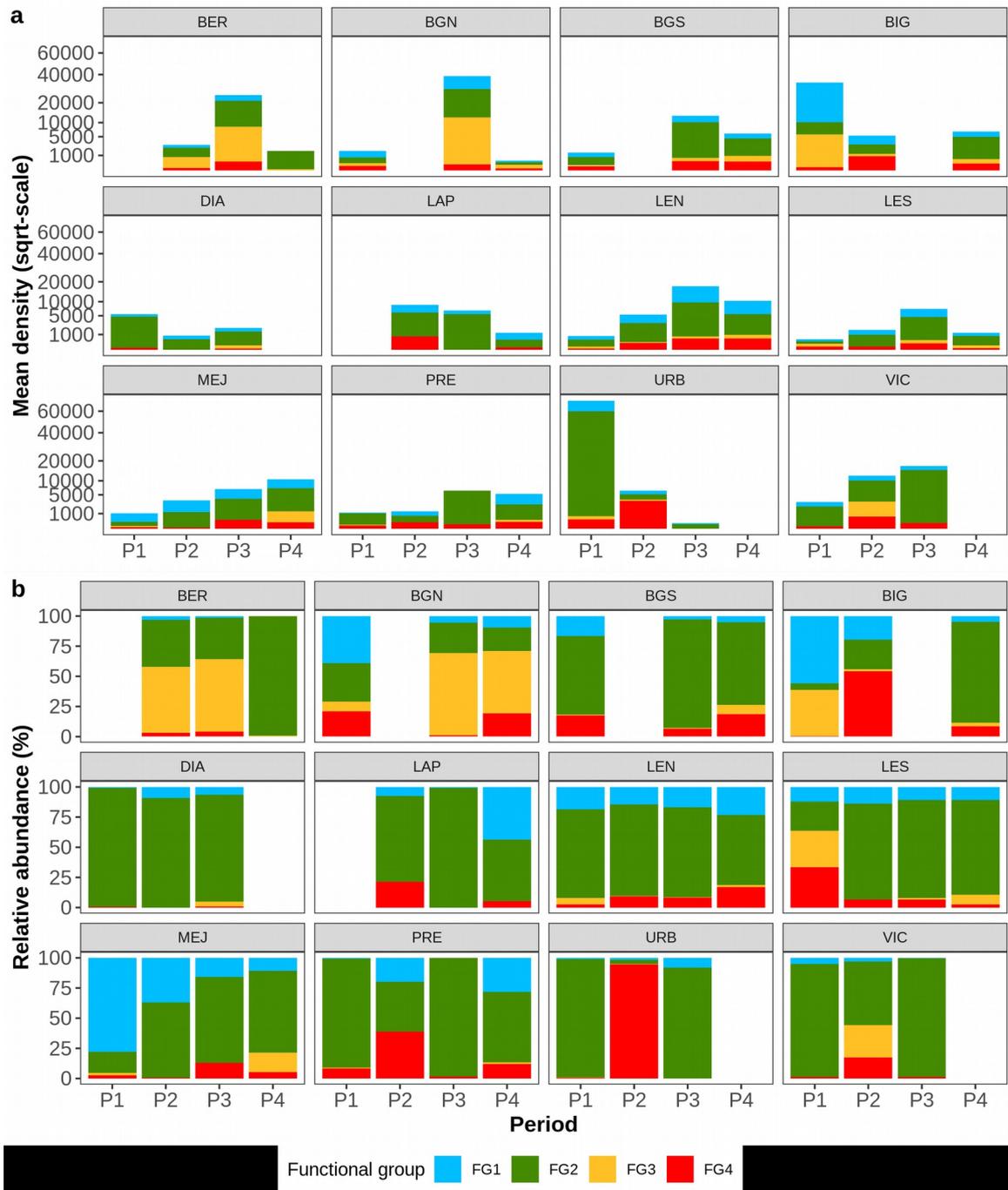


Figure 3.13: (a) Densité moyenne (ind.m^{-2} , échelle racine carrée) et (b) abondance relative des quatre groupes fonctionnels selon la station et la période (voir tableau 3.1 pour le nom complet de chaque station et les années correspondant à chaque période). L'absence de barre au niveau d'une période pour une station indique l'absence d'échantillonnage à cette période.

En termes de de densités moyennes (Fig. 3.13a), deux types de stations se distinguent :

(a) **les stations dynamiques sans tendance à long terme** avec une variabilité importante inter-période dans l'abondance totale de macrofaune. Cela est particulièrement marqué : pour les stations Berre (BER)

et Bages Nord (BGN), avec un pic en période P3 surtout lié au groupe fonctionnel FG3 ; pour les stations Bages Sud (BGS), Leucate Nord et Sud (LEN et LES) et Prévost (PRE), avec un pic en période P3 surtout lié au groupe fonctionnel FG2.

Les pics forts d'abondances en période P3 à Berre et Bages Nord semblent liés au groupe fonctionnel 3 qui est composé de taxons exotiques tels que *Arcuatula senhousia* et *Ficopomatus enigmaticus* et de manière générale de taxons suspensivores, vivant attachés ou dans des tubes et avec une phase larvaire planctotrophe. Ces taxons ont ainsi une capacité de dispersion importante via leurs larves pélagiques leur permettant de coloniser les lagunes.

Il ne semble pas y avoir de lien entre l'évolution fonctionnelle et les variables environnementales, sauf peut-être à Berre où un pic de de NO_x et NH₄ est observé pendant les étés 2008-2009 et une petite anomalie positive de température pendant l'été 2008 (respectivement Figures 3.4 et 3.2).

Concernant la station du Prévost (PRE), la diminution des concentrations en TP, TN et Chla en 2004-2005 précède une augmentation assez importante de l'abondance totale de macrofaune en 2006 (Figures 3.3 et 3.13). Cela correspondrait à un décalage temporel entre l'amélioration des conditions environnementales et le changement de l'abondance de macrofaune benthique. On observe également une baisse de l'indice de Piélu en 2009 (période P3) par rapport à 2006 et 2015 (respectivement périodes P2 et P4, Figure 3.5). Enfin, la stabilisation des communautés benthiques semble atteinte en 2015 (période P4) où on observe une abondance de macrofaune intermédiaire, une richesse spécifique (SR) maximale et un indice de Piélu élevé .

(b) les stations pour lesquelles existent des tendances à long terme (Tableau 3.6). On observe ainsi :

- une diminution puis une stabilisation pour Biguglia (BIG),
- une diminution pour Urbino (URB), La Palme (LAP),
- une augmentation pour Méjean (MEJ) et Vic (VIC), et
- une stabilité pour Diana (DIA).

Tableau 3.6: Synthèse de l'évolution des groupes fonctionnels (FG) pour les stations marquées par des tendances à long terme des périodes P1 à P4.

LAGUNE	STATION	CODE	PÉRIODE 1 (2001, 2004 ou 2005)	PÉRIODE 2 (2006)	PÉRIODE 3 (2009)	PÉRIODE 4 (2015)
Bages	Bages Nord	BGN		Maximum en P3 (FG3)		
Bages	Bages Sud	BGS		Maximum en P3 (FG2)		
Berre	Berre Sud	BER			Maximum en P3 (FG3)	
Biguglia	Biguglia Nord	BIG	Diminution entre P1 et P2 (FG1 et 3)		Stabilité après P2	
Diana	Diana Sud	DIA		Stabilité (FG2 > 90 % en terme d'abondance relative)		
La Palme	La Palme Nord	LAP			Diminution graduelle (FG2)	
Leucate	Leucate Nord	LEN		Maximum en P3 (FG2)		
Leucate	Leucate Sud	LES		Maximum en P3 (FG2)		
Méjean	Méjean Ouest	MEJ	Augmentation graduelle (augmentation FG2 + remplacement FG1 par FG2)			
Prévost	Prévost Est	PRE		Maximum en P3 (FG2)		
Urbino	Urbino Sud	URB		Diminution entre P1 et P2 (FG2)		
Vic	Vic Centre	VIC		Augmentation graduelle (FG2 avec max en P3)		

Pour certaines de ces stations, les évolutions des densités moyennes des groupes fonctionnels (Figure 3.13a) peuvent être mises en lien avec l'évolution des paramètres environnementaux mesurés dans l'eau :

- Pour la station Biguglia (BIG), la diminution des groupes fonctionnels 1 et 3 (FG1 et FG3) des périodes P1 à P2 est synchronisée avec la forte augmentation de la concentration en TP et en Chla entre 2004 et 2007 (Figure 3.3) ;
- Pour la station de La Palme (LAP), la diminution graduelle du groupe fonctionnel 2 (FG2) entre les périodes P2 à P4 pourrait s'expliquer par la stabilisation à partir de 2008 de la température, de la salinité et de la saturation en oxygène (Figure 3.2). On observe également une baisse des concentrations en NH₄ après 2005, avec toutefois deux pics en 2012 et 2013 (Figure 3.4) ;
- Pour la station du Méjean (MEJ), le remplacement du 1^{er} groupe fonctionnel (FG1) par le groupe 2 (FG2) entre les périodes P1 et P4 est associé à une forte diminution des teneurs en TP, TN et Chla entre 2004 et 2005 (Figure 3.3), et une augmentation de DIP en 2008 (Figure 3.4) ;
- Pour la station de Vic (VIC), l'augmentation du groupe fonctionnel FG2 est synchronisée avec la diminution des teneurs en Chla, TP et TN, la stabilisation de la concentration de DIP en 2006-2007, avec cependant des pics de NO_x et NH₄ encore relevés en 2009 et 2013 (Figures 3.3 et 3.4).

En termes d'abondances relatives (Figure 3.13a), deux types de stations se distinguent également :

(a) **les stations avec une relative stabilité temporelle de la répartition des abondances** selon les groupes fonctionnels : Diana, Bages Sud, Leucate Nord et Leucate Sud (après P1 pour Leucate Sud), pour lesquelles on observe une large dominance du groupe FG2 (> 70% des abondances relatives).

(b) les **autres stations présentant une variabilité inter-période**. Pour ces stations, les évolutions de la répartition entre groupes fonctionnels peuvent être liées à des facteurs environnementaux :

- l'abondance de la macrofaune est très liée à la variabilité de l'environnement et surtout à la température et à la salinité moyenne estivale (cf. partie 2) avec un effet négatif de la température moyenne estivale sur les abondances, un effet concave de la salinité (abondances maximales pour des salinités intermédiaires). Il est cependant à noter que dans les lagunes oligo et méso-halines, l'effet de la salinité peut être confondu avec celui de l'eutrophisation, dont l'état est structurellement plus dégradé (Grillas et al. 2016) ;
- les variations d'abondance peuvent aussi être liées au succès du recrutement, qui est très dépendant de l'état des géniteurs (âge, état physiologique, niveau de réserves, déclenchement émission des gamètes) et des paramètres environnementaux au moment du recrutement (i.e. au printemps). Les phénomènes d'hypoxie et d'anoxie peuvent également influencer les abondances de macrofaune (NB : dans le cadre des données RSL, RLC et DCE, les prélèvements de macrofaune ont lieu au printemps donc dans la majorité des cas avant les hypoxies estivales ; l'effet d'éventuelles hypoxies estivales serait donc visible au printemps de l'année suivante. Enfin, les variations d'abondance peuvent être expliquées par des interactions inter et intra-spécifiques au sein de la communauté de macrofaune.

3.2.6 Dynamique temporelle des relations entre l'environnement et la macrofaune benthique – approche fonctionnelle

Les deux premiers axes de l'interstructure, issue de l'analyse STATICO, représentent respectivement 37.5 % et 23.7 % de la variabilité totale. Les quatre périodes sont corrélées positivement et situées du côté positif de l'axe 1 (Figure 3.14a). Les périodes P3 et P4 ont le poids le moins important dans la définition du tableau compromis (Figure 3.14b).

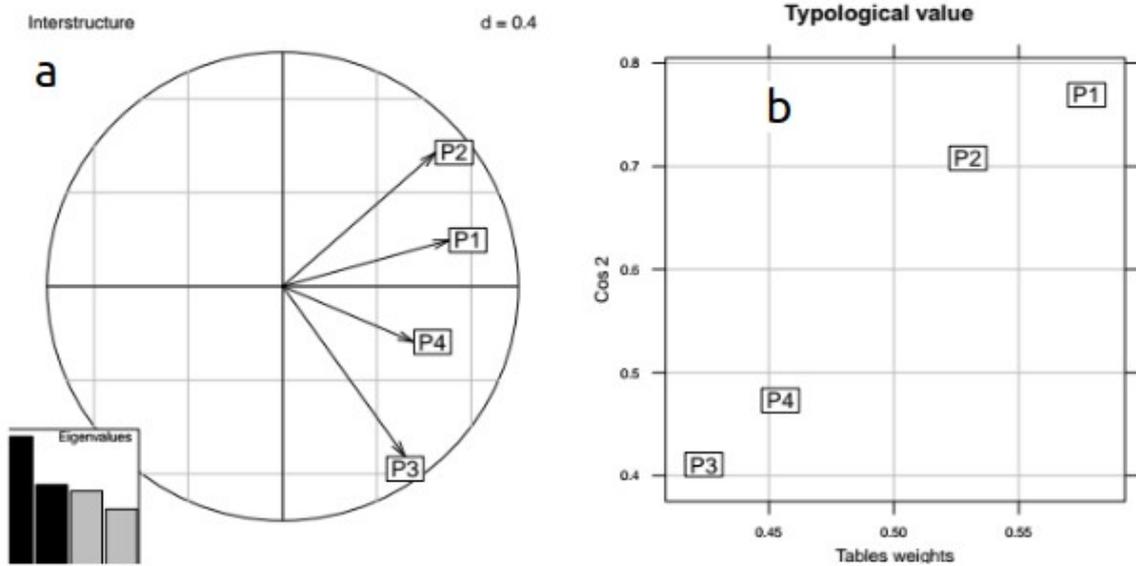


Figure 3.14: Interstructure de l'analyse STATICO (a) et poids de chaque période dans la définition de la carte des compromis (b).

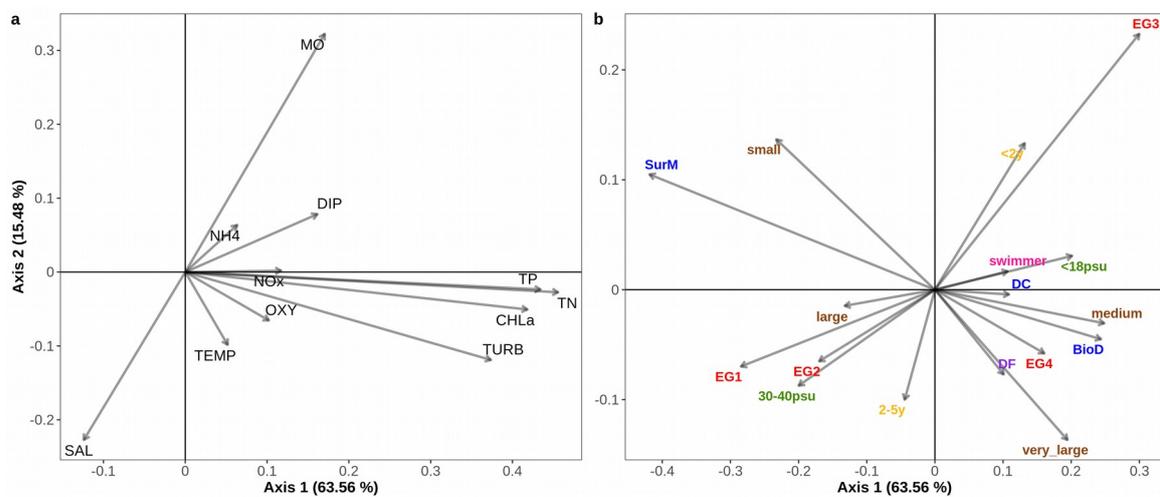


Figure 3.15: Analyse du compromis de l'analyse STATICO (axes 1 et 2). (a) Projection des variables environnementales, (b) projection des modalités de traits dont la composante sur les axes 1 ou 2 supérieure à $|0.1|$.

Les deux premiers axes de l'analyse du tableau croisé compromis, issu de l'analyse STATICO, représentent 63.6 et 15.5 % de la variabilité totale (Figure 3.15).

Le premier axe de l'analyse du compromis entre modalités de traits et paramètres environnementaux est très similaire à celui du compromis taxons-environnement. La part de variabilité expliquée par ce premier axe est cependant plus élevée que celle s'appuyant sur l'approche taxonomique (respectivement 63,6% contre 47,6%). Il exprime un gradient d'eutrophisation croissant de gauche à droite impliquant TURB, CHLa, TN, TP. Une salinité moyenne (SAL) plus élevée s'oppose aux conditions eutrophes (Figure 3.15a). Les principales modalités de traits typiques des conditions eutrophes, à droite

de l'axe 1, sont : les tailles moyennes et très grandes (« medium » et « very large »), le mode d'alimentation dépositivore (DF), la mobilité nageur (« swimmer »), le remaniement des sédiments de type « Biodiffuseur » (BioD) et « Convoyeur de fond » (DC), le groupe écologique EG4 et la salinité de présence <18 (Figure 3.15b). A l'opposé, les modalités typiques de conditions oligotrophes sont : les grandes tailles (« large »), la longévité de 2 à 5 ans, les groupes écologiques EG1 et EG2 et la salinité de présence de 30 à 40.

L'axe 2, quant à lui, est relatif à la MO qui s'oppose également à la salinité moyenne (SAL, Figure 3.15b). Les modalités associées à MO sont le groupe écologique EG3 et la longévité <2 ans.

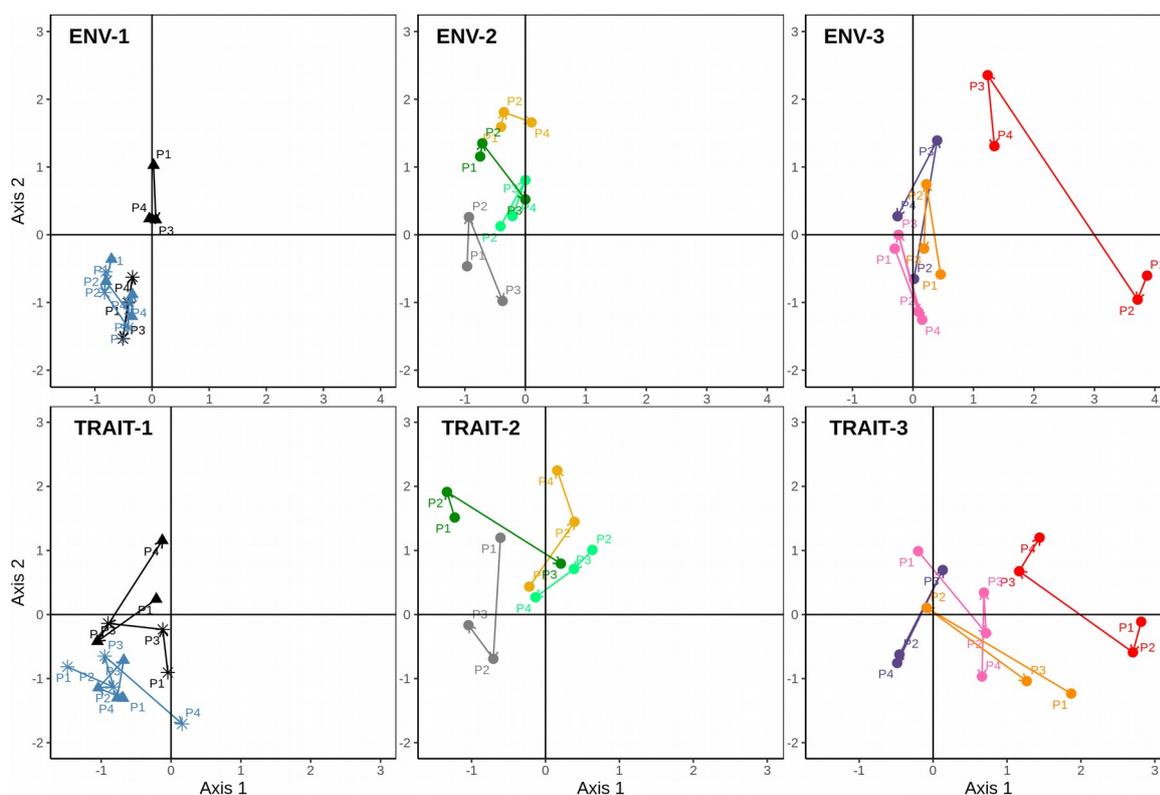


Figure 3.16: Trajectoires représentant les dynamiques temporelles selon leurs paramètres environnementaux (figures du haut, ENV-1 à ENV-3) et selon leurs traits biologiques dominants (figures du bas, TRAIT-1 à TRAIT-3) pour les stations Bages Nord (triangle noir), Bages Sud (étoile noire), Leucate Nord (triangle bleu), Leucate Sud (étoile bleue), Biguglia (jaune), Diana (gris), La Palme (vert clair), Urbino (vert foncé), Berre (violet), Méjean (rouge), Prévost (rose) et Vic (orange) sur les axes du compromis issu de l'analyse STATICO. Pour chaque station, des flèches relient les périodes d'échantillonnage dans l'ordre chronologique (P1 à P4).

Les abondances relatives des taxons, selon les modalités des traits biologiques identifiées comme étant les mieux représentées sur les axes 1 et 2 de l'analyse du compromis ont été extraites afin d'étudier leur évolution temporelle. Les modalités des traits avec des coordonnées positives sur les axes 1 et 2 de l'analyse du compromis, associées à des niveaux élevés de TN, TP, CHLa, TURB et MO, et donc à des conditions eutrophes, sont représentées

en Figure 3.17a. Les modalités des traits avec des coordonnées négatives sur les axes 1 et 2, qui sont associées à des conditions oligotrophes, sont représentées en Figure 3.17b.

Du fait de la similarité du gradient d'eutrophisation issue des analyses STATICO, les trajectoires des stations selon les paramètres environnementaux et selon les traits dominants (Figure 3.16) sont assez proches de celles mises en évidence précédemment avec l'approche taxonomique (Figure 3.8). On note cependant des trajectoires moins étendues selon les paramètres de la macrofaune benthique dans le cas de l'approche fonctionnelle pour les stations LAP et MEJ, qui évoluent beaucoup moins le long du deuxième axe (respectivement dans le sens positif et négatif). Ces différences peuvent s'expliquer par les différentes variables s'exprimant sur l'axe 2 : teneurs en NH_4 et DIP dans l'approche taxonomique et en MO dans l'approche fonctionnelle.

La Figure 3.17 représente l'évolution temporelle, des périodes P1 à P4, des abondances relatives des modalités des traits biologiques. On observe une augmentation des abondances relatives des modalités associées à un état plus eutrophe pour les stations URB et BIG (de P1 à P4) et une diminution pour les stations LAP, MEJ et PRE (de P2 à P4) (Fig. 3.17a). On note au contraire une augmentation des abondances relatives des modalités associées à un état plus oligotrophe pour les stations LAP et MEJ (de P2 à P4) et une diminution pour les stations BIG, PRE et URB (de P1 à P4) (Fig. 3.17b).

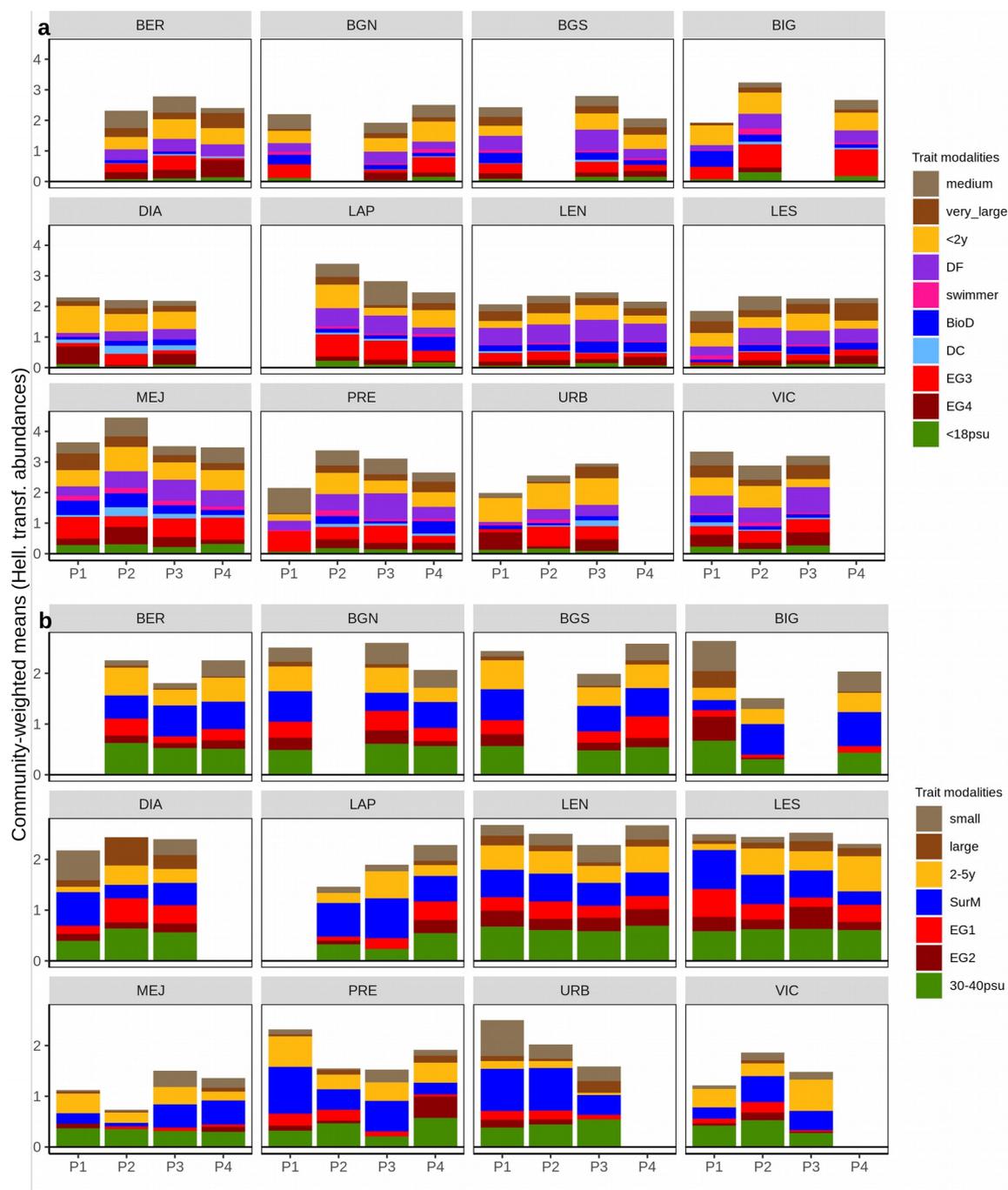


Figure 3.17: Evolution temporelle, des périodes P1 à P4, des abondances relatives des modalités des traits biologiques (Community weighted means, CWM calculées à partir des abondances moyennes des espèces transformées avec transformation de Hellinger, la somme des CWM d'un trait donné à une station et à une période données est égale à 1) indiquant un état plus eutrophe (a) et un état plus oligotrophe (b) au niveau de 12 stations lagunaires. Les modalités indicatrices ont été identifiées à partir de l'analyse du compromis (Figure 3.15). L'absence de barre au niveau d'une période pour une station indique l'absence d'échantillonnage à cette période (voir tableau 3.1).

4 Distribution spatiale de la macrofaune benthique au sein des lagunes méditerranéennes

Ce chapitre traite de la variabilité intra-lagunaire de la distribution de la macrofaune benthique. Il vient compléter les chapitres 2 et 3, qui explorent le lien entre variabilité spatiale (inter-lagunaire) et temporelle (inter-annuelle) des conditions environnementales à l'échelle de la façade méditerranéenne française et distribution de la macrofaune benthique. A cette échelle spatiale, il est possible de dissocier l'effet de certains facteurs [abiotiques (salinité, profondeur, granulométrie...) et biotiques (interactions intra- et inter-spécifiques)], qu'ils soient naturels ou anthropiques, sur la distribution des espèces.

Il est aujourd'hui établi que les lagunes méditerranéennes sont constituées d'une mosaïque d'habitats inter-connectés (Menu et al., 2019), créant des conditions environnementales locales qui structureraient la distribution de la macrofaune benthique dans les lagunes (Meerhoff et al., 2013 ; Sfriso et al., 2001). Le développement de macrophytes sur le sédiment contribue à renforcer cette hétérogénéité, en modifiant d'une part la sédimentation et l'érosion du sédiment et d'autre part le niveau d'oxygénation du sédiment, dans le cas des phanérogames marines. D'un point de vue physico-chimique, le degré de confinement hydrologique de certaines zones au sein des lagunes, en influençant la salinité (Fiandrino et al., 2017), pourrait affecter la distribution de certaines espèces.

4.1 Méthodologies

4.1.1 Emprise spatiale de l'étude

Ne concernant que respectivement 10 et 9 stations réparties spatialement au sein des lagunes de La Palme et de l'Or, les seules données de macrofaune benthique collectées dans le cadre de la DCE étaient insuffisantes pour étudier la distribution de la macrofaune à l'échelle intra-lagunaire. Le jeu de données a donc été complété par la collecte d'échantillons benthiques en 31 stations en 2018 dans la lagune de Bages-Sigean et en 10 stations dans la lagune du Prévost en 2019. Ces quatre lagunes méditerranéennes permettent de couvrir une large gamme de caractéristiques hydro-morphologiques et physico-chimiques (Tableau 4.1).

Tableau 4.1: Caractéristiques hydro-morphologiques, salinité et état trophique des lagunes de l'or, La Palme, Prévost et Bages

LAGUNE	SURFACE LAGUNE (km ²)	CONNEXION À LA MER	APPORTS PRINCIPAUX	MIN-MAX (MOYENNE) SALINITÉ ESTIVALE (2005-2018)	ÉTAT COLONNE D'EAU DCE (Hydrologie)	MIN-MAX (MOYENNE) CHLOROPHYLLE a ESTIVALE (2005-2018)
Or	31,31	Indirecte via le port de Carnon	Canal du Rhône à Sète au Sud + Rivières au nord et à l'est	10,0 – 32,7 (21,72)	Mauvais (2007-2012) Mauvais (2013-2018)	1,29 – 141,59 (31,71)
La Palme	6,94	Temporaire à l'Est, fonctionnement naturel du grau	systèmes karstiques	15,7 – 57,2 (31,46)	Très Bon (2007-2012) Bon (2013-2018)	0,16 – 10,64 (1,13)
Prévost	2,46	Permanente au Sud via un grau	canal du Rhône à Sète au nord	23,8 – 44,0 (36,60)	Mauvais (2007-2012) Mauvais (2013-2018)	0,69 – 67,47 (7,35)
Bages	37,05	Permanente au Sud via Port-la-Nouvelle	rivières surtout au nord	18,6 – 41,6 (31,49)	Très Bon (2007-2012) Très Bon (2013-2018)	0,15 – 20,42 (1,92)

4.1.2 Macrofaune benthique

Dans les lagunes de La Palme et de l'Or en 2008, les prélèvements des échantillons ainsi que leur traitement ont été effectués en suivant le protocole DCE décrit dans les parties 2 et 3 de ce document et rappelé dans le tableau 4.2. Dans les lagunes de Bages-Sigean en 2018 et du Prévost en 2019, trois carottes (20 cm de diamètre) ont été prélevées sur respectivement 31 et 10 stations réparties dans chacune de ces lagunes (Tableau 4.2).

Tableau 4.2: Description de la méthode d'échantillonnage de la macrofaune benthiques pour les lagunes de l'Or, de la Palme, de Bages-Sigean et du Prévost.

LAGUNE	ANNÉE	MOIS	MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE	PROTOCOLE	SURFACE DE SEDIMENT ECHANTILLONNÉE PAR REPLICAT	NOMBRE DE STATION	REMARQUES
Or	2008	Avril	Benne Eckman-Birge	3 réplicats par station et chaque réplicats = pool de 4 bennes	0,09 m ²	9	
La Palme	2008	Avril	Benne Eckman-Birge	3 réplicats par station et chaque réplicats = pool de 4 bennes	0,09 m ²	10	
Prévost	2019	Juin	Carottier à main de 20 cm de diamètre en plongée	3 réplicats par station	0,031 m ²	10	2 réplicats de la station 2 ne contenait pas d'organismes
Bages	2018	Juin	Carottier à main de 20 cm de diamètre en plongée	3 réplicats par station	0,031 m ²	31	29 stations avec 3 réplicats et 2 stations avec 2 réplicats (BGS 27bis et BGS 29)

Dans ces quatre lagunes, les stations ont été réparties selon une grille régulière de façon à couvrir l'ensemble de la masse d'eau. Ces stations de prélèvement correspondent aux stations de prélèvement des macrophytes et du sédiment fréquemment échantillonnées dans le cadre du Réseau de Suivi Lagunaire et de la Directive Cadre sur l'Eau (Figures 4.1, 4.2, 4.3 et 4.4).

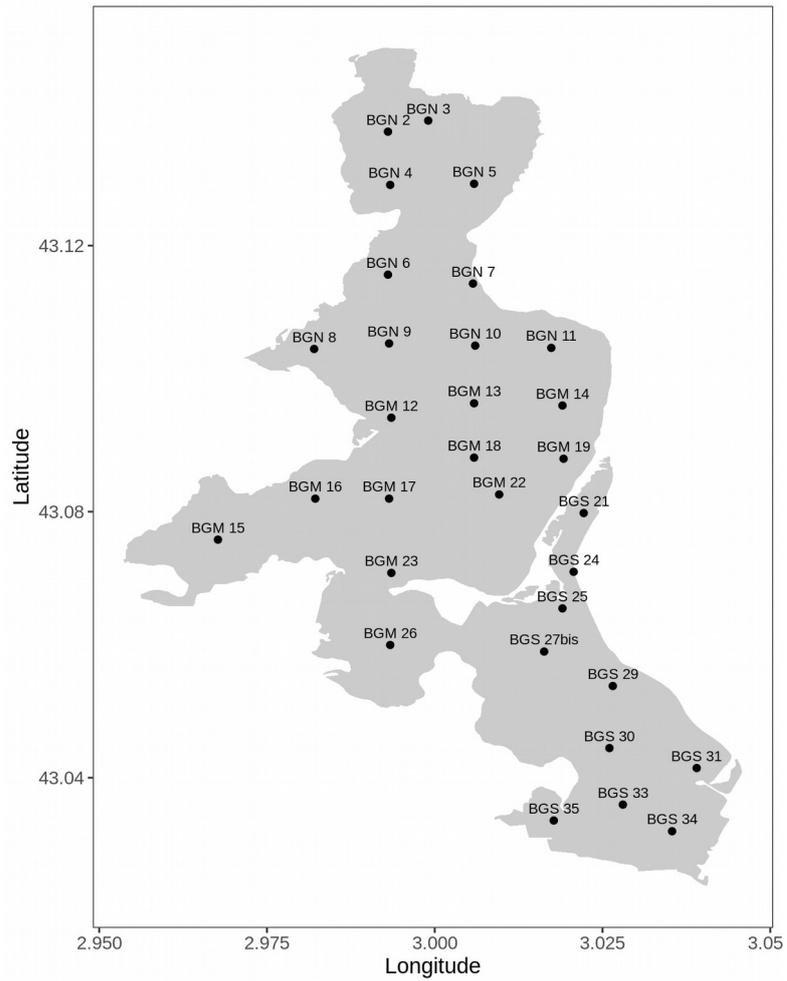


Figure 4.1: Carte des 31 stations échantillonnées et analysées dans la lagune de Bages-Sigean. Les noms des stations sont indiquées avec BGN = Bages Nord, BGM = Bages Milieu et BGS = Bages Sud.

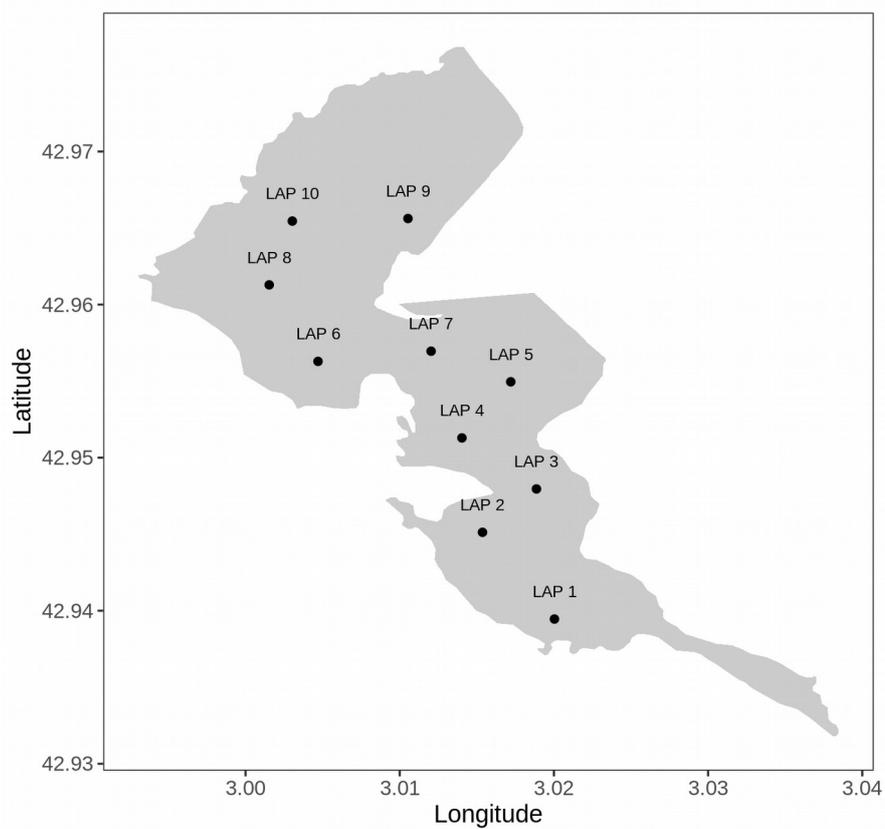


Figure 4.2: Carte des 10 stations échantillonnées et analysées dans la lagune de la Palme (LAP)

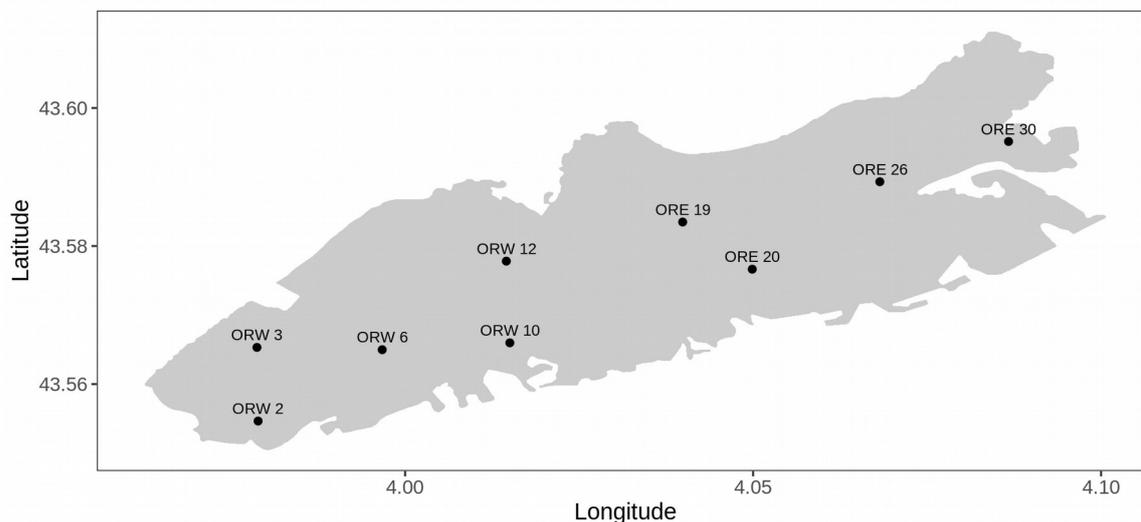


Figure 4.3: Carte des 9 stations échantillonnées et analysées dans la lagune de l'Or. Les noms des stations sont indiquées avec ORE = Or Est et ORW = Or Ouest.

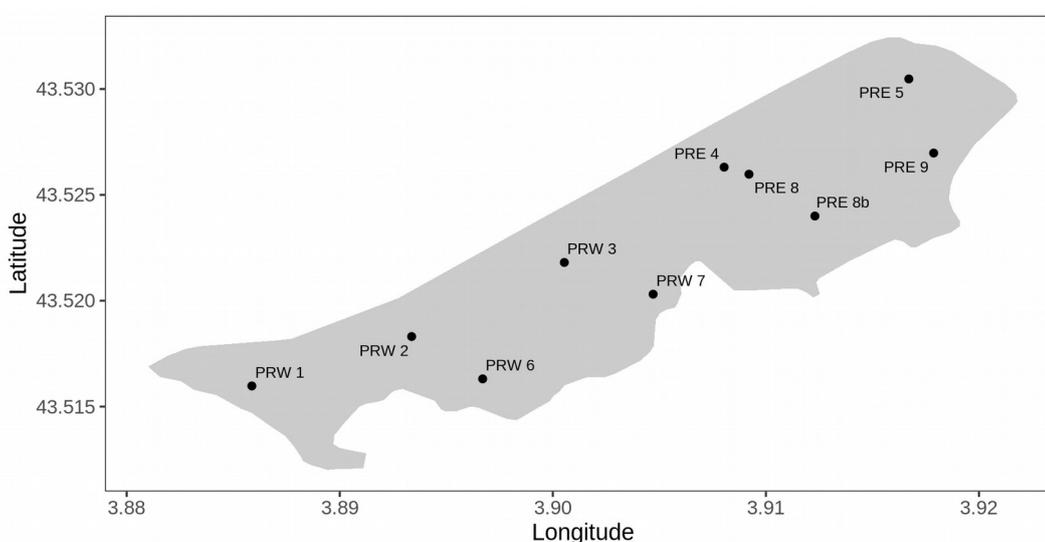


Figure 4.4: Carte des 10 stations échantillonnées et analysées dans la lagune du Prévost. Les noms des stations sont indiquées avec PRE = Prévost Est et PRW = Prévost Ouest.

4.1.3 Données environnementales

Les données environnementales utilisées pour l'analyse sont décrites dans le tableau 4.3. Elles sont issues de données collectées aux stations étudiées (granulométrie, taux de matière organique, recouvrement en macrophytes) ou au niveau du bassin (salinité, température de l'eau, état trophique). La couverture végétale ainsi que la richesse spécifique en macrophyte sont estimées selon la méthode DCE décrite dans Le Fur et al. (2018). L'hydrodynamisme ainsi que la quantité de lumière au fond (zone

biologique) ont été estimés au niveau de chacune des stations de prélèvement, selon les méthodes décrites dans Menu et al. (2019).

Tableau 4.3: Définition des paramètres environnementaux considérées avec la source des données utilisées, les années et mois considérées lors du calcul et leur résolution spatiale

VARIABLE	CODE	SOURCE DONNÉES	PÉRIODE PRISE EN COMPTE	DÉFINITION	RÉSOLUTION SPATIALE	INFORMATIONS COMPLÉMENTAIRES
Salinité	SAL	DCE eau	n-2 à n avec n année échantillonnage macrofaune – juin à septembre	Moyenne des salinités estivales	lagune ou bassin	
Température de l'eau	TEMP	DCE eau	n-2 à n avec n année échantillonnage macrofaune – juin à septembre	Moyenne des températures estivales	lagune ou bassin	
Substrat (Granulométrie)	SUB	DCE sédiment + MALAG	2005 et 2010 (Or), 2007 (La Palme), 2015 (Bages), 2012 (Prévoist)	% de vase	station	
Matière Organique	OM	DCE sédiment + MALAG	2005 et 2010 (Or), 2007 (La Palme), 2018 (Bages), 2012 (Prévoist)	% de matière organique	station	
Zone biologique	BioZone	CHAMILA	2012 à 2017 – entre mai septembre	Moyenne du % de lumière disponible par rapport à la lumière incidente au niveau de chaque station benthique sur la période considérée	station	Fonction de la turbidité, de la salinité et de la concentration en chlorophyll (pour estimer le K_{PAR}) et de la profondeur
Hydrodynamisme	HYDRO	CHAMILA	2012 à 2017 – entre mai septembre	Tension de cisaillement au fond estimée par les vitesses orbitales sur la période totale de vent établi	station	Fonction de la profondeur de la masse d'eau, de la durée, de l'intensité et de la direction de l'épisode de vent et du fetch (distance à la côte)
Etat trophique	CHLa	DCE eau	n-2 à n avec n année échantillonnage macrofaune – juin à septembre	Moyenne des concentrations estivales en chlorophyll a	lagune ou bassin	
Macrophytes	Macrophytes	DCE macrophytes	2007 et 2010 (Or), 2007 et 2010 (La Palme), 2018 (Bages), 2019 (Prévoist)	Recouvrement total - Richesse taxonomique - Richesse des morphotypes - Équitabilité des morphotype (Piérou)	station	

4.1.4 Analyses des données

Les abondance relatives et des indices taxonomiques sont calculés pour chaque réplikat puis moyennés sur les réplikats.

Tous les taxons ont été pris en compte pour le calcul de l'abondance relative des grands groupes taxonomiques (Bivalve, Gastéropode, Polychète, Oligochète, Crustacé, Phoronida, Actiniaria, Chironomidae et autres). Les taxons « Autre » sont constitués des groupes définis dans le tableau 4.4.

Tableau 4.4: Taxons présents dans le groupe « Autre » pour chaque lagune

LAGUNE	ANNÉE	TAXONS DANS LE GROUPE « AUTRE »
Or	2008	
La Palme	2008	Platyhelminthe
Prévoist	2018	Nemertea - <i>Lepidochitona cinerea</i> - <i>Amphipholis squamata</i>
Bages	2019	Platyhelminthe - Nemertea - Pycnogonida - Polyplacophora - Ophiuroidea

Les indices taxonomiques suivants ont été calculés pour décrire la structure des communautés benthiques de ces quatre lagunes :

- la richesse spécifique (nombre de taxons),
- l'indice de Margalef (richesse spécifique corrigée par l'effort d'échantillonnage représenté par l'abondance totale de macrofaune du réplikat),
- l'indice de Shannon (H'),
- l'exponentiel de l'indice de Shannon (N1),
- l'indice de Piélou ($H' / H' \text{ max}$ avec $H' \text{ max}$ calculé à l'échelle de la lagune),
- l'inverse de l'indice de Simpson (N2)

Les groupes « Amphipoda indéterminé », « Bivalvia ind. », « Gastropoda ind. », « Cumacea ind. », « Copepoda ind. », « Polychaeta ind. » ont été supprimés. Les groupes « Oligochaeta », « Chironomidae », « Platyhelminthes », « Actiniaria », « Mysida », « Nemertea », « Pycnogonida » ont en revanche été conservés.

Les données taxonomiques ont enfin été croisées avec les données environnementales *via* une RDA réalisée à l'échelle de chaque lagune. Concernant les données environnementales, les variables conservées varient selon la lagune :

- Bages : salinité moyenne, température moyenne, concentration en chlorophylle a moyenne, lumière au fond, hydrodynamisme, taux de matière organique et couverture végétale (recouvrement, fréquence des morphotypes et indice de Piélou)
- La Palme : lumière au fond, taux de matière organique et couverture végétale (recouvrement, fréquence des morphotypes, richesse spécifique)
- Or : lumière au fond, hydrodynamisme, taux de matière organique et couverture végétale
- Prévost : lumière au fond, hydrodynamisme, taux de matière organique et couverture végétale (recouvrement, fréquence des morphotypes, richesse spécifique et indice de Piélou)

Après vérification de la significativité de la RDA (fonction « `anova(rdaAll)` »), la sélection de variables est effectuée à l'aide de la fonction « `ordiR2step` » (voir méthodologie partie 2.1).

4.2 Résultats

4.2.1 Cartographie de l'environnement benthique

4.2.1.1 Lagune de Bages-Sigean

En dépit d'un affinement du sédiment selon un gradient sud-nord, la granulométrie dans la lagune de Bages-Sigean est relativement homogène (Figure 4.5). Les sédiments sont majoritairement vaso-sableux (bien que pouvant localement évoluer vers des sédiments sablo-vaseux). Toutefois, en quelques stations situées sur la cote orientale (notamment à l'est de l'île de la Planasse), le sédiment devient plus sableux. Les teneurs en matière organique, qui fluctuent entre 0,5 % et 8,8 %, reflètent la composition sédimentaire (Figure 4.6). Elles suivent globalement un gradient d'augmentation sud-nord, même si, ponctuellement, en réponse à un enrichissement en fractions pélitique ou sableuse, les valeurs peuvent dévier de cette tendance. Les valeurs les plus élevées sont observées au nord de la lagune et à l'est de l'île de la Planasse.

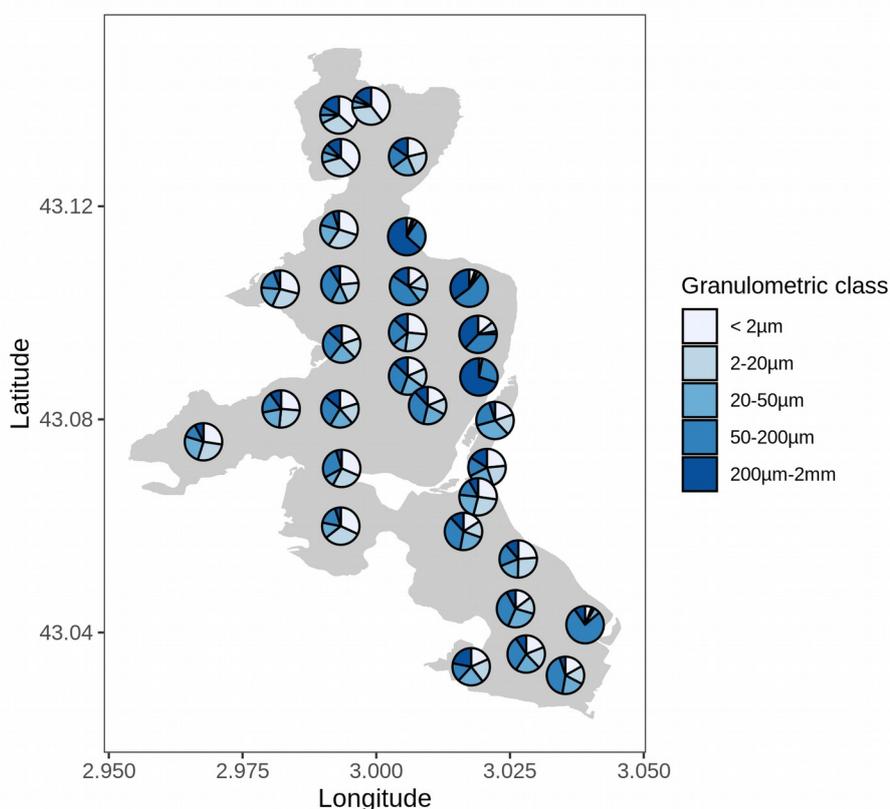


Figure 4.5: Classes granulométriques du sédiment mesurées en 2015 aux 31 stations de la lagune de Bages.

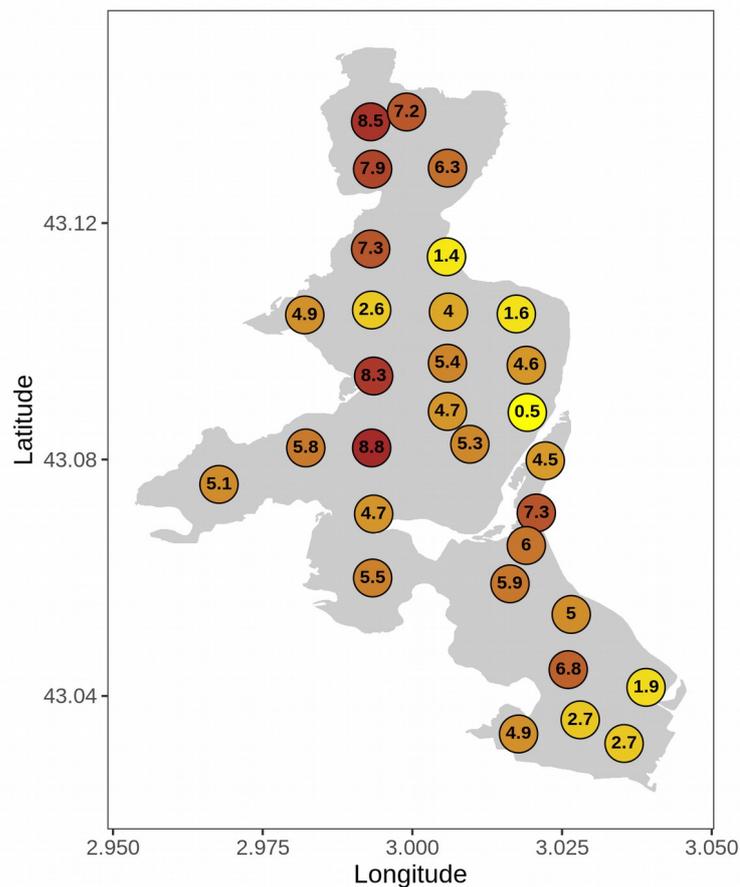


Figure 4.6: Contenu en matière organique du sédiment (%) mesurées en 2018 aux 31 stations de la lagune de Bages indiquée sous forme numérique et visuelle à l'aide de couleur dans les tons de jaune pour des contenus faibles et dans les tons de marron pour des contenus forts.

La couverture par les macrophytes est importante, 18 stations présentent une couverture de 100 % et seules quatre stations arborent une couverture inférieure à 25 % (Figure 4.7). Les phanérogames sont largement dominantes dans la partie sud de la lagune. Dans la partie nord, elles alternent avec les algues rouges. Les nombres d'espèces et de groupes fonctionnels sont maximaux dans la partie centrale de la lagune (entre quatre et neuf espèces, Figures 4.8a et b). L'indice d'équitabilité se distribue de façon hétérogène au sein de la lagune, avec des valeurs plutôt faibles dans la partie sud-est et élevée dans la partie ouest (Figure 4.8c).

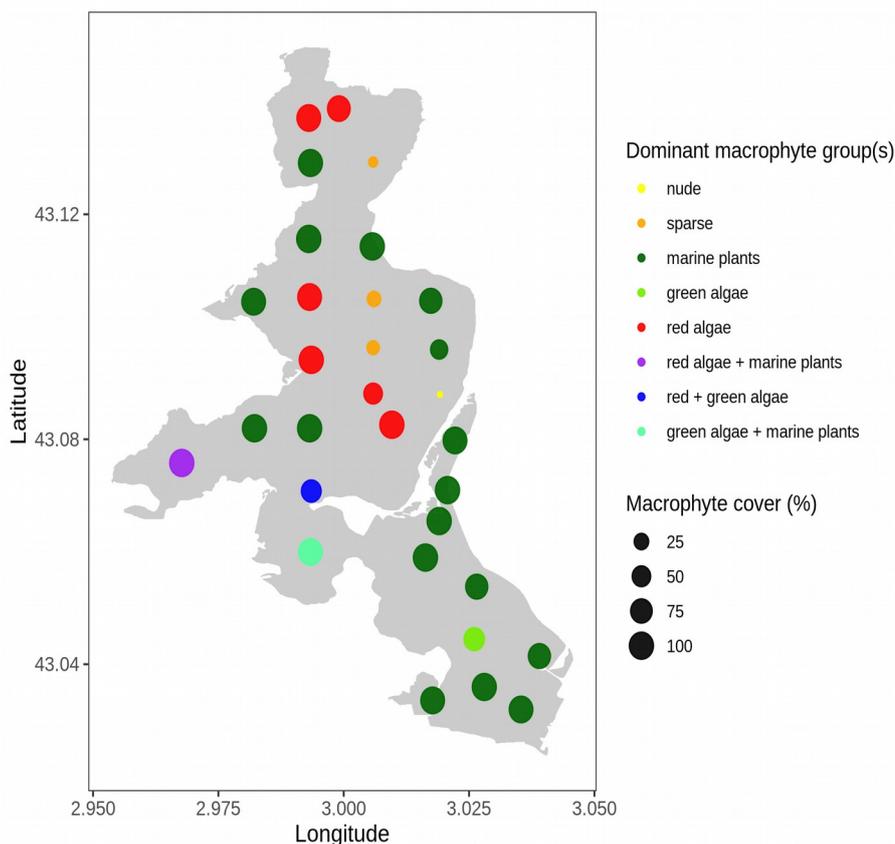


Figure 4.7: Couverture en macrophyte du sédiment (%) indiquée par la taille des cercles et groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) indiqué(s) par la couleur des cercles mesurées en 2018 aux 31 stations de la lagune de Bages. Les groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) sont séparés en «nude» si la couverture totale est égale à 0 %, «sparse» si elle est entre]0-25] % et ensuite décrites comme «marine plants», «green algae», «red algae», «red algae + marine plants», «red + green algae» ou «green algae + marine plants», si elle est supérieure à 25 %.

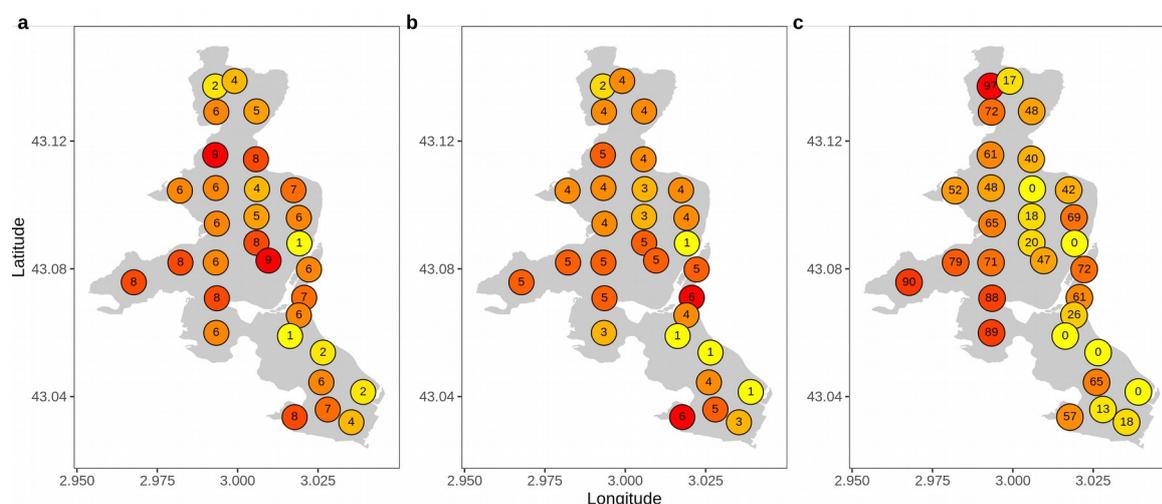


Figure 4.8: Indices de diversité des macrophytes calculés aux 31 stations de la lagune de Bages à partir des données de macrophyte mesurées en 2018. (a) Nombre

d'espèces de macrophytes, (b) nombre de groupes fonctionnels basés sur la morphologie de chaque espèce de macrophyte et (c) indice d'équitabilité de Pielou (%). Une couleur claire indique un indice de valeur faible et une couleur foncée indique un indice d'une valeur élevée.

4.2.1.2 Lagune de La Palme

Le sédiment de la lagune de la Palme est constitué de sables vaseux et de vases sableuses, selon les sites considérés (Figure 4.9). Les sédiments les plus fins, localisés dans le secteur nord-ouest (deux stations) et à l'ouest des îles des sèches (une station), présentent les plus fortes teneurs en matière organique (respectivement 8,5%, 4,5 % et 4,1 %, Figure 4.10). Les teneurs en matière organique aux autres stations restent faibles (<1,7%).

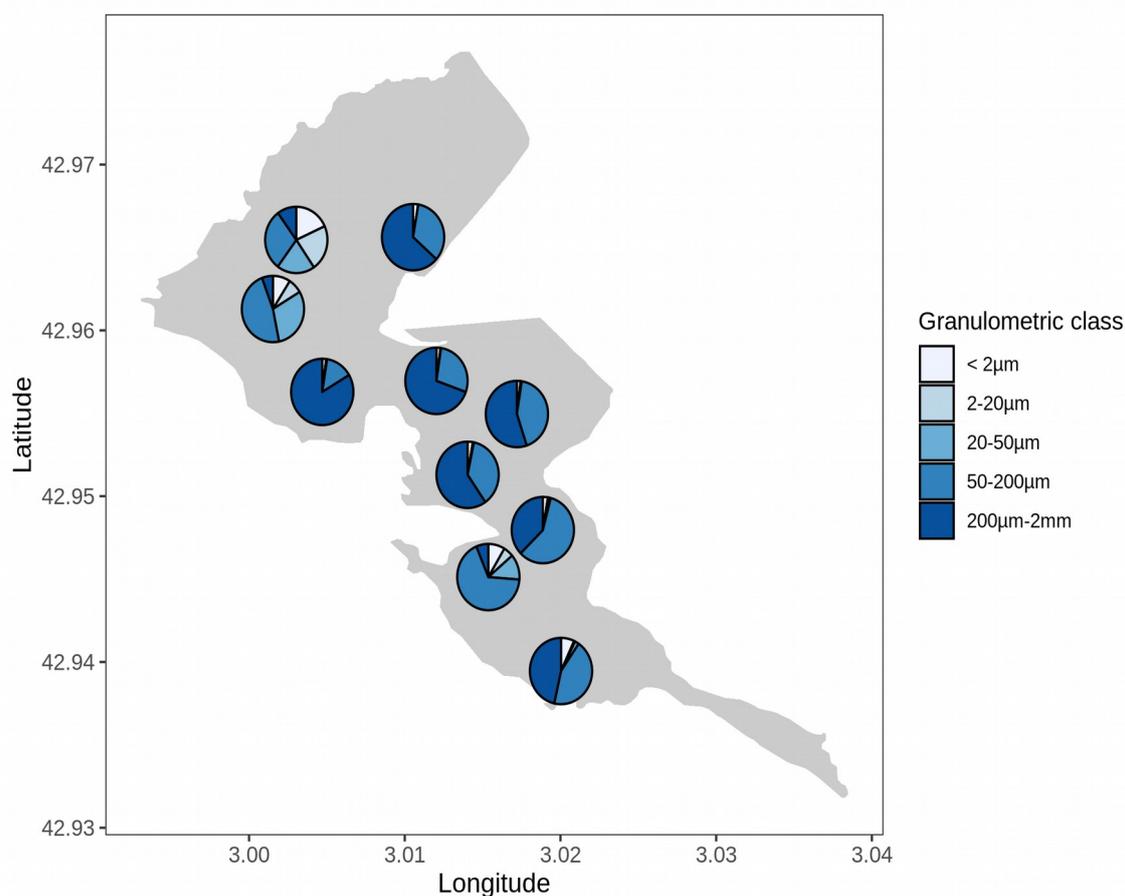


Figure 4.9: Classes granulométriques du sédiment mesurées en 2007 aux 10 stations de la lagune de la Palme.

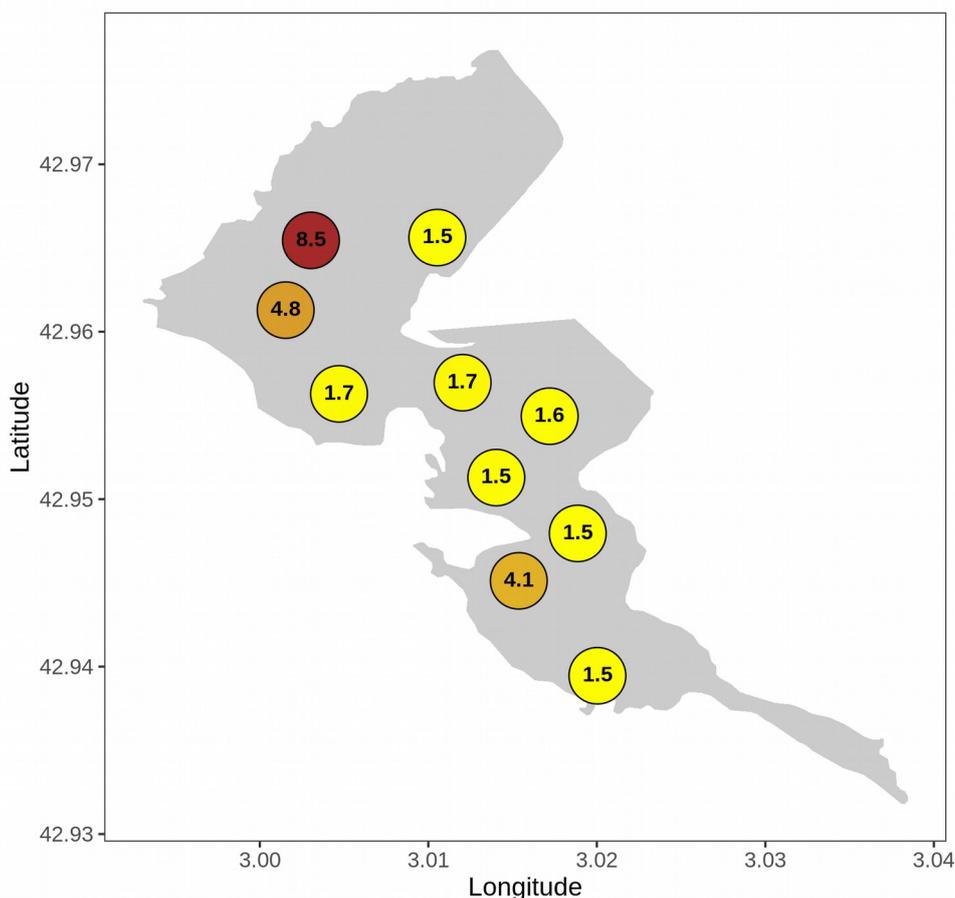


Figure 4.10: Contenu en matière organique du sédiment (%) mesurées en 2007 aux 10 stations de la lagune de la Palme indiquée sous forme numérique et visuelle à l'aide de couleur dans les tons de jaune pour des contenus faibles et dans les tons de marron pour des contenus forts.

En 2007, 60 % des stations avaient une couverture macrophytique supérieure à 75 % contre 40 % en 2010 (Figure 4.11). En 2010, la moitié des stations présentaient un taux de couverture faible (inférieur à 25%). En 2010, les forts taux de couverture étaient dus aux phanérogames. Le nombre d'espèces présentes, assez homogène en 2007 dans l'ensemble de la lagune (5 à 6 espèces) a fortement diminué au nord et au sud. L'évolution des groupes fonctionnels a suivi la même tendance (Figures 4.12).

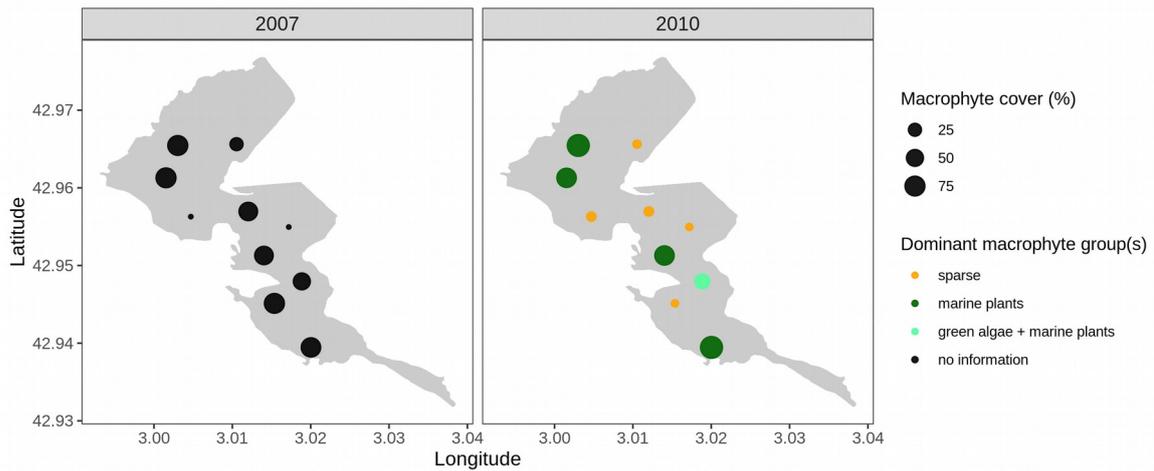


Figure 4.11: Couverture en macrophyte du sédiment (%) indiquée par la taille des cercles et groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) indiqué(s) par la couleur des cercles mesurées en 2007 et en 2010 aux 10 stations de la lagune de la Palme. Les groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) sont séparés en « sparse » si la couverture en macrophytes est entre]0-25] % et ensuite décrites comme « marine plants », « green algae + marine plants » si elle est supérieure à 25 % et comme « no information » en 2007 car aucune information sur le recouvrement de chaque macrophyte n'a été collectée.

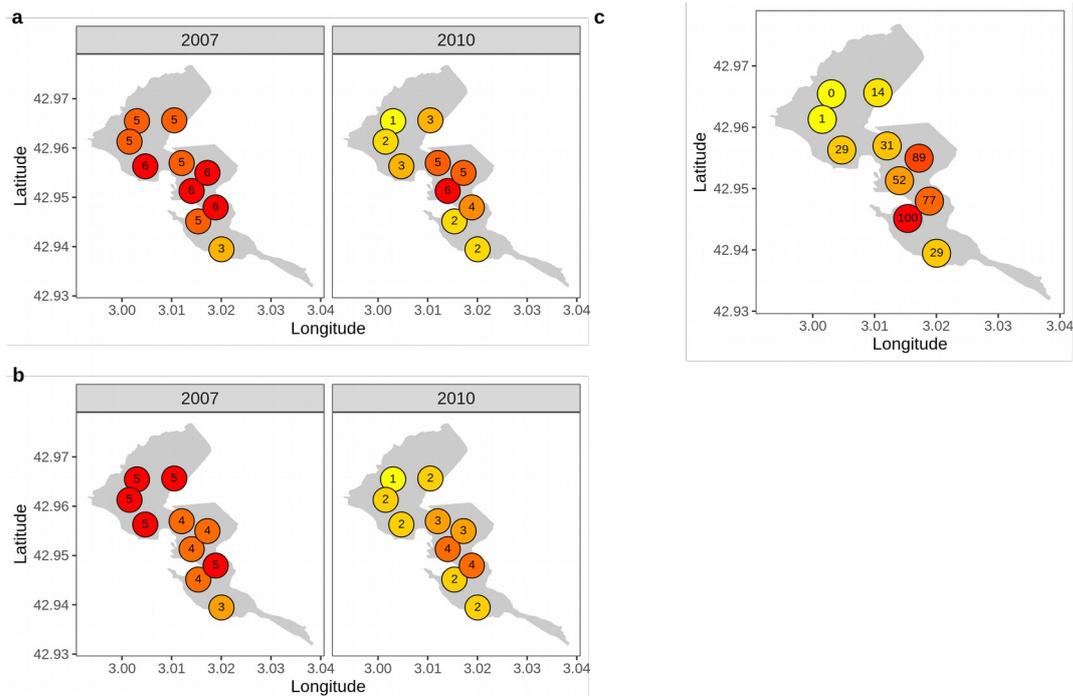


Figure 4.12: Indices de diversité des macrophytes calculés aux 10 stations de la lagune de la Palme à partir des données de macrophyte mesurées en 2007 et 2010. (a) Nombre d'espèces de macrophytes, (b) nombre de groupes fonctionnels basés sur la morphologie de chaque espèce de macrophyte et (c) indice d'équitabilité de Pielou

(%), calculé uniquement en 2010. Une couleur claire indique un indice de valeur faible et une couleur foncée indique un indice d'une valeur élevée.

4.2.1.3 Lagune de l'Or

En 2005 comme en 2010, la granulométrie du sédiment est homogène sur l'ensemble de la lagune (Figure 4.13). Selon les stations, le sédiment se réfère à des vases sableuses. On note très peu d'évolution de la granulométrie entre 2005 et 2010. Les taux de matière organique sont élevés (compris entre 6,2 % et 11,6 % en 2005 et 7,9 % et 17,5 % en 2010) et distribués de façon homogène dans l'ensemble de la lagune (Figure 4.14).

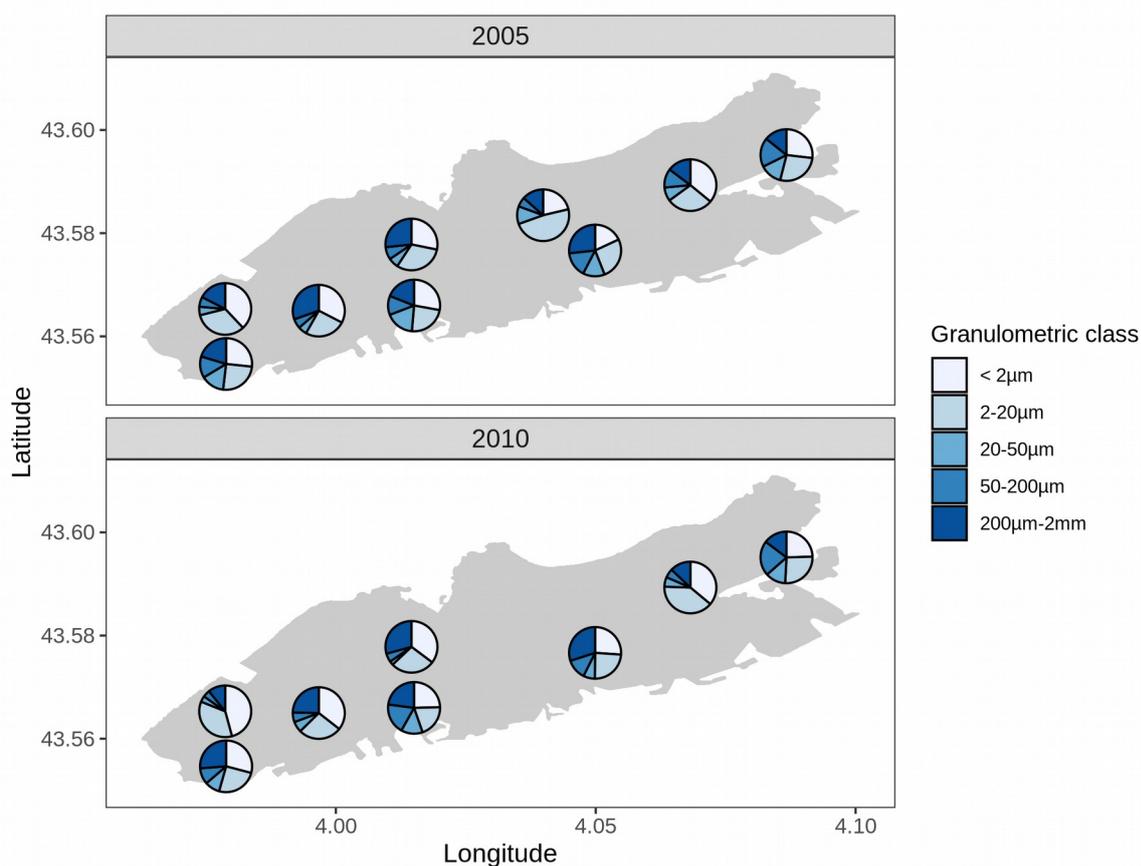


Figure 4.13: Classes granulométriques du sédiment mesurées en 2005 et 2010 aux 9 stations de la lagune de l'Or. NB: une station n'a pas été échantillonnée en 2010.

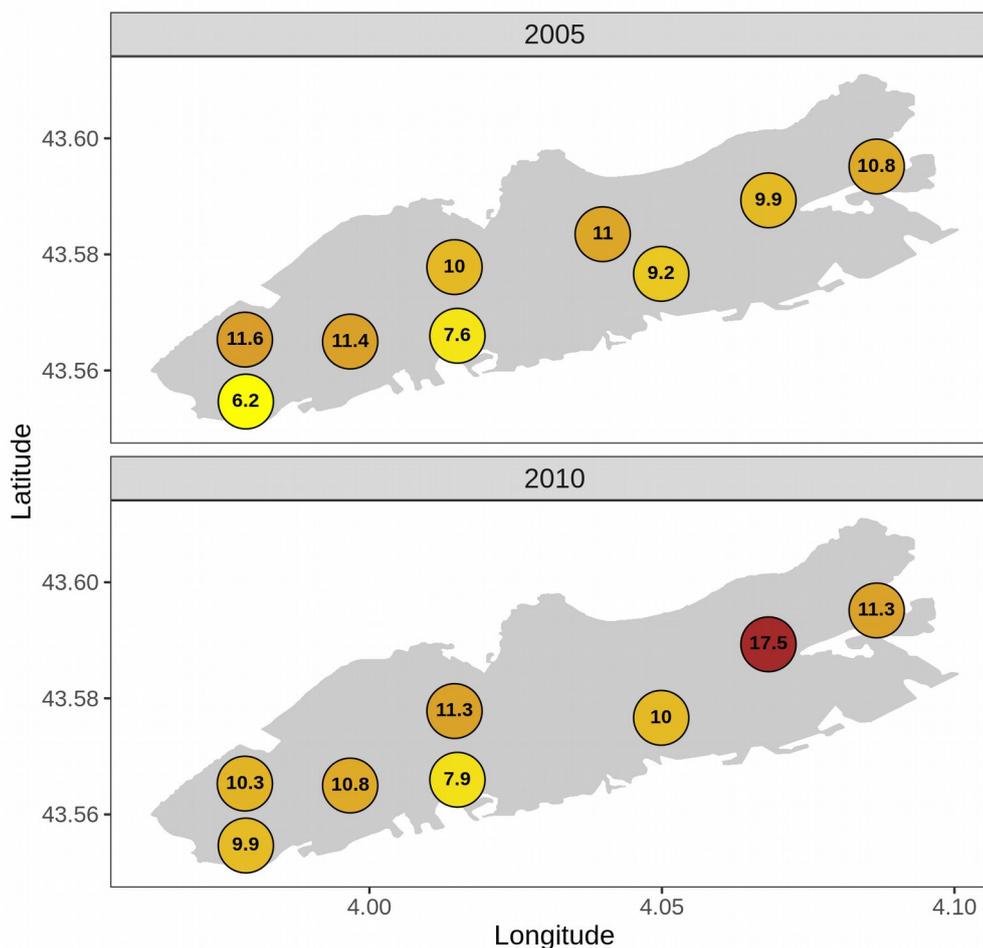


Figure 4.14: Contenu en matière organique du sédiment (%) mesurées en 2005 et 2010 aux 9 stations de la lagune de l'Or. NB: une station n'a pas été échantillonnée en 2010.

La couverture macrophytique est faible, en 2005 comme en 2010 : à ces deux dates, seules deux et trois stations présentent respectivement un recouvrement supérieur à 50 % (Figure 4.15). En 2010, les plus forts taux de recouvrement sont dus à la présence d'algues rouges pour deux stations et de phanérogames pour une station (figure 4.15). Le nombre d'espèces macrophytiques est faible, compris entre 1 et 2 espèces sur la quasi-totalité de la lagune. En 2010, on comptait, à l'est de la lagune, 5 à 6 espèces (Figure 4.16a). En 2005 comme en 2010, le nombre de groupes fonctionnels était également faible, souvent égal à 1 ou 2 (Figure 4.16b).

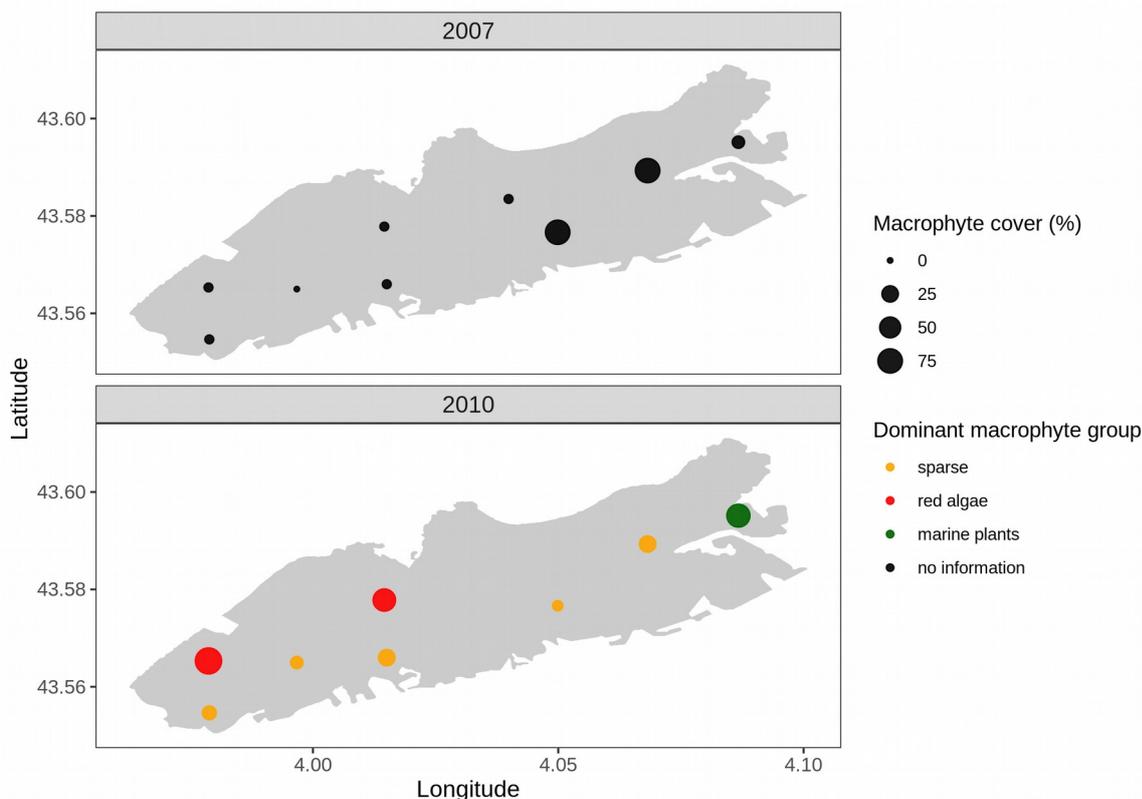


Figure 4.15: Couverture en macrophyte du sédiment (%) indiquée par la taille des cercles et groupe dominant de macrophyte indiqué par la couleur des cercles mesurées en 2007 et 2010 aux 9 stations de la lagune de l'Or. Le groupe dominant de macrophyte est séparé en « sparse » si elle est entre [0-25] % et ensuite décrites comme « red algae » ou « marine plants », si elle est supérieure à 25 % et comme « no information » en 2007 car aucune information sur le recouvrement de chaque macrophyte n'a été collecté.

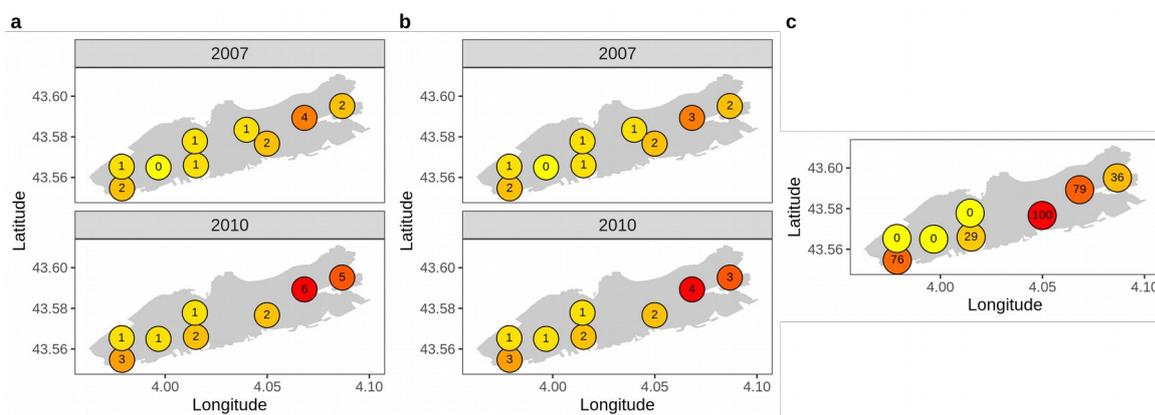


Figure 4.16: Indices de diversité des macrophytes calculés aux 9 stations de la lagune de l'Or à partir des données de macrophyte mesurées en 2007 et 2010. (a) Nombre d'espèces de macrophytes, (b) nombre de groupes fonctionnels basés sur la morphologie de chaque espèce de macrophyte et (c) indice d'équitabilité de Pielou (%), calculé uniquement en 2010. Une couleur claire indique un indice de valeur faible et une couleur foncée indique un indice d'une valeur élevée.

4.2.1.4 Lagune du Prévost

La couverture sédimentaire est assez hétérogène : on rencontre au sein de la lagune des sables fins à moyens (en une station située au sud ouest) et des vases sableuses qui alternent avec des vases plus franches 5 (Figure 4.17). La granulométrie reflète les teneurs en matière organique : les stations les plus vaseuses présentent les teneurs les plus fortes (jusqu'à 10%) et la station la plus sableuse, la teneur la plus faible (3,2%, Figure 4.18).

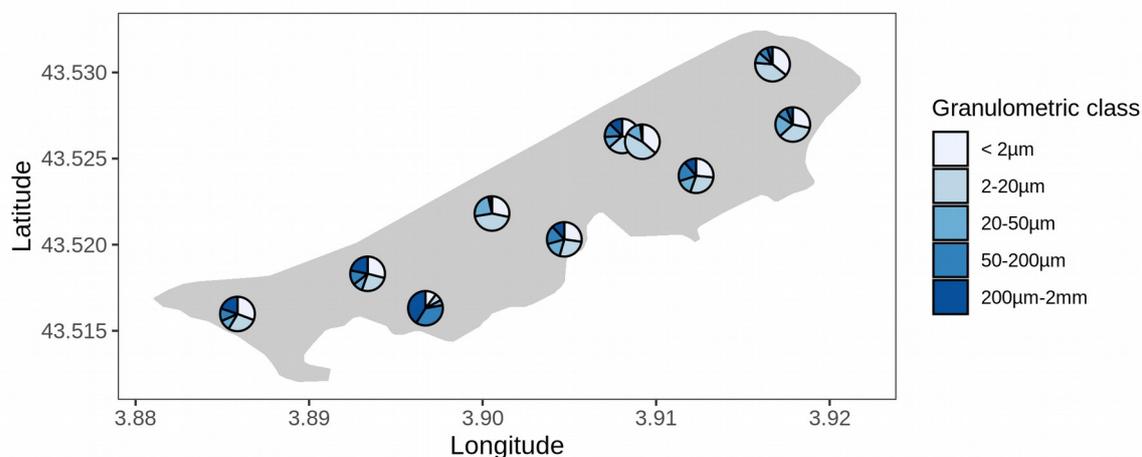


Figure 4.17: Classes granulométriques du sédiment mesurées en 2012 aux 10 stations de la lagune du Prévost.

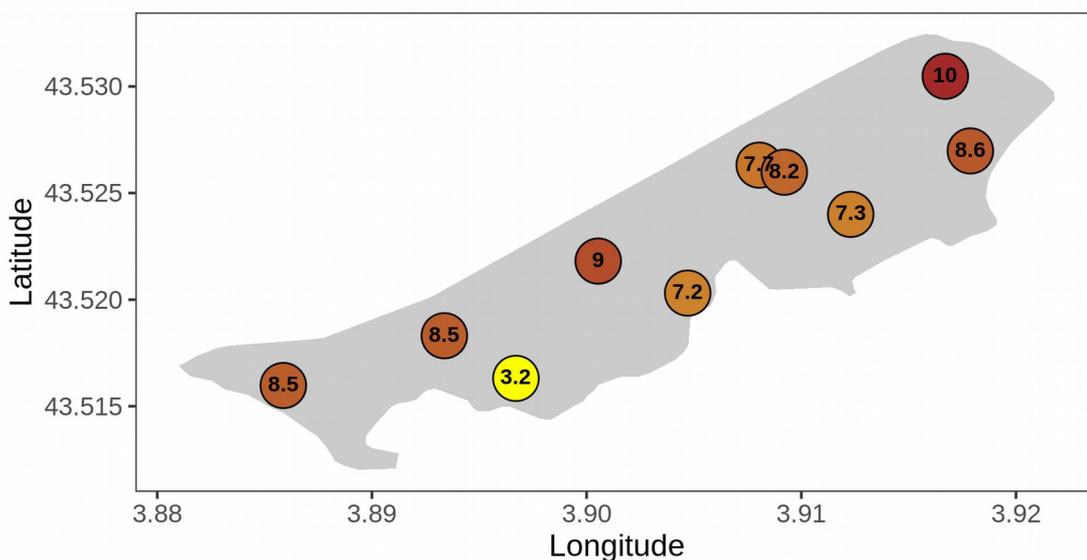


Figure 4.18: Contenu en matière organique du sédiment (%) mesurées en 2012 aux 10 stations de la lagune du Prévost indiquée sous forme numérique et visuelle à l'aide de couleur dans les tons de jaune pour des contenus faibles et dans les tons de marron pour des contenus forts.

La couverture macrophytique est forte : huit des dix stations présentent une couverture totale (100%), due à la présence d'algues vertes pour 7 de ces 8 stations (Figure 4.19). Le nombre d'espèces de macrophytes varie entre

3 et 7, sans suivre de patron particulier de distribution. Le nombre de groupes fonctionnels est, pour sa part, compris entre 1 et 4 (Figure 4.20).

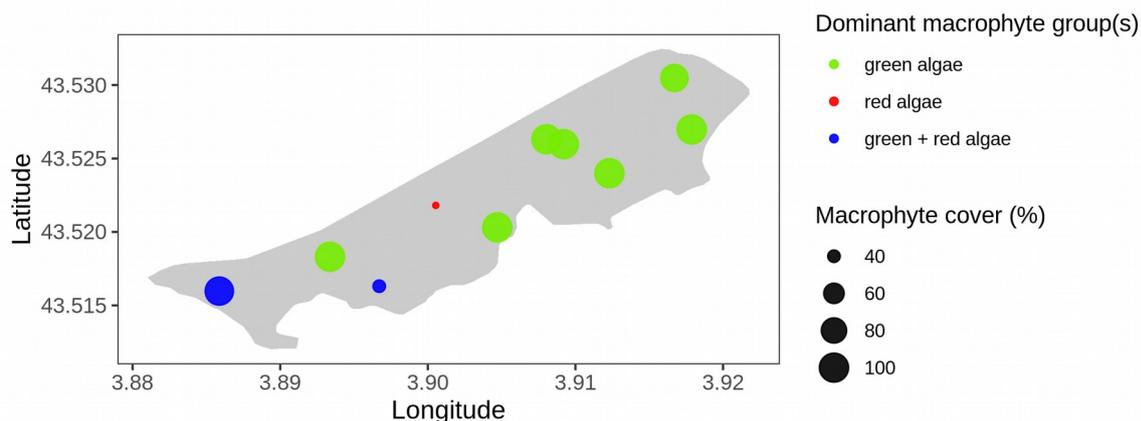


Figure 4.19: Couverture en macrophyte du sédiment (%) indiquée par la taille des cercles et groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) indiqué(s) par la couleur des cercles mesurées en 2019 aux 10 stations de la lagune du Prévost. Les groupe(s) dominant(s) de macrophyte(s) sont décrits comme « red algae », « green + red algae », ou « green algae » si la couverture en macrophyte est supérieure à 25 %.

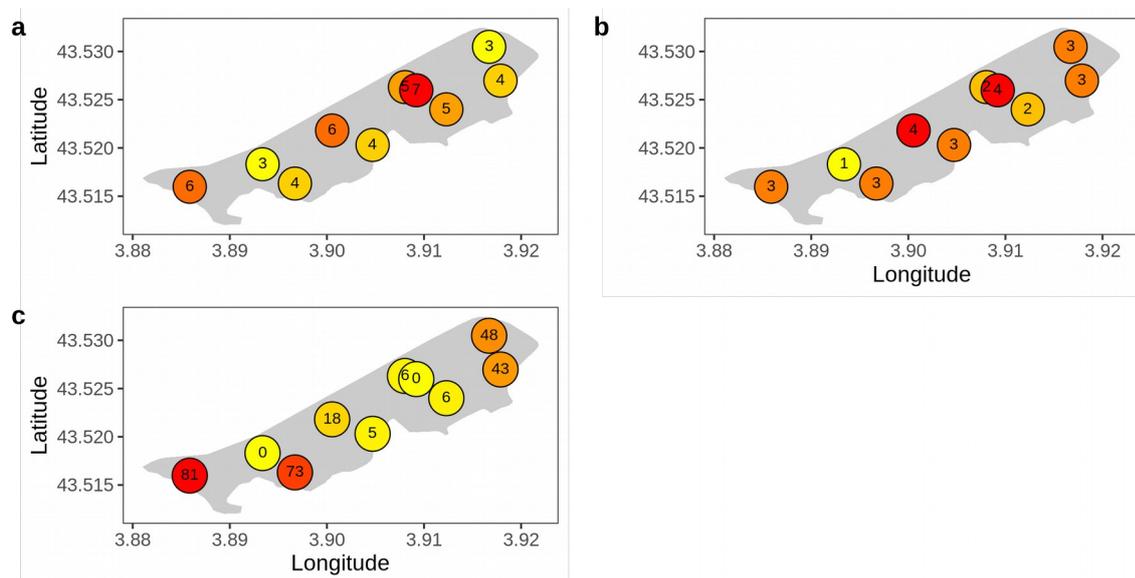


Figure 4.20: Indices de diversité des macrophytes calculés aux 10 stations de la lagune du Prévost à partir des données de macrophyte mesurées en 2019. (a) Nombre d'espèces de macrophytes, (b) nombre de groupes fonctionnels basés sur la morphologie de chaque espèce de macrophyte et (c) indice d'équitabilité de Pielou (%). Une couleur claire indique un indice de valeur faible et une couleur foncée indique un indice d'une valeur élevée.

4.2.2 Densité composition et indices taxonomiques de la macrofaune benthique

4.2.2.1 Lagune de Bages-Sigean

La faune est dominée par les mollusques bivalves dans la quasi-totalité de la lagune. La contribution des annélides polychètes, second groupe représenté, augmente selon un gradient nord-sud (Figure 4.21). Le troisième groupe les plus représenté est celui des crustacés. Leur distribution est très hétérogène. Ils représentent généralement entre 10 et 25 % de la faune, mais peuvent ponctuellement devenir dominants. La richesse spécifique est globalement plus élevée dans le secteur sud de la lagune (au sud de l'île de l'Aute), où le nombre d'espèces fluctue généralement entre 15 et 20 espèces (avec une valeur maximale de 26 espèces, Figure 4.22). Dans le secteur nord, le nombre d'espèces est plus faible, souvent compris entre 9 et 15. La richesse spécifique augmente selon un gradient périphérie - centre (ou zone peu profonde - zone plus profonde) de la lagune. Cette tendance est confirmée par l'indice de Margalef (Figure 4.23).

Les plus fortes densités ont été recensées dans le secteur nord (valeur maximale à la station BGN 8 : 8817 ind.m⁻²), où les communautés sont toutefois moins diversifiées (forte dominance des mollusques bivalves). Dans le secteur sud, la diversification des communautés s'accompagne de densités plus faibles (valeur minimale observée à la station BGS 31 : 753 ind.m⁻²). C'est dans les secteurs central et sud que la faune est la plus équi-répartie, comme l'attestent les valeurs de l'indice de Pielou (Figure 4.24).

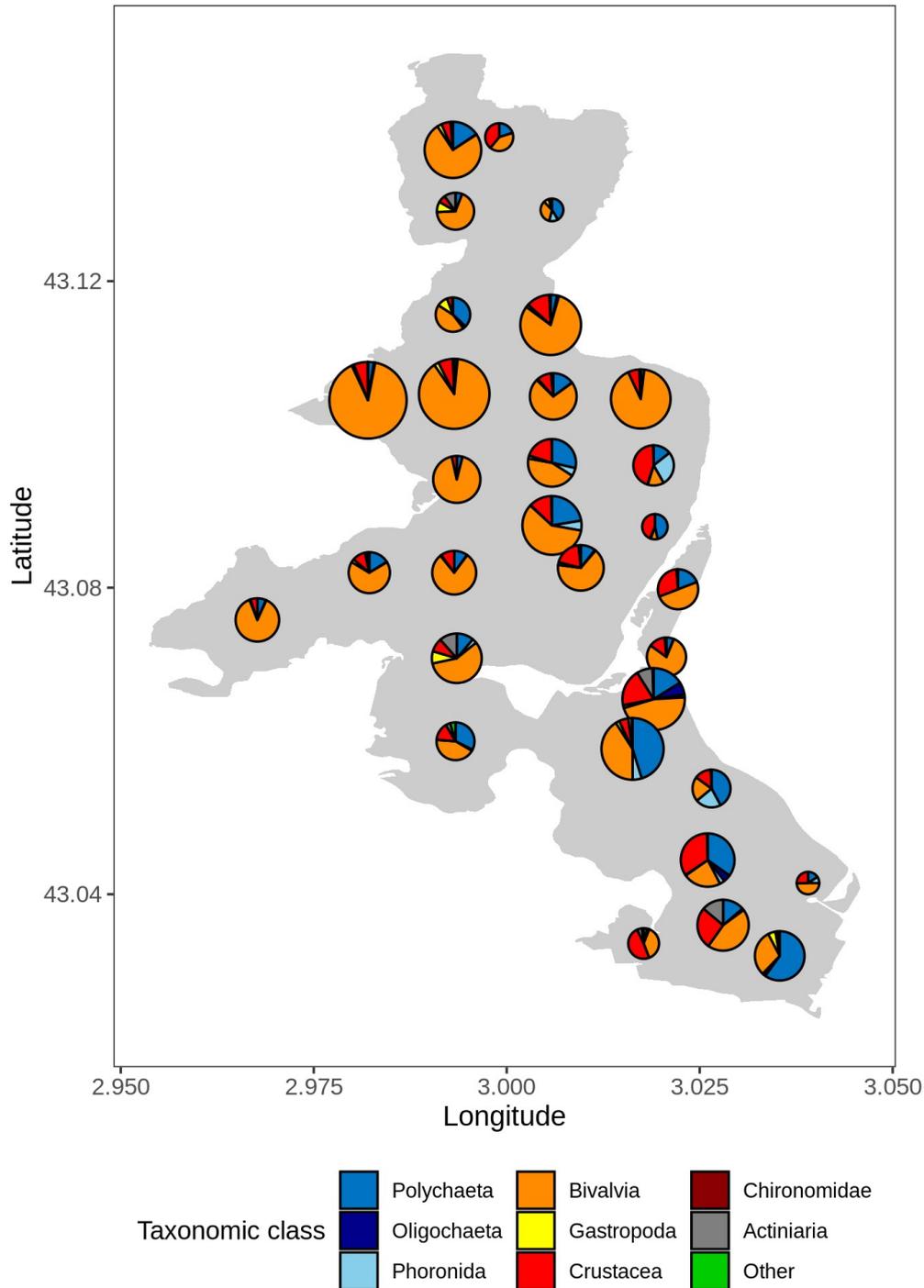


Figure 4.21: Abondance relative moyenne des polychètes, oligochètes, phoronides, bivalves, gastéropodes, crustacés, chironomides, actinaires et autres dans les 31 stations de la lagune de Bages. La taille des camemberts est proportionnelle à la densité de macrofaune standardisée par la densité maximale de macrofaune enregistrée dans la lagune (BGS 31 : 753 ind.m⁻², BGN 8 : 8817 ind.m⁻²)

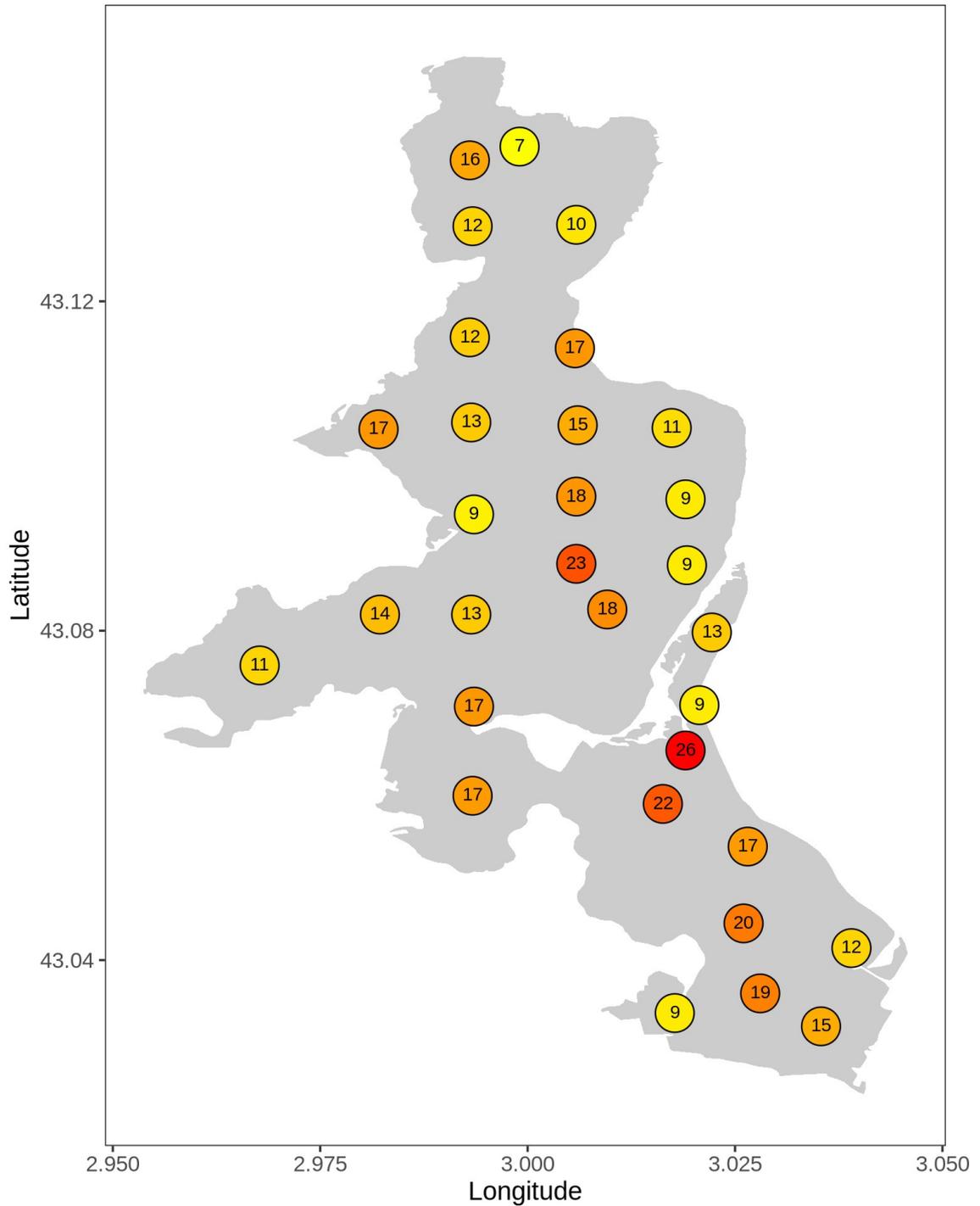


Figure 4.22: Richesse taxonomique moyenne dans les 31 stations de la lagune de Bages-Sigean. La couleur des cercles est pondérée par la richesse taxonomique moyenne avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

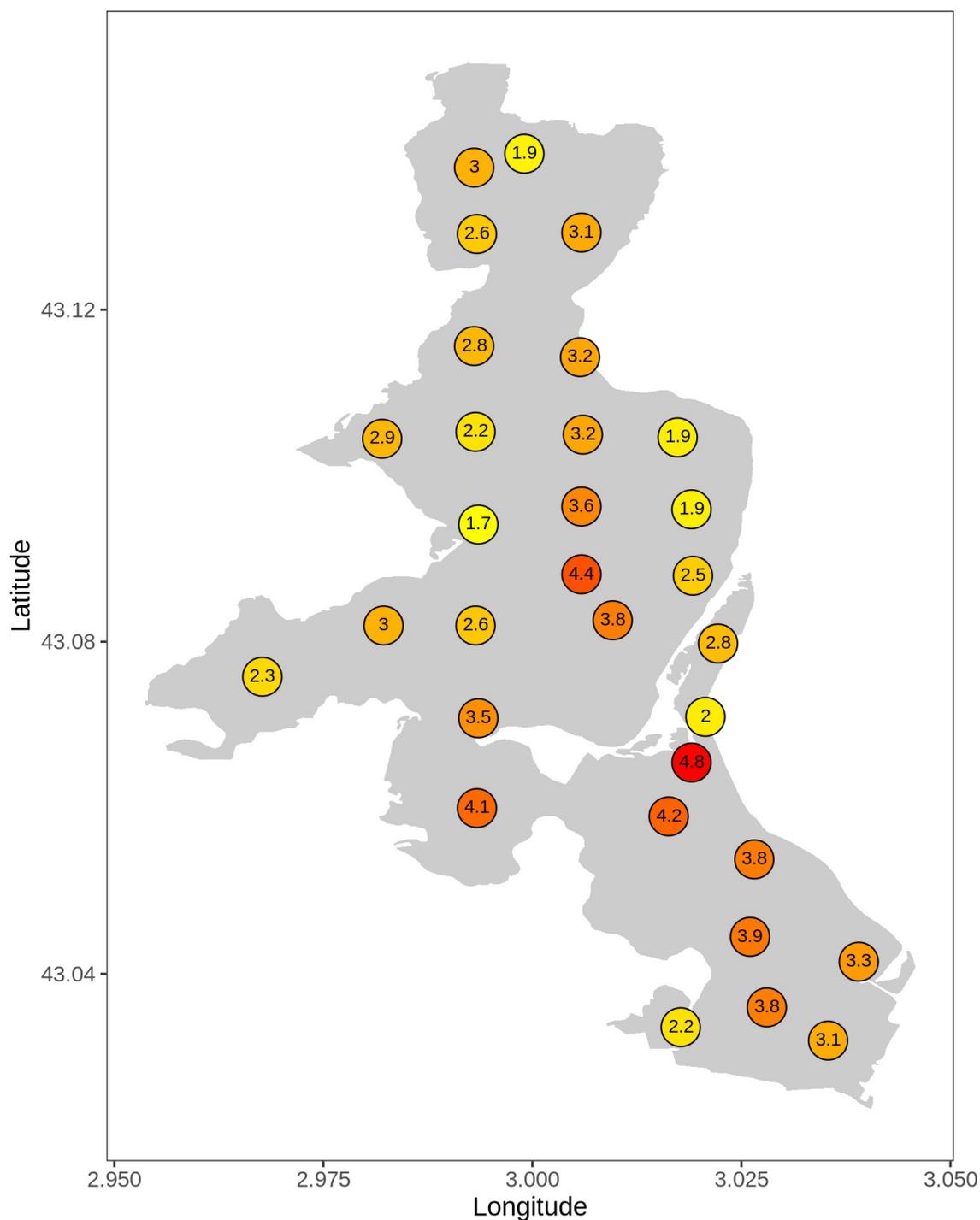


Figure 4.23: Indice de diversité de Margalef moyen dans les 31 stations de la lagune de Bages-Sigean. La couleur des cercles est pondérée par l'indice de diversité de Margalef moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

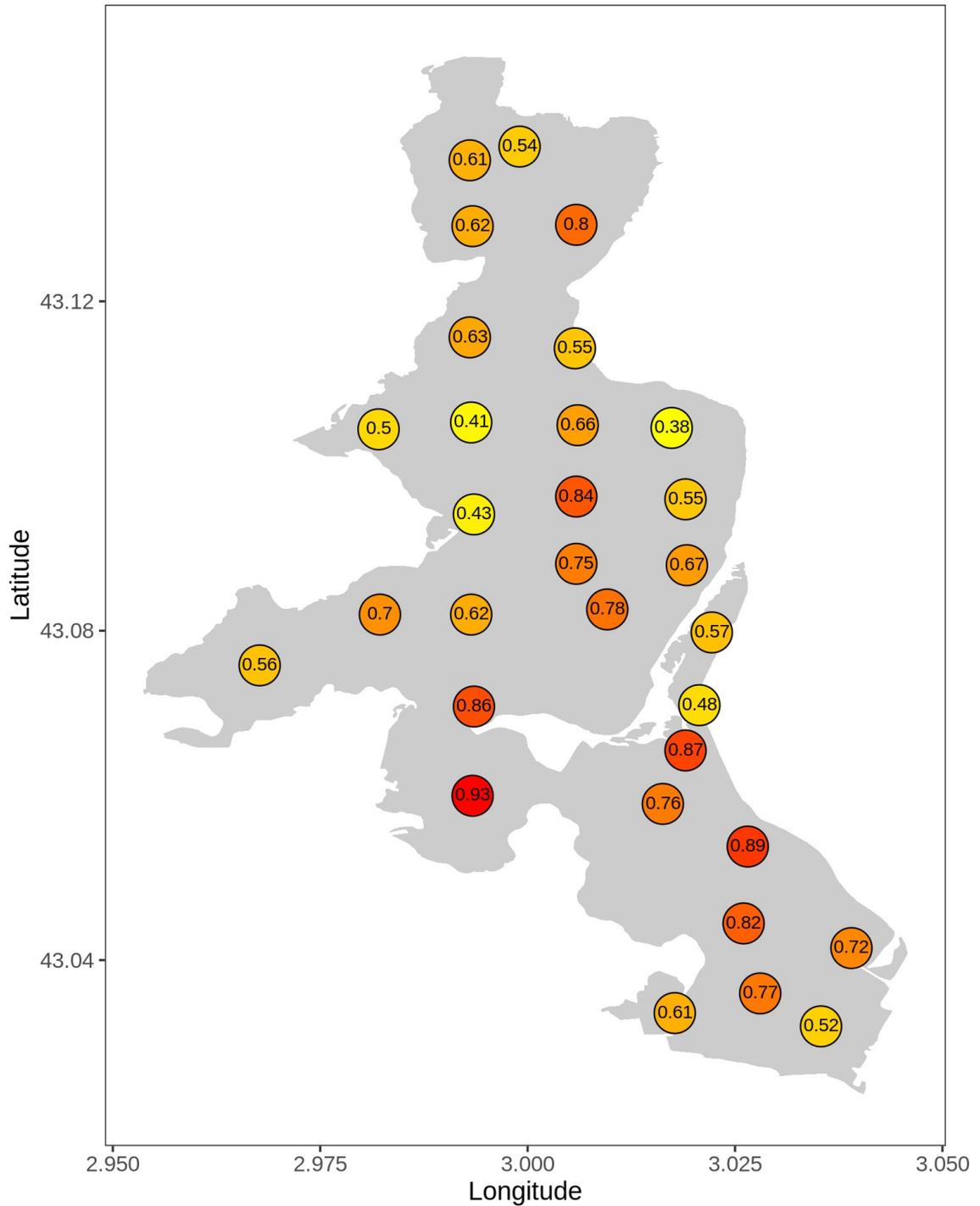


Figure 4.24: Indice d'équitabilité de Piélou moyen dans les 31 stations de la lagune de Bages-Sigean. La couleur des cercles est pondérée par l'indice d'équitabilité de Piélou moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

4.2.2.2 Lagune de La Palme

Les mollusques sont très largement dominants, soit au travers des gastéropodes en trois stations, soit des bivalves dans les sept autres stations (Figure 4.25). Les densités sont très fortes en quatre stations réparties selon un axe nord - sud, la valeur maximale étant de 13878 ind.m⁻². La densité la plus faible, observée dans le secteur nord, est de 511 ind.m⁻². La richesse spécifique dans la lagune de la Palme est faible, comprise entre 4 et 8 espèces (Figure 4.26). Sa distribution ne suit pas de patron particulier, comme l'atteste la distribution des valeurs de l'indice de Margalef (Figure 4.27). Les individus sont répartis de façon relativement équitable entre les espèces, comme le montre la figure 4.28 présentant les valeurs de l'indice de Pielou.

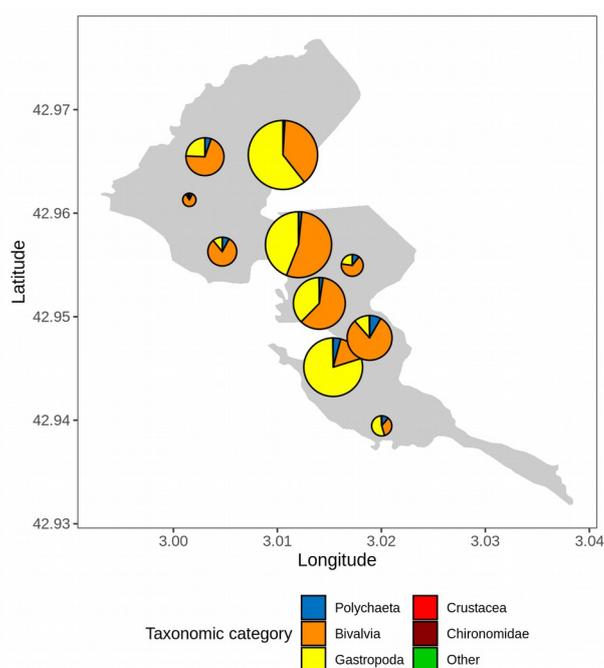


Figure 4.25: Abondance relative moyenne des polychètes, bivalves, gastéropodes, crustacés, chironomides et autres dans les 10 stations de la lagune de La Palme. La taille des camemberts est proportionnelle à la densité de macrofaune standardisée par la densité maximale de macrofaune enregistrée dans la lagune (LAP 8 : 511 ind.m⁻², LAP 9 : 13 878 ind.m⁻²)

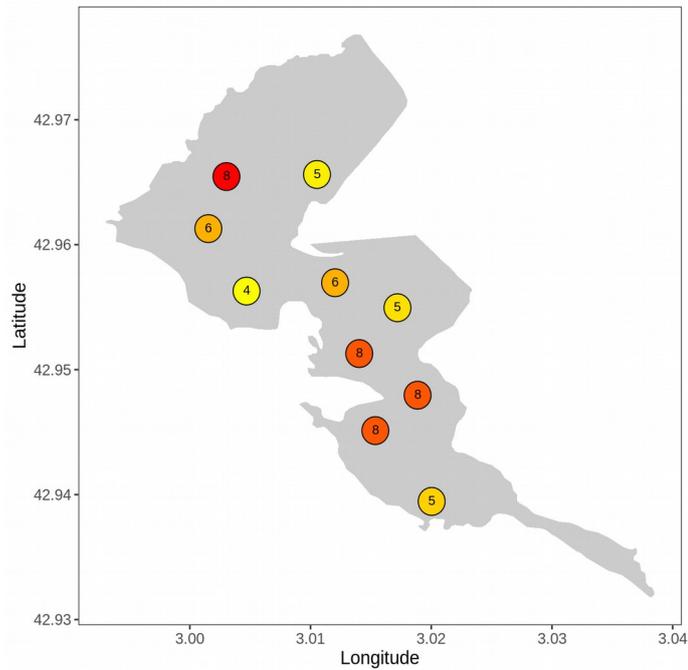


Figure 4.26: Richesse taxonomique moyenne dans les 10 stations de la lagune de La Palme. La couleur des cercles est pondérée par la richesse taxonomique moyenne avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

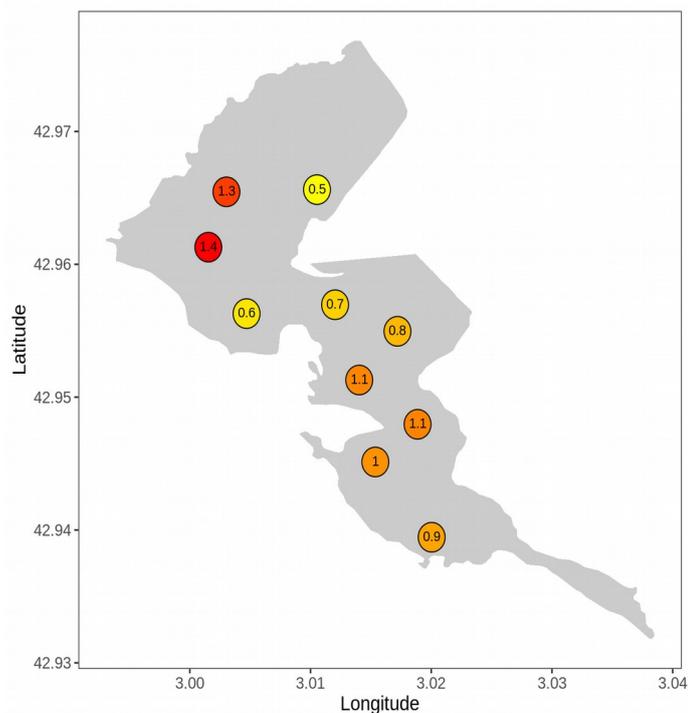


Figure 4.27: Indice de diversité de Margalef moyen dans les 10 stations de la lagune de La Palme. La couleur des cercles est pondérée par l'indice de diversité de Margalef moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

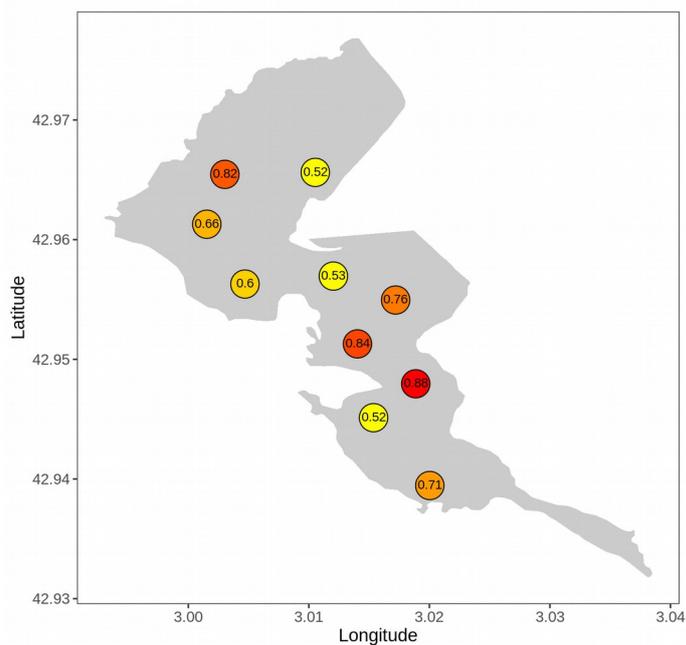


Figure 4.28: Indice d'équitabilité de Pielou moyen dans les 10 stations de la lagune de La Palme. La couleur des cercles est pondérée par l'indice d'équitabilité de Pielou moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

4.2.2.3 Lagune de l'Or

Les abondances sont très variables d'une station à l'autre (Figure 4.29). La plus forte valeur de densité est observée à la station ORE 26, située à l'est de la lagune (11 196 ind.m⁻²). La plus faible densité (304 ind.m⁻²) caractérise la station ORE 19 située au centre de la lagune (Figure 4.29). Numériquement, les annélides polychètes dominent plutôt dans le secteur est, alors que dans le secteur ouest, ce sont les mollusques bivalves ou les crustacés qui deviennent prépondérants. A l'exception d'une station située au sud-est comptant 13 espèces, la richesse spécifique est plutôt faible dans la lagune de l'Or (comprise entre 2 et 8 espèces, Figure 4.30). Cette tendance est confirmée par l'indice de Margalef, distribué de façon hétérogène dans la lagune (Figure 4.31). Hormis à la station la plus diversifiée, l'indice d'équitabilité de Pielou atteste de répartition des individus peu équilibrée entre les différentes espèces (Figure 4.32).

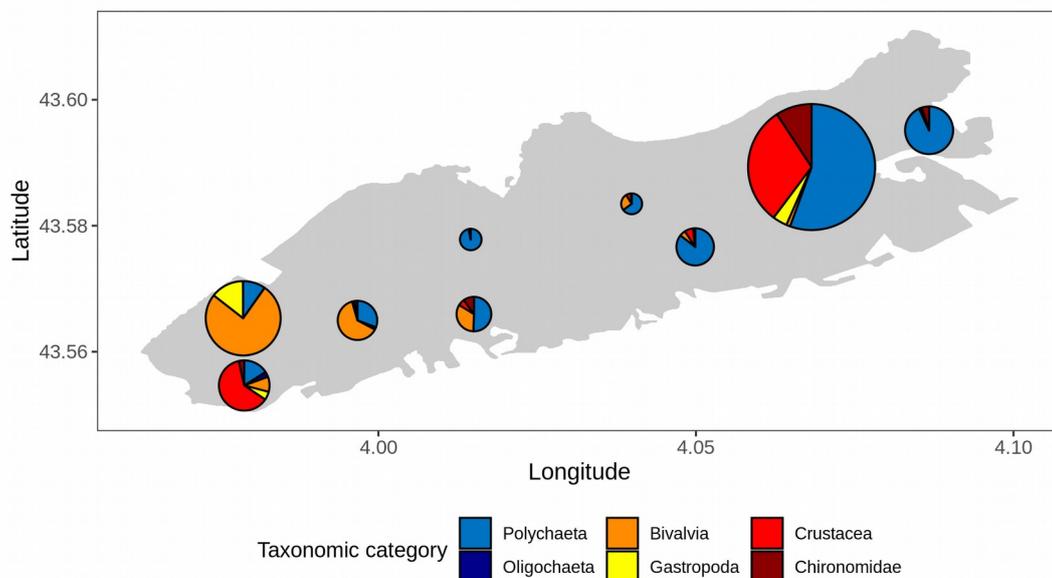


Figure 4.29: Abondance relative moyenne des polychètes, oligochètes, bivalves, gastéropodes, crustacés et chironomides dans les 9 stations de la lagune de l'Or. La taille des camemberts est proportionnelle à la densité de macrofaune standardisée par la densité maximale de macrofaune enregistrée dans la lagune (ORE 19: 304 ind.m⁻², ORE 26: 11 196 ind.m⁻²)

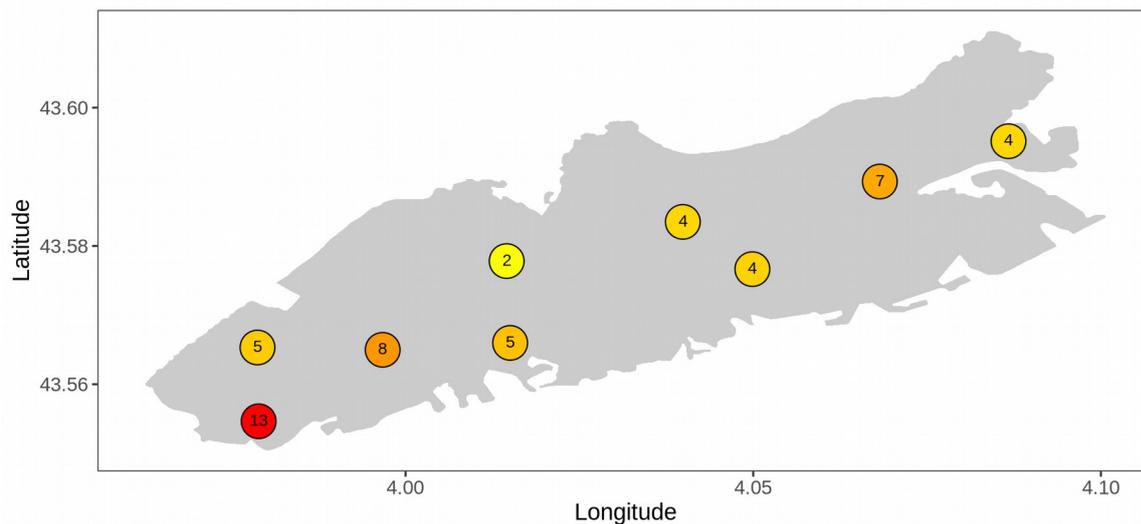


Figure 4.30: Richesse taxonomique moyenne dans les 9 stations de la lagune de l'Or. La couleur des cercles est pondérée par la richesse taxonomique moyenne avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales

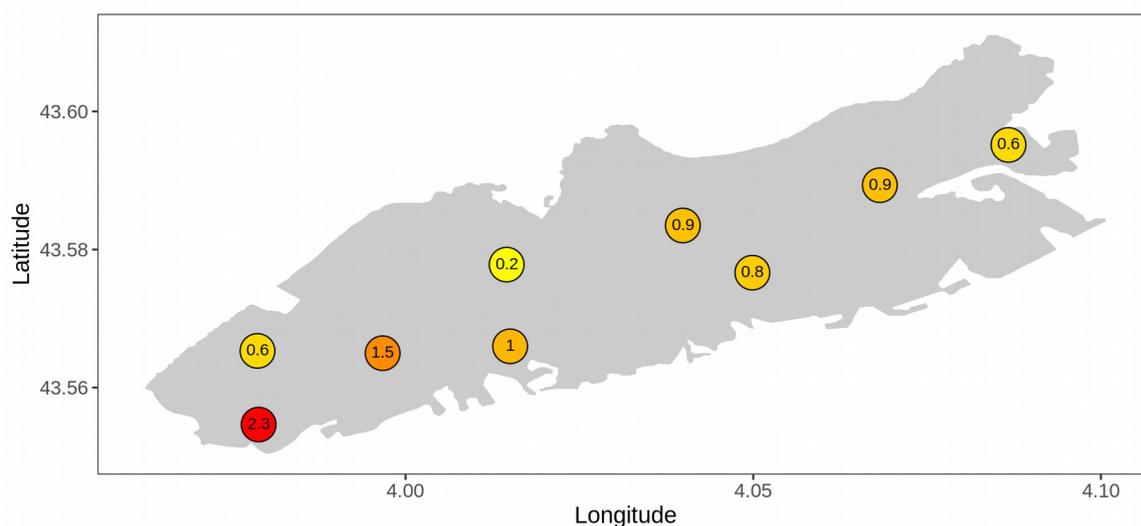


Figure 4.31: Indice de diversité de Margalef moyen dans les 9 stations de la lagune de l'Or. La couleur des cercles est pondérée par l'indice de diversité de Margalef moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

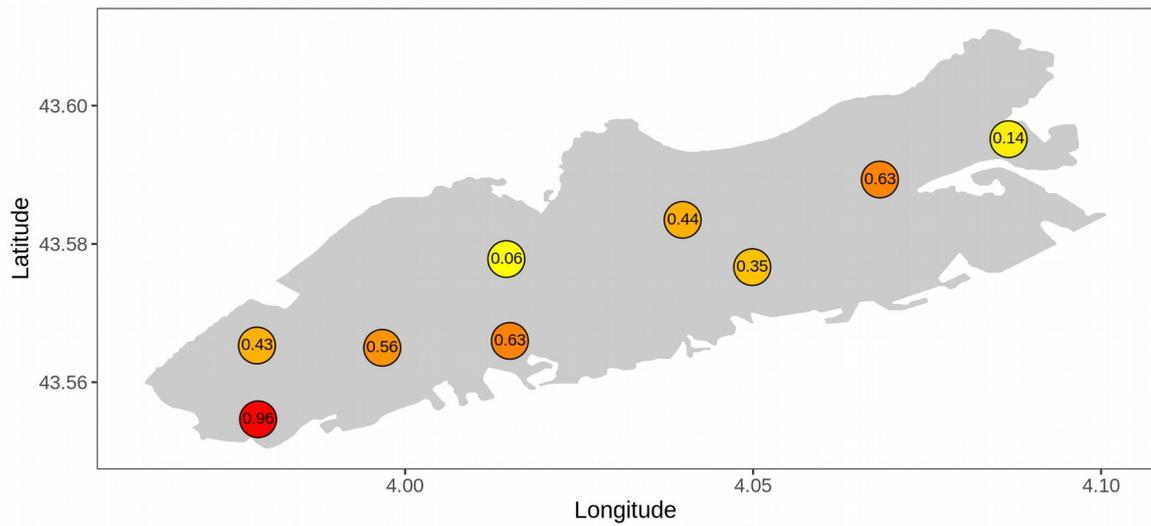


Figure 4.32: Indice d'équitabilité de Piélou moyen dans les 9 stations de la lagune de l'Or. La couleur des cercles est pondérée par l'indice d'équitabilité de Piélou moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

4.2.2.4 Lagune du Prévost

La plus faible densité est observée à la station PRW 2 (191 ind.m⁻²) et la plus forte, à la station PRE 5 (2833 ind.m⁻², Figure 4.33). Les trois groupes dominants sont, selon les stations, les mollusques bivalves, les annélides polychètes et les crustacés. A l'exception de deux stations situées à l'ouest de la lagune qui ne comptent que 2 et 3 espèces, le nombre d'espèces est compris entre 7 et 12, ce qui reste faible (Figure 4.34). L'indice de Margalef confirme la séparation entre la partie ouest de la lagune, peu diversifiée, et les parties centrale et ouest, plus diversifiées (Figure 4.35). Les stations les moins diversifiées sont également celles comptant le moins d'individus. Hormis dans la partie est, la répartition des individus entre les différentes espèces est plutôt équitable (Figure 4.36).

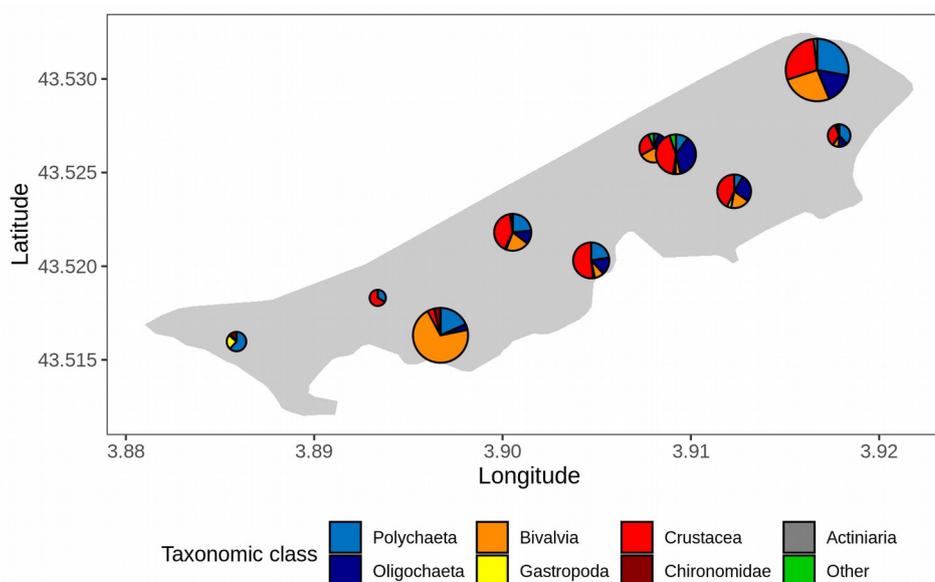


Figure 4.33: Abondance relative moyenne des polychètes, oligochètes, bivalves, gastéropodes, crustacés, chironomides, actinaires et autres dans les 10 stations de la lagune du Prévost. La taille des camemberts est proportionnelle à la densité de macrofaune standardisée par la densité maximale de macrofaune enregistrée dans la lagune (PRW 2: 191 ind.m⁻² (valeur d'un réplikat), PRE 5: 2833 ind.m⁻²)

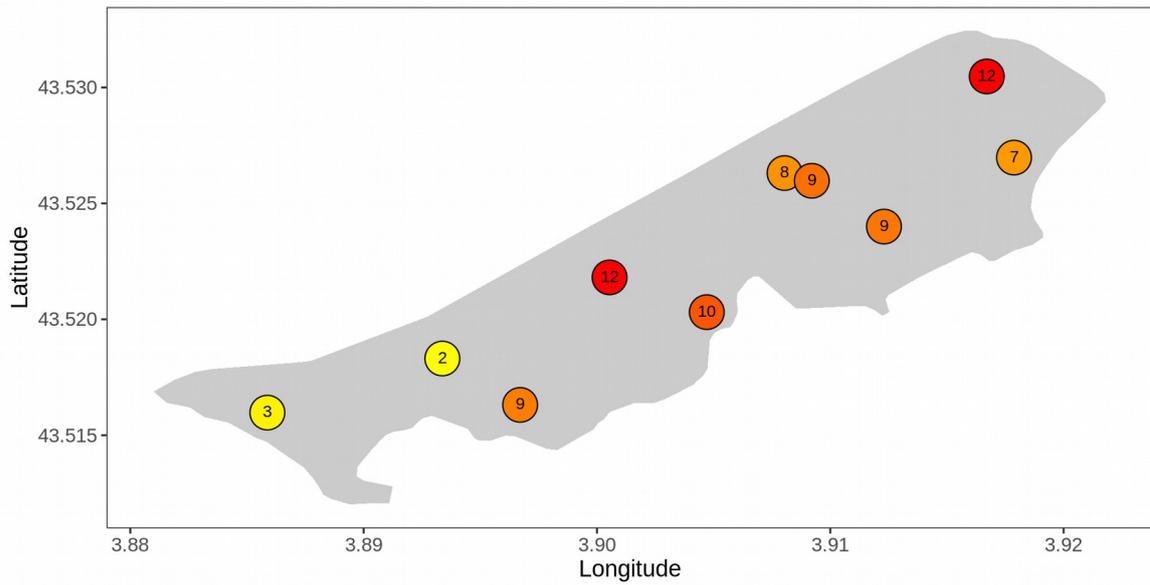


Figure 4.34: Richesse taxonomique moyenne dans les 10 stations de la lagune du Prévost. La couleur des cercles est pondérée par la richesse taxonomique moyenne avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

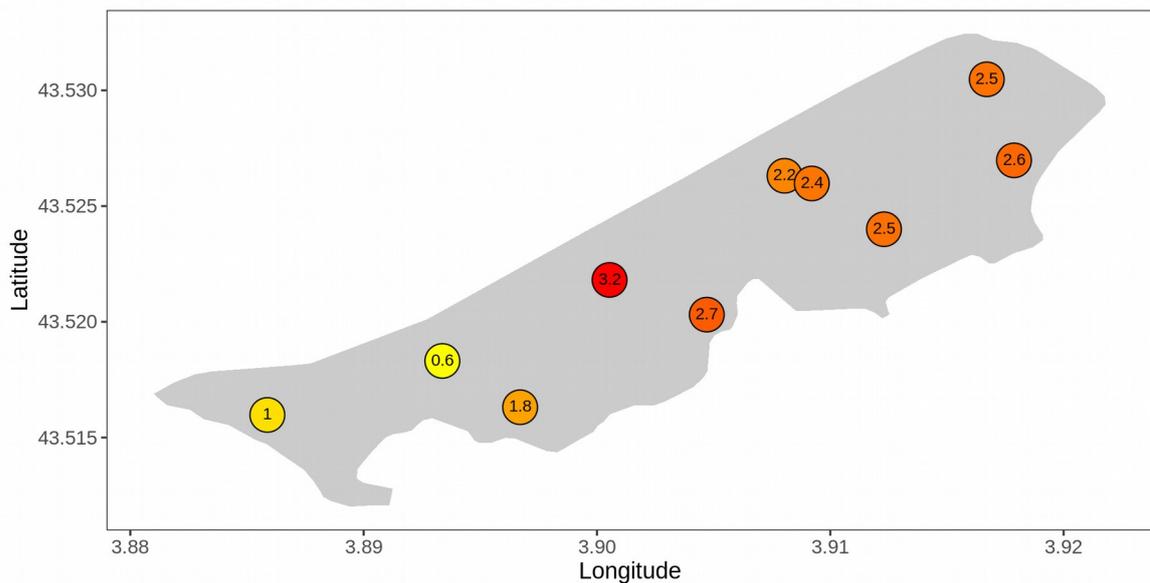


Figure 4.35: Indice de diversité de Margalef moyen dans les 10 stations de la lagune du Prévost. La couleur des cercles est pondérée par l'indice de diversité de Margalef moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

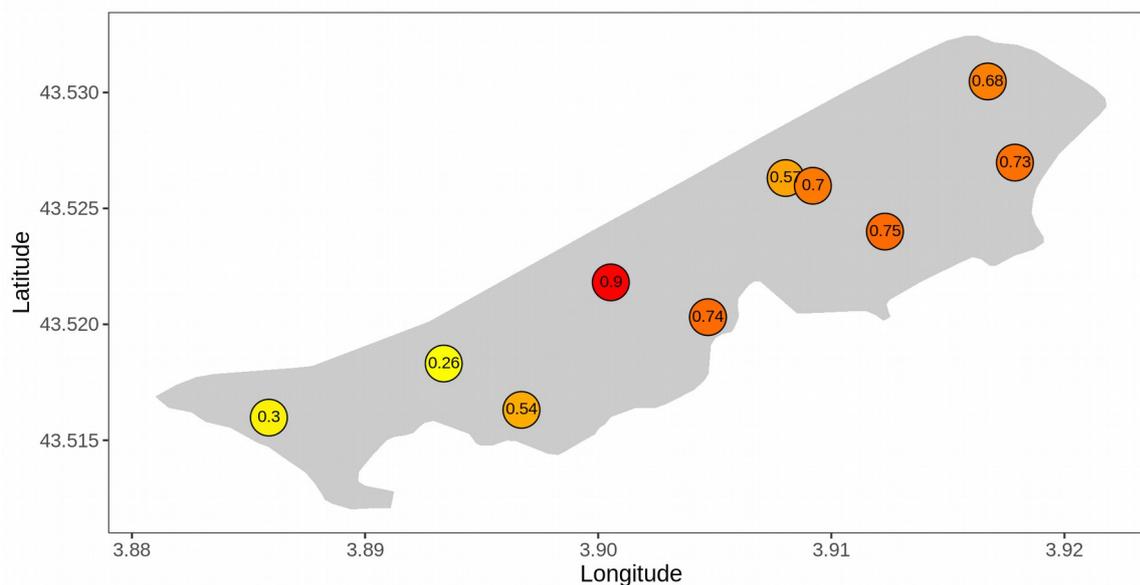


Figure 4.36: Indice d'équitabilité de Pielou moyen dans les 10 stations de la lagune du Prévost. La couleur des cercles est pondérée par l'indice d'équitabilité de Pielou moyen avec des couleurs dans les tons de jaune indiquant des valeurs minimales et des couleurs dans les tons de rouge indiquant des valeurs maximales.

4.2.3 Relations entre l'habitat et les communautés benthiques

4.2.3.1 Lagune de Bages-Sigean

Une RDA croisant la matrice stations-espèces et les paramètres « température moyenne », « recouvrement total » et « pourcentage de lumière disponible au fond » (biozone), après transformation de Hellinger, est significative ($R^2=0,246$). Les stations situées au nord, au centre puis au sud de la lagune se répartissent graduellement le long de l'axe 1, I (Figure 4.37a). Environ 25 % de la variabilité est donc expliquée par les trois variables retenues ($R^2=0,246$, Tableau 4.5).

Tableau 4.5: Résultats de l'anova réalisée pour tester l'influence des facteurs environnementaux. *** : très hautement significatif, ** : hautement significatif.

	R ² ajusté	Df	AIC	F	p-value
Température moyenne	0,12436	1	-23,052	5,2606	0,0001 ***
Recouvrement total	0,19395	1	-24707	3,5037	0,0001 ***
Eclairement (biozone)	0,23173	1	-25,323	2,3771	0,001 ***
Total	0,246				

Celles-ci ont une influence significative sur la distribution de la faune. La faune des stations situées au nord de la lagune est influencée par la température (axe 1, Figure 4.37b). Elle est notamment associée au mollusque mytilidae *Mytilaster solidus*, très abondant dans ce secteur (Figure 4.37c). La faune des stations situées au sud est fortement liée à la lumière parvenant au fond. Les espèces rencontrées sont associées à la fraction épigée des macrophytes (notamment les crustacés) et plus particulièrement aux feuilles

de phanérogames (Figure 4.7). L'axe 2 discrimine, dans sa partie positive, la faune endogée présente dans les sédiments sous couverture algale (et potentiellement réduits, Figure 4.37b). On y rencontre ainsi l'espèce *Loripes orbiculatus*, caractéristique des milieux riches en sulfures (Figure 4.37c). A sa partie négative sont associées les espèces des sédiments nus ou peu couverts par les macroalgues.

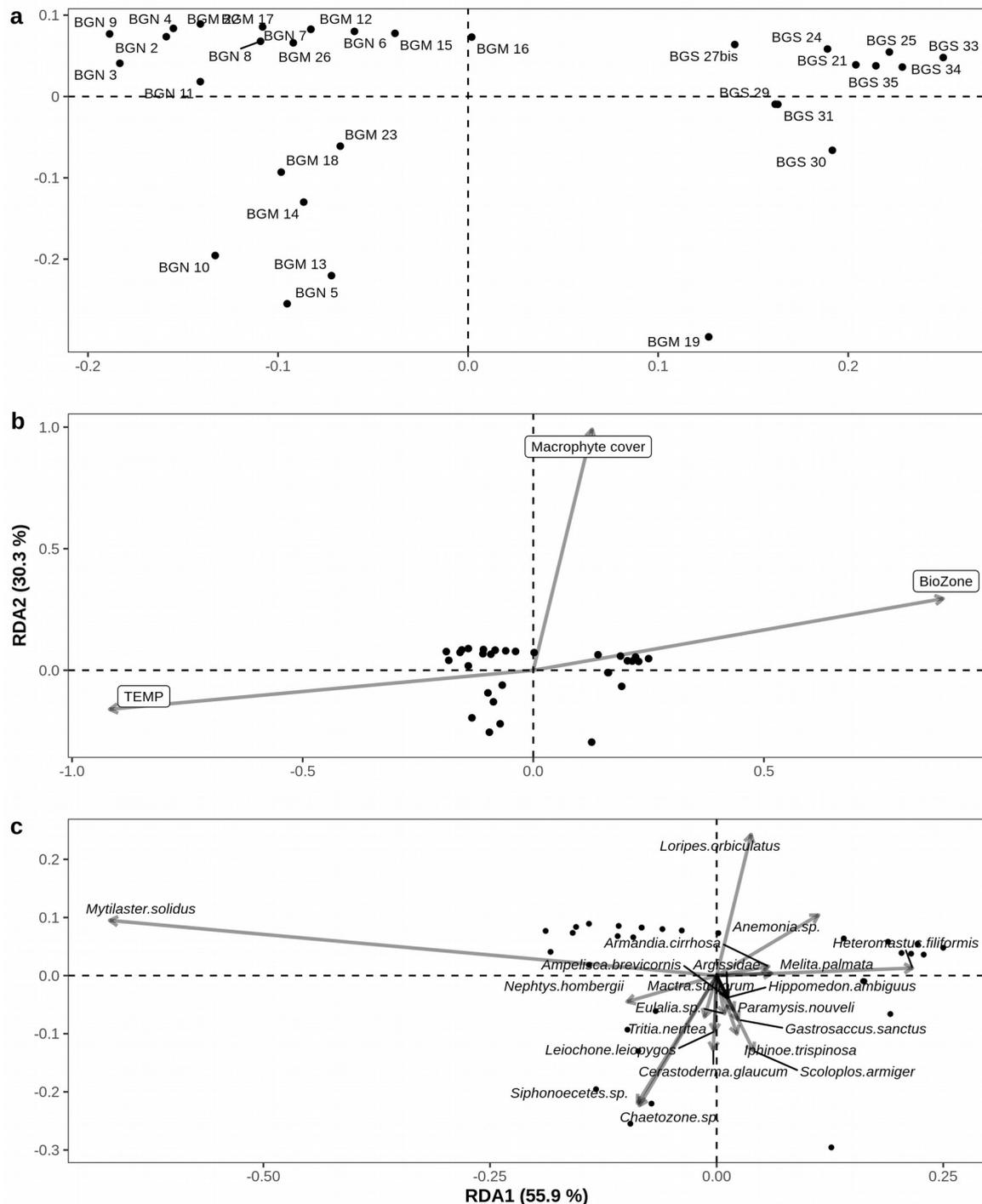


Figure 4.37: Distribution des stations (a), des variables environnementales (b) et des espèces (c) sur le plan factoriel 1-2 pour la lagune de Bages-Sigean.

La figure 4.38 représente le lien entre les différentes stations et les axes 1 et 2 de la RDA. Il en ressort que très peu de stations ne sont influencées que par l'une des deux variables, ce qui est logique si on considère le lien étroit existant entre éclaircissement au fond et couverture macrophytique.

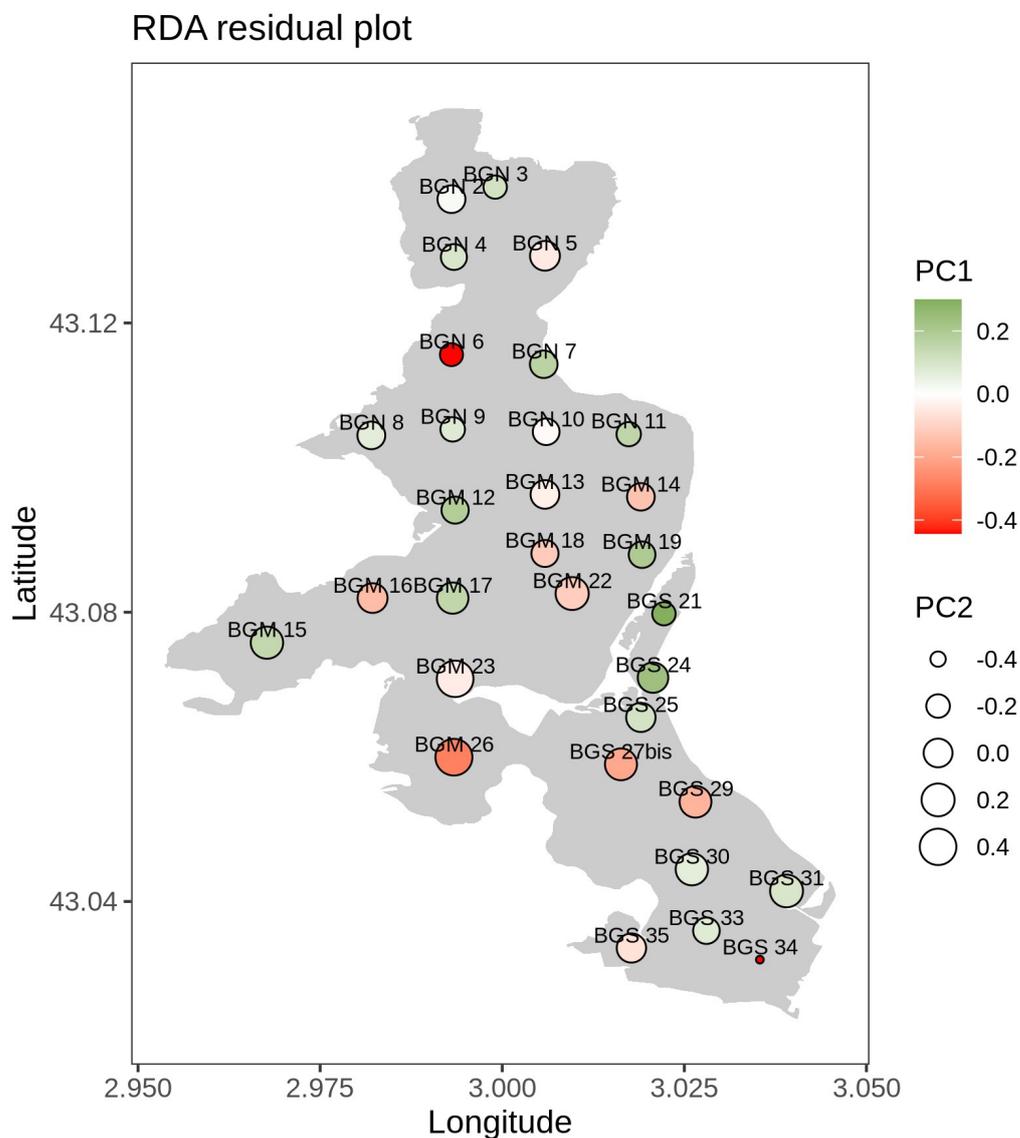


Figure 4.38: Représentation du lien entre stations et axes de la RDA sur la lagune de Bages-Sigean.

4.2.4 Lagune de La Palme

L'analyse RDA réalisée est non significative (p -value = 0,36). Aucun des facteurs retenus (« pourcentage de lumière disponible au fond » (Biozone), « teneur en pérites », « recouvrement total », « richesse taxonomique » et « richesse de morphotype ») n'a d'influence significative sur la distribution de la faune benthique. Ce résultat confirme l'absence de gradient dans cette lagune et l'homogénéité des caractéristiques faunistiques entre les différentes stations.

4.2.4.1 Lagune de l'Or

Tout comme pour la lagune de la Palme, l'analyse RDA se révèle non significative (p -value = 0,11). Aucun des facteurs retenus (« Biozone », « hydrodynamisme », « teneur en pélites », « matière organique » et « recouvrement total ») n'a d'influence significative sur la distribution de la faune benthique. Ce résultat confirme l'absence de gradient dans cette lagune et l'homogénéité des caractéristiques faunistiques entre les différentes stations, comme montré par les figures 4.29, 4.30, 4.31 et 4.32.

4.2.4.2 Lagune du Prévost

Une RDA croisant la matrice stations-espèces et la variable sélectionnée par le modèle « pourcentage de lumière disponible au fond » (biozone) est, après transformation de Hellinger, significative ($R^2=0,287$). Elle sépare les stations situées à l'ouest (groupe 1) et à l'est (groupe 2) de la lagune (Figure 4.39). Seule la variable « biozone » est significative ($R^2=0,075$, p -value < 0,05, Tableau 4.6). Celle-ci a contrôlé la distribution de la faune, *via* le développement d'algues vertes qu'elle permet (Figure 4.19). La faune présente à l'est est caractéristique de sédiments fins envasés sous algues vertes. Dans la partie ouest, on note la présence d'espèces affines des sédiments réduits (aux stations les plus riches en matière organique), tel le mollusque *Loripes orbiculatus*.

La figure 4.40 représente le lien entre les différentes stations et les axes 1 et 2 de la RDA. Elle illustre la relation plutôt négative entre les stations situées à l'est et la variable « biozone » (où les algues vertes peuvent se développer à des intensités lumineuses faibles) et plutôt positive entre les stations situées à l'ouest (ou des algues rouges sont présentes) et cette même variable.

Tableau 4.6: Résultats de l'anova réalisée pour tester l'influence des facteurs environnementaux. * : significatif.

	R ² ajusté	Df	AIC	F	p-value
Eclairement (biozone)	0,075608	1	-3,9334	1,7361	0,0227 *
Total	0,287				

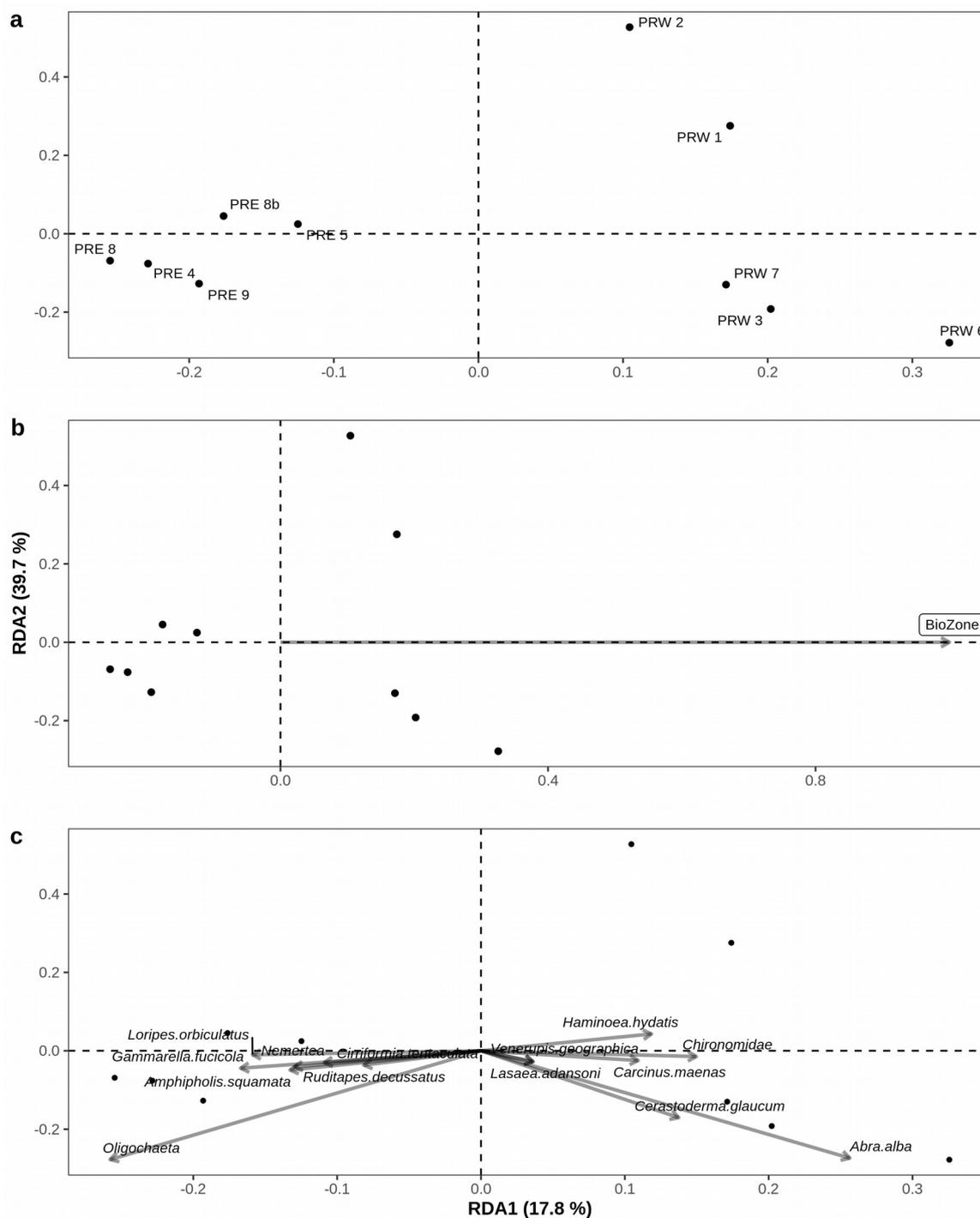


Figure 4.39: Distribution des stations (a), des variables environnementales (b) et des espèces (c) sur le plan factoriel 1-2 pour la lagune du Prévost.

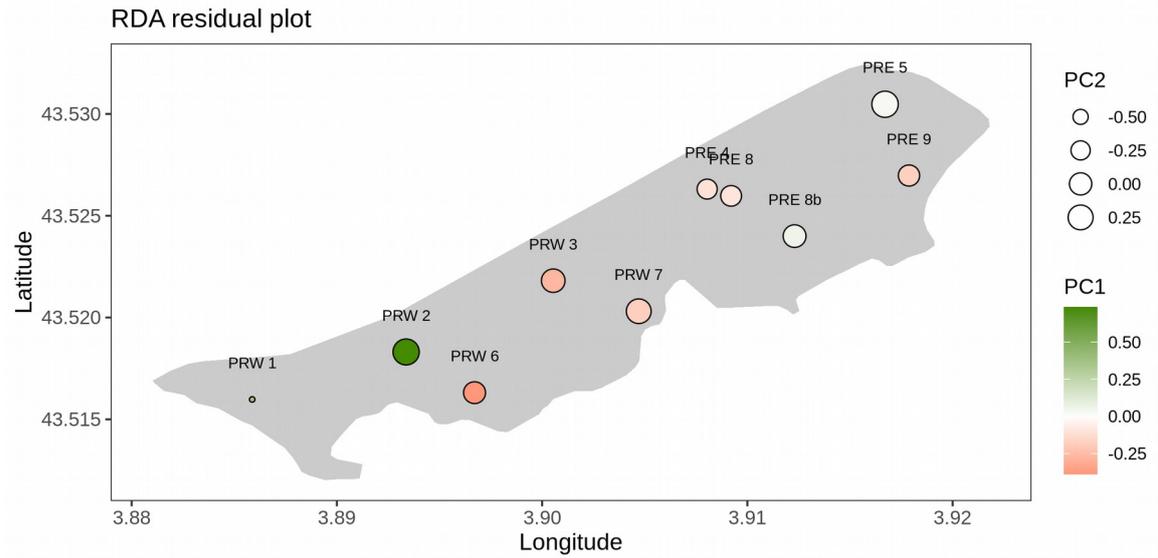


Figure 4.40: Représentation du lien entre stations et axes de la RDA sur la lagune du Prévost.

5 Dynamique temporelle de la macrofaune benthique au sein de la lagune de Bages-Sigean

Comme tous les systèmes côtiers, les conditions environnementales varient au cours de l'année dans les lagunes méditerranéennes. De par leur nature confinée, peu profonde, et à l'interface entre apports continentaux et milieu marin, les milieux lagunaires sont particulièrement soumis à ces variations, qui peuvent y être particulièrement brutales du fait de leur faible inertie (Pérez-Ruzafa et al. 2019). Ainsi, sous l'effet de pluies épisodiques, de coups de vent violents, ou d'une sécheresse estivale, ces conditions peuvent varier fortement, ce qui engendre des conséquences sur les communautés associées qui restent encore à caractériser.

Au sein de la lagune de Bages Sigean, on peut ainsi observer des variations de plus de 20°C de température en quelques mois ou plus de 10 unités de salinité en quelques jours après une crue (Figure 5.1). Se surimposant à cette variabilité temporelle à court terme liée aux forçages environnementaux, la dynamique intrinsèque des communautés benthiques, liée à la dynamique des populations qui les composent, ou aux interactions spécifiques, aboutit à une dynamique des communautés benthiques des plus complexes, s'exprimant à différentes échelles temporelles imbriquées. Si les grandes échelles de variabilité temporelle sont relativement bien capturées par les différents protocoles de suivi mis en place sur la façade méditerranéenne, la dynamique à court terme de ces milieux reste très mal caractérisée. Il n'en demeure pas moins qu'il est nécessaire d'aborder ces échelles pour estimer dans quelle mesure la caractérisation de la variabilité à long terme rend compte d'un part significative des processus écologiques en jeu dans ces milieux, ou si les changements observés d'une année sur l'autre ne sont en fin de compte que mineurs en comparaison de ceux pouvant être observés au cours d'une année, ou d'un mois à l'autre.

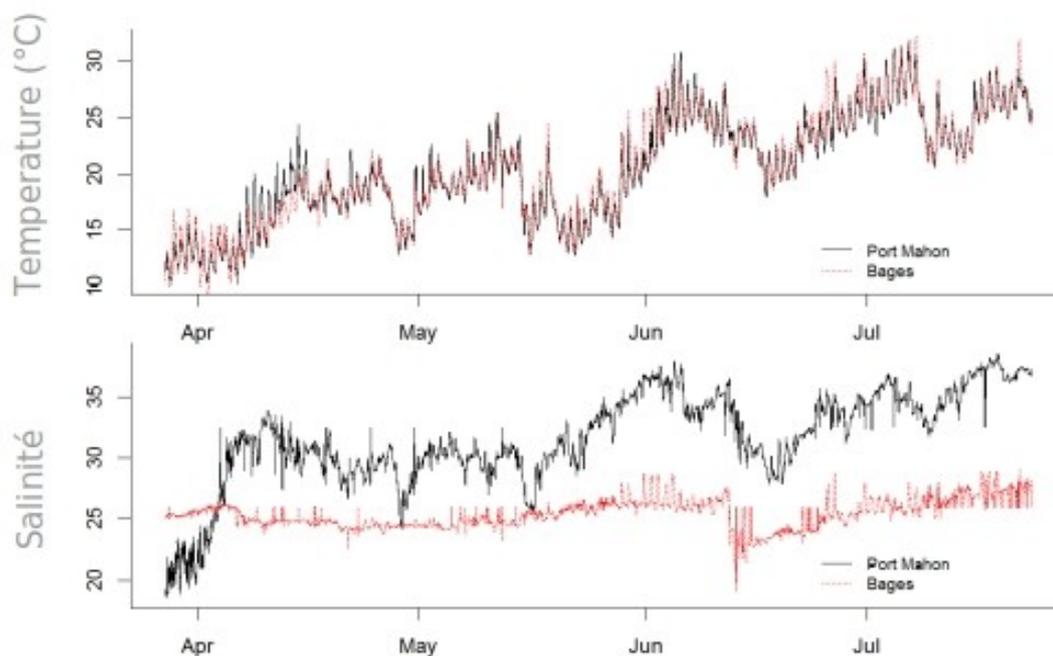


Figure 5.1: Conditions hydrologiques (température et salinité de l'eau) enregistrées dans la lagune de Bages-Sigean entre mars et août 2013 au niveau des stations Bages (bassin Nord) et Port-Mahon (bassin Sud).

Les lagunes méditerranéennes sont constituées d'un mosaïque d'habitats (Menu et al., 2019) qui varient par la nature du sédiment qui les caractérisent, ainsi qu'en fonction du couvert végétal (macroalgues vertes, rouges, phanérogames). Ce couvert végétal résulte non seulement de la nature du sédiment sous-jacent, mais également de la variation des conditions environnementales, qui peuvent localement et temporairement favoriser le développement d'une végétation de macroalgues (vertes en particulier) opportunistes. En retour, le couvert végétal modifie les conditions environnementales locales, en procurant un abri à une faune plus ou moins diversifiée (Iotti et al., 2023), et en affectant les conditions au niveau du sédiment. Ainsi, il est vraisemblable que ce couvert végétal affecte à la fois la composition des communautés associées, mais également leur réponse à la variabilité environnementale, par un phénomène de « tamponnage » de ces variations. En effet, la présence de ces espèces ingénieures, présentes de manière pérenne pour certaines (phanérogames) ou temporaire (macroalgues) pourrait créer des conditions plus stables que dans les zones de sédiment nu plus exposées et ainsi stabiliser la structure de la communauté de macrofaune benthique au cours du temps. Sur la base de ces hypothèses, nous explorons à travers ce chapitre comment la structure et le fonctionnement de la communauté de macrofaune benthique varie au cours de l'année (février - août) dans différents habitats plus ou moins structurés.

La lagune de Bages-Sigean présente dans ce contexte un environnement favorable pour tester les différentes hypothèses mentionnées plus haut. Deux entités peuvent être identifiées au sein de cette lagune. En effet, si la partie

sud est relativement bien connectée à la mer, la partie nord est caractérisée par un renouvellement des eaux bien plus faible en raison de son confinement. Par ailleurs, cette dernière zone est également caractérisée par la coexistence de différents habitats, végétalisés ou non. Cette lagune fait l'objet d'un suivi plusieurs années, qui est réalisé généralement entre mars et juin, ce qui représente une période très large à l'échelle du temps caractéristique de la macrofaune benthique, influencée par les conditions environnementales fluctuantes. Dans ce contexte, ce chapitre s'attachera à décrire les variations de la composition des communautés macrobenthiques de différents habitats (herbier, macroalgues, sédiment nu) au sein du bassin nord de la lagune de Bages-Sigean, entre février et août 2021. Cette période correspond à la transition entre conditions purement hivernales et purement estivales, et inclue la période de recrutement favorisée de nombreuses espèces benthiques, et est donc susceptible de concentrer la majeure partie des changements temporels à court terme. Différentes questions seront abordées, parmi lesquelles :

- Comment varie la composition taxonomique du compartiment benthique entre février et août ?
- Comment la nature de l'habitat affecte la variabilité temporelle de ce compartiment ?
- A quels niveaux taxonomiques ces différences sont-elles visibles ?

5.1 Méthodologies

Au sein du bassin Nord de la lagune de Bages-Sigean, 3 stations, caractérisées par un couvert végétal contrasté (herbier de *Zostera noltei*, macroalgues, sédiment nu), et proches des stations suivies dans le cadre de la DCE, ont été échantillonnées au cours de l'année 2021 (février, avril, juin, août, Figure 5.2).

Lors de chaque date d'échantillonnage, trois carottes (diamètre interne 20cm) ont été prélevées par station en vue de caractériser la composition des communautés benthiques. Le contenu des carottes est par la suite tamisé sur une maille de 1mm afin d'éliminer les particules fines, et le refus de tamis est conservés dans des récipients hermétiques dans une solution de formol (6%), en attente de tri et identification.

En parallèle de l'échantillonnage des communautés macrobenthiques, une caractérisation du couvert végétal a été réalisée en plongée, sur un cercle d'un rayon de 10m autour du point de collecte, selon la méthode DCE décrite dans Le Fur et al. (2018).

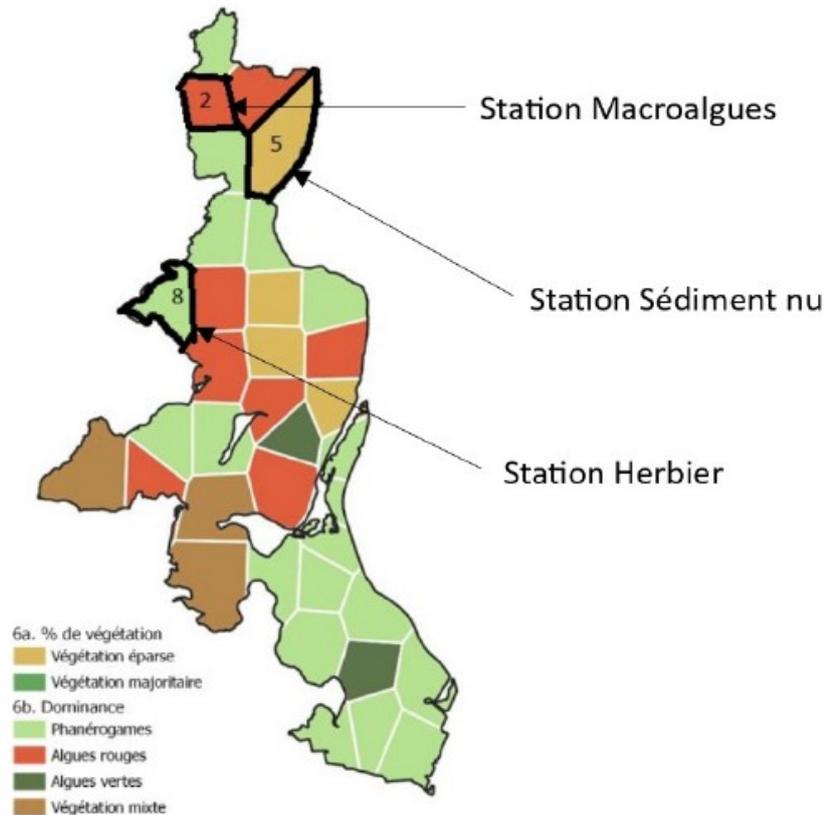


Figure 5.2: Carte de la lagune de Bages-Sigean, identifiant les trois zones au sein desquelles l'échantillonnage temporel a été réalisé en 2021.

Lors de chaque prélèvement, une carotte supplémentaire a été prélevée en vue de la réalisation d'analyses granulométriques. Sur cette même carotte, des analyses de teneur en matière organique, azote total et phosphore total sont également réalisées. Simultanément, un prélèvement d'eau est réalisé, permettant la mesure de la matière organique particulaire en suspension, de la teneur en chlorophylle a, ainsi qu'en azote et phosphore, dissouts et totaux. Comme en 2013, la salinité et la température ont été mesurées en continu au niveau de deux stations de bordure dans le bassin Nord (station Bages) et le bassin Sud (station Port-Mahon) entre février et août 2021 (Sonde STPS, fréquence d'acquisition 1 heure) afin de mesurer les fluctuations environnementales à petite échelle (mensuelle).

Au laboratoire, les échantillons sont déformolés durant 24h au minimum sous un écoulement d'eau douce, avant d'être triés, puis identifiés. L'intégralité de l'identification taxonomique a été réalisée dans le cadre du stage de M1 d'Anaëlle Evrard (Evrard, 2022). L'identification de chaque spécimen a été vérifiée par Marie Creemers et/ou Gauthier Schaal.

Les assemblages de chaque habitat et pour chaque date ont été décrits par le biais d'indices de diversité alpha (abondance, richesse spécifique, diversité de Shannon, équitabilité). La qualité de l'estimation de la richesse

spécifique pour chaque habitat a été estimée par la construction de courbes de raréfaction.

Afin de tester statistiquement si la nature de l'habitat et/ou la date d'échantillonnage influençait la composition des assemblages de macrofaune benthique, une analyse de variance par permutation (PERMANOVA) a été réalisée. Enfin, afin de mettre en évidence d'éventuels de patrons de distribution en termes de diversité bêta, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée, sur la base des données d'abondances auxquelles une transformation de Hellinger a été appliquée, afin de limiter l'influence des espèces les plus rares.

5.2 Résultats

5.2.1 Caractéristiques environnementales

Comme en 2013 (Figure 5.1), la salinité et la température varie largement entre février et août 2021 quelque soit le bassin (Figure 5.3). La température en bordure de lagune varie au cours de l'année entre 5,3 et 29,9°C dans le bassin Nord et entre 6,0 et 33,1 dans le bassin Sud. La salinité suit la même tendance saisonnière avec des valeurs qui fluctuent entre 25,1 et 41,8 au niveau de la station Bages au Nord et entre 26,7 et 44,4 au niveau de la station Port-Mahon plus au Sud. Contrairement à 2013, il n'y a pas de différence de salinité entre le bassin Nord et le bassin Sud de la lagune.

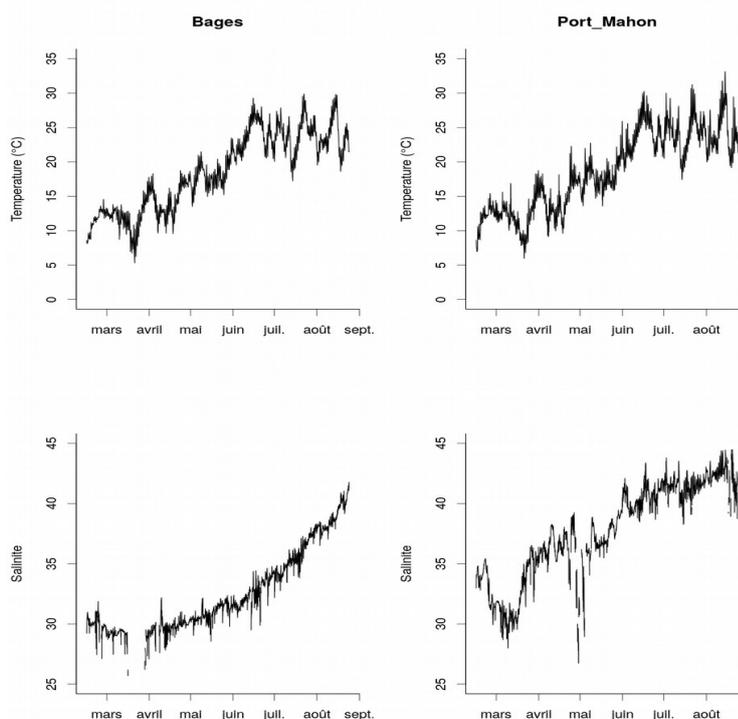


Figure 5.3: Variation de la salinité et de la température (°C) mesurées entre février et août 2021 dans le bassin Nord (station Bages) et dans le bassin Sud (Port_Mahon) de la lagune de Bages-Sigean

Au niveau de chaque station d'échantillonnage de la macrofaune, l'analyse des conditions environnementales au cours de la période d'échantillonnage met également en évidence des variations temporelles importantes, en particulier pour la température et la salinité (Figure 5.4). La température ne montre aucune différence spatiale au sein du bassin Nord, augmentant fortement entre avril et juin, passant de 11-12° à 22-23°, avant de se stabiliser au cours de l'été. La salinité augmente au cours de la période d'échantillonnage pour les trois stations, tout en restant systématiquement plus importante pour la station « herbier », où elle atteint 42 au moins d'août. Les deux autres stations atteignent également leur maximum au moins d'août, avec une salinité avoisinant les 38. La teneur en matière organique du sédiment ne présente que peu de variations temporelles, mais est plus importante pour la station de sédiment nu, avec des teneurs voisines de 7%. Les données de concentration en O₂ dissous semblent plus variables dans le temps, sans toutefois qu'une tendance claire ne puisse se dessiner. Il est à noter cependant que durant toute la période d'échantillonnage, tous les prélèvements ont été réalisés dans un contexte de saturation en oxygène, sans que d'éventuels phénomènes d'hypoxie ne soient mis en évidence (à noter que les mesures ayant été réalisées simultanément aux prélèvements, elles ont été faites en journée, au moment où les producteurs primaires produisent le plus d'oxygène).

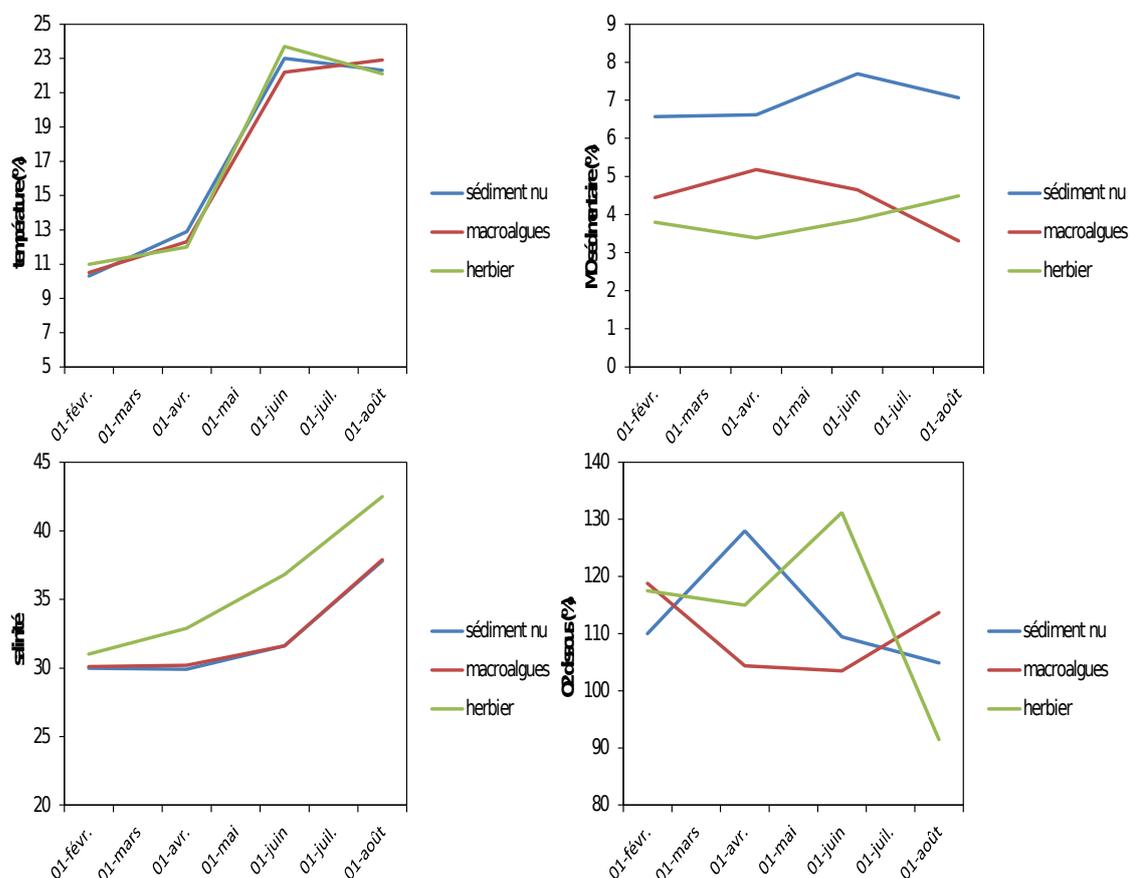


Figure 5.4: Variation temporelle des conditions environnementales (température, matière organique sédimentaire, salinité, O₂ dissous) sur les trois stations au cours de la période d'échantillonnage.

L'étude du couvert végétal sur les trois sites d'étude met en évidence une stabilité de l'habitat « herbier », caractérisé par un recouvrement stable et total de *Zostera noltei* (Figure 5.5). A l'inverse, les deux autres habitats sont caractérisés une importante variabilité temporelle, reflétant l'installation printanière et estivale d'un couvert de macroalgues opportunistes, atteignant 100% au mois d'août pour la station « macroalgues », et plus limité (30%) pour la station « sédiment nu ».

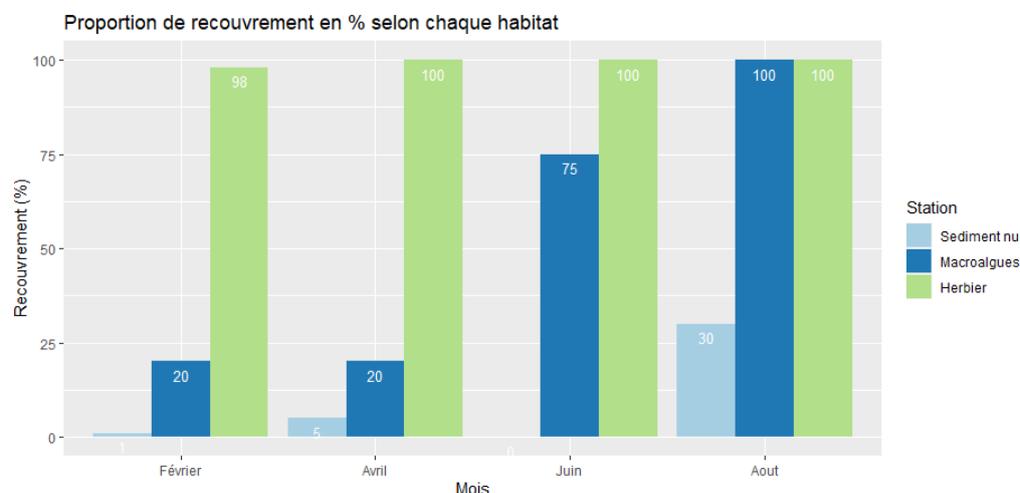


Figure 5.5: Evolution du recouvrement végétal au cours de la période d'échantillonnage pour les trois stations.

5.2.2 Macrofaune benthique

Au total, plus de 4500 spécimens ont été identifiés pour les 3 stations et les 4 dates d'échantillonnage, représentant 50 espèces. 20 espèces ont été observées pour l'habitat « sédiment nu », 36 pour la station « macroalgues », et 40 dans l'herbier. Les courbes de raréfaction réalisées mettent en évidence que si une légère sous-estimation de la richesse spécifique est probable dans l'herbier, les courbes approchent du plateau dans les deux autres habitats, suggérant que l'effort d'échantillonnage fournit une estimation raisonnable de la richesse associée (Figure 5.6).

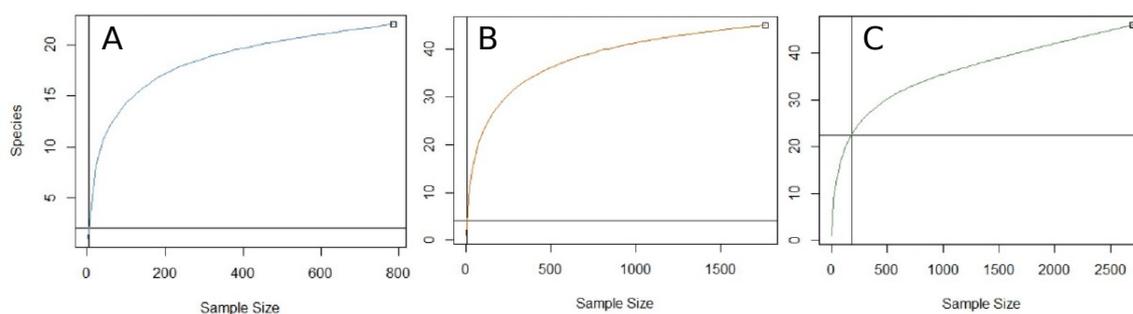


Figure 5.6: Courbes de raréfaction associées aux 3 stations échantillonnées, pour l'ensemble de la période : A= sédiment nu, B= macroalgues, C= herbier.

14 espèces ne sont présentes que dans l'herbier, alors que 4 sont spécifiques à l'habitat « macroalgues » (Figure 5.7). Aucune espèce n'est propre au sédiment, ce qui illustre que globalement, ce substrat, ainsi que, dans une moindre mesure, l'habitat « macroalgue », représente un faciès d'appauvrissement des communautés associées à l'herbier. 14 espèces sont communes aux 3 habitats, 12 aux herbiers et aux macroalgues, et 4 aux macroalgues et au sédiment, s'expliquant notamment par le faible couvert végétal de l'habitat « macroalgues » en début de période de suivi.

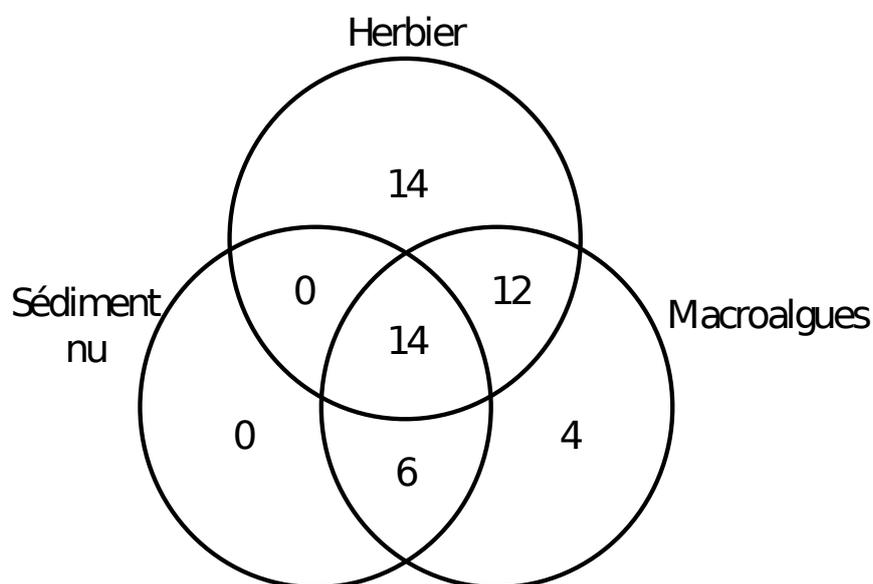


Figure 5.7: Diagramme de Venn représentant la distribution de la richesse spécifique entre les trois habitats suivis, pour l'ensemble de la période d'échantillonnage.

L'évolution temporelle de la richesse spécifique associée à chaque habitat révèle d'importantes différences temporelles, sans toutefois qu'il ne soit possible d'identifier de tendances fortes pour aucun habitat. La station « sédiment nu » varie ainsi de 13 (février) à 18 espèces (avril), la station « macroalgues » de 17 (avril) à 32 espèces (juin), alors que la station « herbier » varie de 24 (juin) à 32 espèces (février et août). Le même type de variations, sans que des tendances fortes ne se dégagent, est observé pour la diversité de Shannon et l'équitabilité (Table 5.1).

Tableau 5.1: Indices de diversité alpha mesurés par chaque habitat et chaque date d'échantillonnage.

		Habitat	Richesse spécifique (S)	Indice de Shannon (H)	Indice de Piélou (J)
Date	Février	Macroalgues	31	2,87	0,58
		Sédiment nu	13	2,72	0,73
		Herbier	32	3,44	0,69
	Avril	Macroalgues	17	2,74	0,67
		Sédiment nu	18	2,94	0,70
		Herbier	27	3,03	0,64
	Juin	Macroalgues	32	2,88	0,58
		Sédiment nu	15	2,62	0,67
		Herbier	24	3,05	0,68
	Août	Macroalgues	29	2,92	0,60
		Sédiment nu	17	2,88	0,70
		Herbier	32	2,93	0,59

Si peu de tendances n'émergent de l'analyse des principaux indices de diversité alpha, l'observation des données de densité met en évidence une croissance importante pour les habitats de sédiment nu et de macroalgues, alors que les communautés benthiques associées à l'herbier sont caractérisées par une stabilité des densités, voire même une légère décroissance de janvier à août (Figure 5.8). Néanmoins, ce dernier habitat demeure caractérisé par les plus fortes densités à chaque date, atteignant plus de 23000 individus/m² en février.

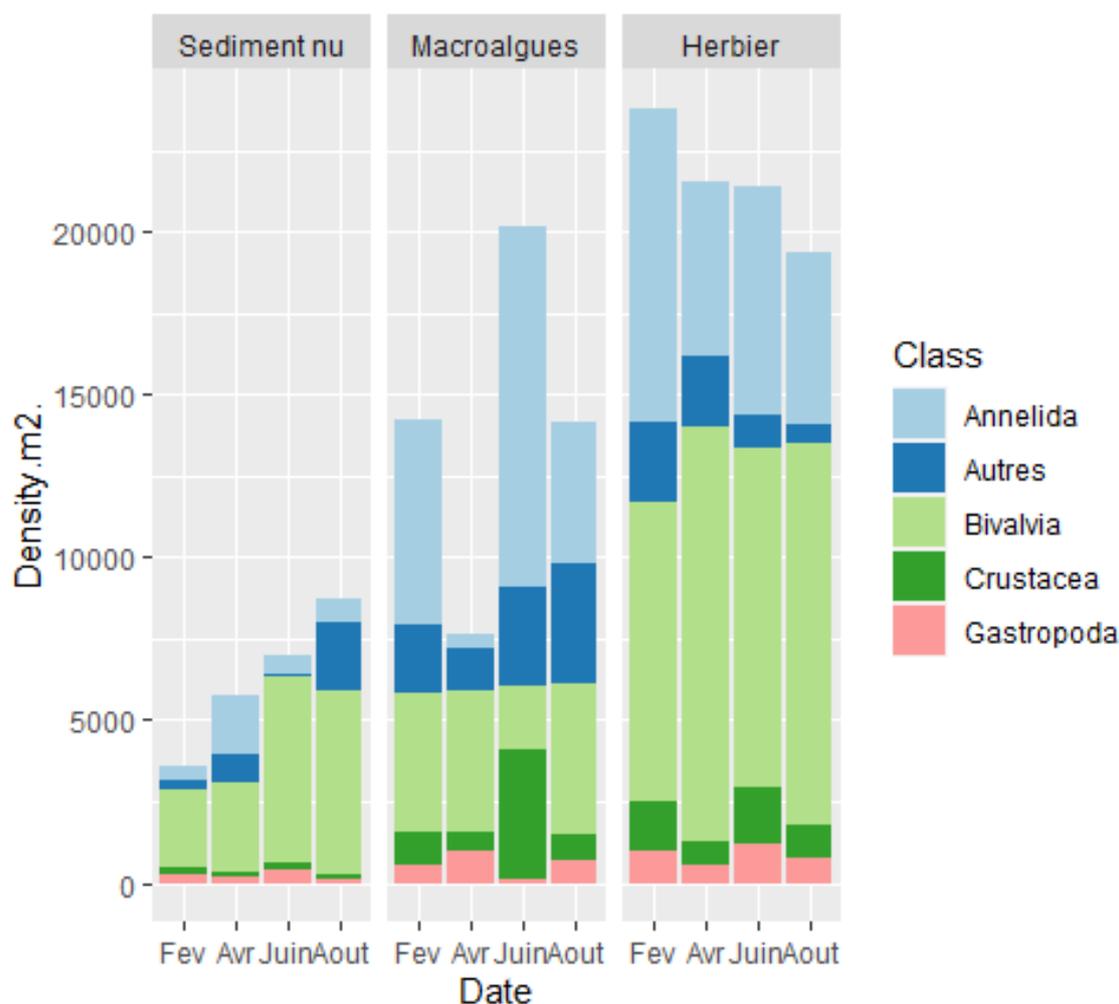


Figure 5.8: Densités (individus/m²) observées pour les principaux groupes taxonomiques au sein des trois habitats entre janvier et août.

La quasi-totalité des communautés sont dominées par les bivalves, et en particulier l'espèce *Loripes orbiculatus*, qui domine les habitats « macroalgues » et « herbiers ». La station de sédiments nus est principalement dominée par les phoronidiens et le bivalve introduit *Mytilaster solidus*. Les annélides sont également présents en abondance, en particulier pour les espèces *Heteromastus filiformis*, *Chaetozone spp.* et *Cirriformia tentaculata*. D'autres espèces, comme les bivalves *Abra segmentum*, *Cerastoderma glaucum*, *Modiolus adriaticus*, les annélides *Branchiomma lucullanum* et *Nephtys hombergii*, ou les amphipodes *Iphinoe tenella* et *Lysianassa longicornis*, sont également abondantes, mais restent secondaires en comparaison des premières.

La comparaison des différentes communautés met en évidence un effet significatif de l'habitat (PERMANOVA, ddl=2, F=12.0245, p=0.001) et de la date (PERMANOVA, ddl=2, F=2.1158, p=0.006). Aucune interaction entre ces deux facteurs n'est en revanche observée (PERMANOVA, ddl=6, F=1.2799, p=0.137). Cet effet prépondérant de l'habitat est bien mis en évidence sur

l'analyse en composantes principales, représentant sur ses deux premiers axes 37% de la variance totale (Figure 5.9).

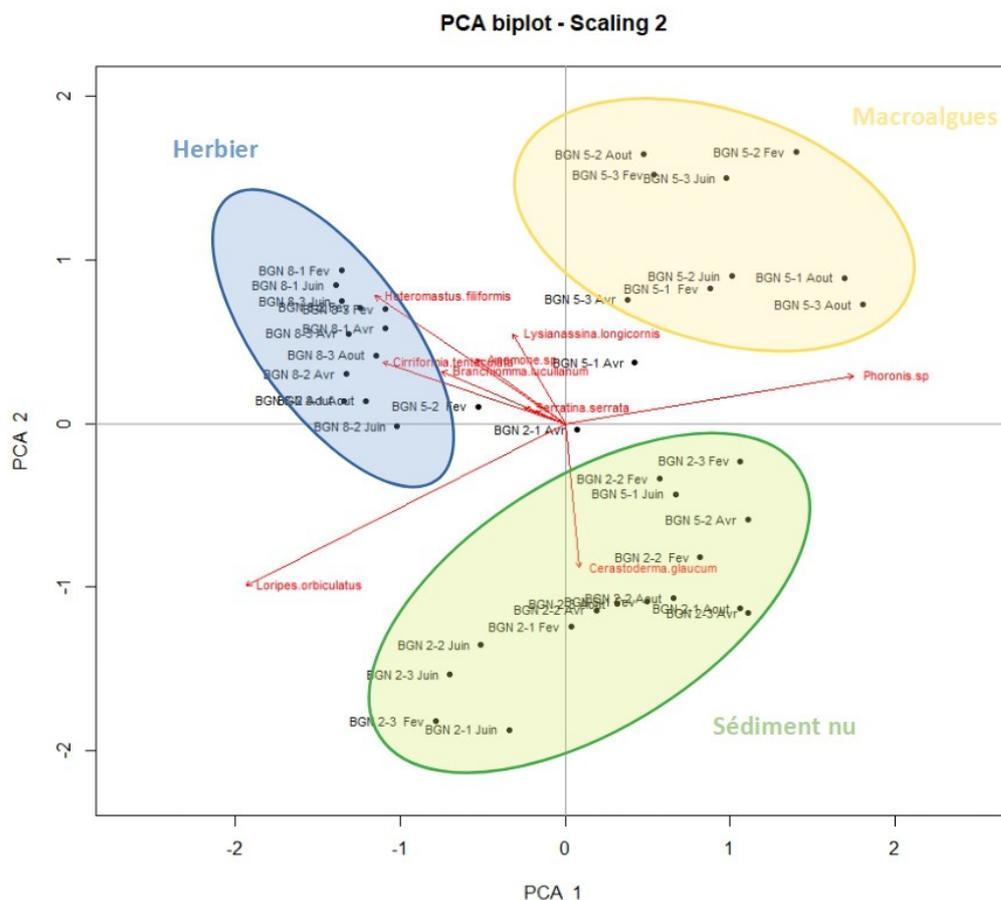


Figure 5.9: Analyse en composantes principales réalisée sur les données de composition des communautés (transformation de Hellinger) des trois stations (2= sédiment nu, 5= macroalgues, 8= herbier) pour les 4 dates du suivi (février, avril, juin, août). Les deux premiers axes représentent respectivement 23.1% et 13.96% de la variance totale.

5.3 Discussion

Les grandes lagunes méditerranéennes, comme celle de Bages-Sigean, sont fréquemment caractérisées par la présence d'herbiers marins, qui sont connus pour être des réservoirs de biodiversité macrobenthique (De Wit 2011). Au-delà de leur rôle en tant que support de biodiversité, ce travail se proposait de caractériser la biodiversité associée aux différents habitats benthiques et d'évaluer la contribution de cet habitat à la stabilité temporelle de la composition des communautés dans ces milieux naturellement hyper-variables.

La période de suivi se caractérise par la mise en place des conditions estivales, avec une forte augmentation des températures de l'eau et de la salinité, en lien avec l'augmentation des températures atmosphériques, de l'évaporation associée, et la diminution des apports en eau douce. Associée à des variations présentant des tendances fortes et constantes, une

augmentation de la variabilité spatiale et temporelle de la teneur en O₂ dissous est également observée. Si les mesures réalisées ne mettent pas en évidence de phénomène d'hypoxie, il est à noter que de tels phénomènes sont plus susceptibles d'intervenir durant la nuit, où la photosynthèse est inexistante, et où la respiration de l'ensemble de la communauté associée à la faible profondeur de la masse d'eau peuvent engendrer une consommation de l'O₂. Les mesures ayant été réalisées de manière concomitante à l'échantillonnage, de jour, de tels événements ponctuels sont relativement peu probables, en dehors des phénomènes de *malaïgues* qui peuvent toucher en été les lagunes lorsque la respiration bactérienne excède les capacités de production primaire du milieu (McGlathery et al. 2007). Les fortes variations observées illustrent néanmoins la nature hyper-variable des environnements lagunaires, en réponse aux variations des conditions atmosphériques (température, vent) et des apports continentaux.

Sur l'ensemble de la période d'échantillonnage, la comparaison des assemblages associés aux différents habitats met en évidence un patron très net d'appauvrissement de la diversité dans les milieux de sédiments nus en comparaison des herbiers et, dans une moindre mesure, des macroalgues. Il est notamment particulièrement frappant de constater qu'aucune espèce n'est propre aux milieux sédimentaires, et que 80% de la richesse totale identifiée est présente au sein des herbiers. Les champs de macroalgues, quant à eux, abritent également une richesse spécifique importante avec 36 espèces au total, dont 10 ne sont pas présentes au sein de l'herbier de *Zostera noltei*. Ces résultats mettent en exergue l'importance des milieux végétalisés dans une perspective de conservation de la biodiversité et des fonctionnalités écologiques des milieux lagunaires. A grande échelle, ces milieux font actuellement face à de nombreuses pressions d'origine anthropique, incluant l'eutrophisation, qui peut induire leur régression du fait du phénomène d'ombrage provoqué par les efflorescences phytoplanctoniques, la sédimentation résultant des activités humaines, l'introduction d'espèces exotiques, pouvant les remplacer par des mécanismes de compétition, ou encore les mouillages sauvages (Waycott et al. 2009). Les conséquences de la régression de ces habitats essentiels affectent l'ensemble des services écosystémiques fournis, en tout premier lieu les services de soutien essentiels tels que leur contribution aux flux biogéochimiques et leur rôle de soutien à la biodiversité. La complexité structurale des herbiers, qui procurent un habitat tridimensionnel et une surface de colonisation à la surface du sédiment, tout en abritant une faune endogée riche, favorisée par le réseau de rhizomes explique en grande partie leur rôle important de soutien de la biodiversité macrobenthique (Barnes 2013). Ce rôle de la complexité structurale est notamment illustré par la présence dans les habitats végétalisés de nombreuses espèces de crustacés (amphipodes et isopodes) exploitant la canopée (p.ex. *Ampithoe ramondi*, *Dexamine spinosa*, *Gammarus insensibilis*, *Idotea baltica*), qui servent notamment de source de nourriture à l'ichtyofaune des lagunes, incluant elle-même certaines espèces d'intérêt commercial (p.ex. daurades, sars, loups) (Tancioni et al. 2003). De manière étonnante, les espèces herbivores

(principalement des gastéropodes, comme *Tricolia cf tenuis*, *Bittium reticulatum*, *Haminoea navicula*) sont également, pour certaines, présentes dans les habitats non végétalisés. Cette présence, avec des densités toutefois inférieures à celles observées dans les habitats végétalisés, s'explique probablement par le faible couvert végétal observés en fin de saison pour l'habitat « sédiment nu », principalement constitué de macroalgues éphémères et opportunistes, mais qui assurent néanmoins une certaine fonctionnalité en tant qu'habitat pour la faune vagile.

En dépit des spécificités de la composition des cortèges spécifiques associés aux trois habitats, il est frappant de constater que les espèces responsables de la plus grande part de la spécificité des communautés associées aux herbiers sont issues de l'endofaune, en particulier pour les polychètes *Cirriformia tentaculata* et *Heteromastus filiformis*. Ces deux espèces, dépositives de sub-surface, sont présentes dans tous les habitats, mais à des densités de 10 à 100 fois plus importantes dans l'herbier que dans les sédiments nus, illustrant la capacité des herbiers à enrichir le sédiment en matière organique en limitant la remise en suspension des particules fines (Widdows et al. 2008), ainsi que via le transfert de matière organique depuis la production foliaire vers leur système racinaire. Une augmentation de l'abondance de ces espèces, bien que moins importante, est également observée pour les habitats à macroalgues. Ainsi, les résultats acquis ici mettent en évidence un effet de la végétalisation non seulement sur la composition des communautés de macrofaune, comme vu précédemment, mais également sur la structure de ces communautés, via un effet sur les abondances de certains taxons.

L'analyse de la variabilité temporelle de la composition des communautés benthiques met tout d'abord en évidence des dynamiques très contrastées en matière de couvert végétal. En effet, si l'habitat herbier est caractérisé par une stabilité dans le temps, avec un recouvrement total permanent au cours de l'année, les habitats de sédiment nu et de macroalgues sont caractérisés par des dynamiques marquées par un recouvrement minimal en hiver (quasi-nul pour le sédiment nu, et 20% pour les macroalgues) et une installation d'un couvert algal total en été pour l'habitat macroalgues, et partiel (30%) pour l'habitat sédiment nu. Du point de vue de l'environnement physique l'herbier peut donc être vu comme un facteur stabilisant de par la nature pérenne des plantes le constituant, là où les macroalgues plus ou moins éphémères se développent fortement au cours du printemps et de l'été, avant de régresser durant les périodes les plus froides (Flindt et al. 1997).

La structure des communautés macrobenthiques suit les contrastes observés chez les producteurs primaires, avec des abondances remarquablement stables dans le temps dans les herbiers (plus de 2000 individus / m² en moyenne) et un développement progressif des communautés au cours de la saison dans les habitats de sédiment nu et de macroalgues. En dépit de cette dynamique temporelle marquée, les

variations induites restent néanmoins inférieures aux différences observées entre habitats, qui restent le facteur le plus explicatif de la dynamique spatio-temporelle des communautés macrobenthique de la lagune de Bages-Sigean.

Le principal mécanisme écologique pouvant être avancé pour expliquer cette dynamique est le recrutement de la macrofaune. La majeure partie des espèces benthique est caractérisée par un recrutement printanier et estival, ce qui permet aux larves de se développer dans un contexte d'abondance phytoplanctonique élevée, donc des conditions trophiques favorables, et aux stades juvéniles de bénéficier des conditions estivales et automnales pour la croissance (Philippart et al., 2014). L'importance de ce recrutement printanier et estival est notamment soulignée par le fait que si l'abondance augmente très fortement au cours de la période de suivi, la richesse spécifique augmente dans des proportions moindres. On peut ainsi supposer que les variations de richesse spécifique observées sont à mettre en relation avec les augmentations d'abondance de l'ensemble de la communauté, ce qui augmente la probabilité de détection des espèces rares. En conséquence, ces résultats mettent en évidence le fait que les herbiers de phanérogames marines et les habitats à macroalgues jouent sur les communautés macrobenthiques un rôle de soutien structurel et permanent au cours de l'année, non lié à la dynamique saisonnière des cycles de vie des invertébrés benthiques.

6 Synthèse et recommandations

À travers l'utilisation d'approches taxonomiques et fonctionnelles à plusieurs échelles de temps et d'espace, les résultats de ce projet mettent en évidence la complexité du lien entre l'environnement et la distribution de la macrofaune benthique au sein des lagunes méditerranéennes. Malgré la constitution de jeu de données complémentaires, il est apparu difficile de dissocier les effets de l'eutrophisation des fluctuations naturelles sur la macrofaune benthique au sein des lagunes.

Les données historiques collectées dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau constituent une base solide permettant de mettre en évidence une structuration spatiale de la macrofaune benthique à l'échelle de la façade. Celle-ci serait déterminée principalement par (i) l'hydromorphologie des lagunes (niveau de connexion avec la mer, surface et profondeur) et la variabilité en termes de salinité et de température, et (ii) la diversité de l'habitat benthique à l'échelle de la lagune, telle qu'estimée à travers les morphotypes des macrophytes. L'eutrophisation et les facteurs de stress associés comme la faible teneur en oxygène dissous agiraient sur les communautés existantes en réduisant la richesse et la diversité taxonomique. A cette échelle, l'eutrophisation semble agir sur le macrobenthos lagunaire par des mécanismes relativement directs (toxicité des composés azotés inorganiques) et indirects (simplification des habitats benthiques et modifications biogéochimiques des sédiments). L'étude de la dynamique temporelle des lagunes méditerranéennes vis-à-vis de l'eutrophisation n'a en revanche pas permis d'illustrer un lien clair entre l'évolution des conditions environnementales et la structure des communautés benthiques en lagune. Ces résultats issus de données collectées dans le cadre de la DCE interrogent sur l'utilisation de ces données pour caractériser un état écologique des masses d'eau. Bien que nos résultats montrent que le M-AMBI semble être un indicateur sensible à l'eutrophisation à travers les composantes de richesse spécifique et de diversité (Shannon) de l'indice et non celui de l'AMBI, la structure des communautés décrites ne répondrait donc pas uniquement aux pressions anthropiques mais également aux conditions environnementales locales (hydromorphologie, habitats).

L'acquisition de données à l'échelle intra-lagunaire et intra-annuelle dans le cadre de ce projet a permis d'illustrer la variabilité de la structure des communautés benthiques au sein même des lagunes méditerranéennes. La structuration de l'habitat et en particulier de la couverture en macrophyte est ici décrite comme un facteur clé expliquant la distribution de la macrofaune benthique aussi bien dans le temps et dans l'espace. L'absence de prise en compte de cette variabilité dans les stratégies d'acquisition de données dans le cadre de la DCE explique vraisemblablement une partie des difficultés rencontrées dans l'interprétation des données.

Dans un contexte de conservation de la biodiversité et des fonctionnalités écologiques des milieux lagunaires, il apparaît donc indispensable de considérer une description fine des habitats et de leurs fonctions associées (rôle trophique et structurel). La description des habitats est en cours dans le cadre du projet CHAMILA (Cartographique des Habitats en Milieux Lagunaires) qui vise à mettre à disposition des cartes d'habitats sur l'ensemble des lagunes méditerranéennes françaises concernées par la DCE (Menu et al., 2019). L'étude du rôle fonctionnel de ces habitats est actuellement abordé à travers les peuplements de poissons (projet NURSE) pour lesquels les macroalgues semblent jouer un rôle prépondérant pour les juvéniles (Iotti et al., 2023).

L'approche fonctionnelle sur les communautés de macrofaune benthique des lagunes méditerranéennes françaises n'a pas permis de passer outre la variabilité taxonomique liée à l'isolement géographique des lagunes entre-elles. Ceci pourrait s'expliquer en grande partie par le manque de connaissances sur les espèces présentes en lagune. La plupart des informations sont aujourd'hui issues d'études et d'observations menées en Manche ou en Mer du Nord où les espèces bien que parfois communes, n'ont probablement pas les mêmes caractéristiques. Un effort est à entreprendre dans le futur afin d'être en mesure d'utiliser ces approches au sein des lagunes méditerranéennes.

De manière générale, il apparaît essentiel que toutes les futures acquisitions de données sur la communauté benthique en milieu lagunaire soient associées à une description fine de l'habitat associé. Pour diminuer la variabilité temporelle de la structure des communautés, il apparaît également important d'échantillonner à la fin de l'hiver ou de l'été, deux périodes où les communautés sont les plus stables. Il semble indispensable d'appliquer ces recommandations aux futures campagnes menées dans le cadre de la DCE.

7 Références bibliographiques

- Barnes RSK (2013) Spatial stability of macrobenthic seagrass biodiversity. *Mar Ecol Prog Ser* 493:127-139. <https://doi.org/10.3354/meps10546>
- Bartoli, M., Castaldelli, G., Nizzoli, D., Viaroli, P., 2012. Benthic primary production and bacterial denitrification in a Mediterranean eutrophic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 438, 41-51. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.09.011>
- Borja, A., Miles, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Berg, T., 2009. Current status of macroinvertebrate methods used for assessing the quality of European marine waters: implementing the Water Framework Directive. *Hydrobiologia* 633, 181-196. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9881-y>
- Boyé, A., 2014. Réponse de la macrofaune benthique à l'eutrophisation dans les lagunes méditerranéennes. Univ. Pierre et Marie Curie, Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, Paris.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Desmalades, M., Grémare, A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research* 60, 287-298.
- Chapelle, A., Menesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecol. Model.* 127, 161-181. [https://doi.org/10.1016/s0304-3800\(99\)00206-9](https://doi.org/10.1016/s0304-3800(99)00206-9)
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210, 223-253. <https://doi.org/10.3354/meps210223>
- Cummins, S.P., Roberts, D.E., Zimmerman, K.D., 2004. Effects of the green macroalga *Enteromorpha intestinalis* on macrobenthic and seagrass assemblages in a shallow coastal estuary. *Marine Ecology Progress Series* 266, 77-87.
- Derolez, V., Bec, B., Cimiterra, N., Foucault, E., Messiaen, G., Fiandrino, A., Malet, N., Munaron, D., Serais, O., Connes, C., Gautier, E., Hatey, E., Giraud, A., 2021. OBSLAG 2020 - volet eutrophisation Lagunes méditerranéennes (période 2015-2020). Etat DCE de la colonne d'eau et du phytoplancton, tendance et variabilité des indicateurs.
- Derolez, V., Bec, B., Munaron, D., Fiandrino, A., Pete, R., Simier, M., Souchu, P., Laugier, T., Aliaume, C., Malet, N., 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean & Coastal Management* 171, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012>
- Derolez, V., Fiandrino, A., Munaron, D., Cadoret, M., 2014. Bilan sur les principales pressions pesant sur les lagunes méditerranéennes et leurs liens avec l'état DCE.
- De Wit, R., 2011. Biodiversity of coastal lagoons ecosystems and their vulnerability to global change. In: *Ecosystems Biodiversity*, Grillo, O., Venora, G., editeurs, InTech, Rijeka. pp29-40.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F., Champely, S., 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ Ecol Stat* 3, 143-166. <https://doi.org/10.1007/BF02427859>
- Dray, S. and Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89, 3400-3412.
- Duarte, C., Conley, D., Carstensen, J., Sánchez-Camacho, M., 2009. Return to Neverland: Shifting Baselines Affect Eutrophication Restoration Targets. *Estuaries and Coasts* 32, 29-36. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9111-2>
- Elliott, M., Burdon, D., Hemingway, K.L., Apitz, S.E., 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: Confusing management and science - A

- revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 349–366. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.034>
- Evrard, A., 2022. Variations spatio-temporelles de la distribution de la macrofaune dans la lagune de Bages-Sigean (Méditerranée). Mémoire de master I de l'Université de Bretagne Occidentale. 22pp.
- Flindt, M.R., Kamp-Nielsen, L., Marques, J.C., Pardal, M.A., Bocci, M., Bendoricchio, G., Salomonsen, J., Nielsen, S.N., Jørgensen, S.E., 1997. Description of the three shallow estuaries: Mondego River (Portugal), Roskilde Fjord (Denmark) and the lagoon of Venice (Italy). *Ecological Modelling* 102, 17-31.
- Fiandrino, A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S., de Wit, R., 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119, 132–144.
- Grall, J., Chauvaud, L., 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8, 813–830.
- Grillas P., Derolez V., Bec B., Ximenes M-C., Giraud A. 2016. Adaptation des grilles DCE de qualité nutriments et phytoplancton (abondance et biomasse) pour les lagunes oligo et mésohalines. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00357/46818/>
- Guelorget, O., Pertuisot, J.P., 1984. Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paralique. *Bulletin d'Ecologie* 15, 67–76.
- Hull, S.C., 1987. Macroalgal mats and species abundance: a field experiment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25, 519–532.
- Iotti, M., Darnaude, A.M., Bouriat, A., Ouisse, V., 2023. Spatio-temporal Variation of Shallow Microhabitats and Associated Juvenile Fish Assemblages in a Mediterranean Lagoon. *Estuaries and Coasts*. <https://doi.org/10.1007/s12237-022-01102-9>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Meerhoff, M., Lauridsen, T., Jensen, J., 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction—some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584, 239–252. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0596-7>
- Labrune, C., Gauthier, O., Conde, A., Grall, J., Blomqvist, M., Bernard, G., Gallon, R., Dannheim, J., Van Hoey, G., Grémare, A., 2021. A General-Purpose Biotic Index to Measure Changes in Benthic Habitat Quality across Several Pressure Gradients. *Journal of Marine Science and Engineering* 9, 654. <https://doi.org/10.3390/jmse9060654>
- Le Fur, I., De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Derolez, V., Simier, M., Malet, N., Ouisse, V., 2019. Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. *Marine Ecology Progress Series* 608, 13–32. <https://doi.org/10.3354/meps12814>
- Le Fur, I., De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Simier, M., Ouisse, V., 2018. Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth. *Hydrobiologia* 808, 175–200. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3421-y>
- Legendre, P., R. Galzin, and M. L. Harmelin-Vivien. (1997) Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78, 547–562
- Leruste, A., Malet, N., Munaron, D., Derolez, V., Hatey, E., Collos, Y., De Wit, R., Bec, B., 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 180, 190–203. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.029>
- Licari, M.-L., 1998. Mise au point d'un système d'aide à l'interprétation de données benthiques en milieu marin et lagunaire. E.P.H.E.,
- Lloret, J., Marin, A., 2011. The contribution of benthic macrofauna to the nutrient filter in coastal lagoons. *Marine Pollution Bulletin* 62, 2732–2740.
- McGlathery, K.J., Sundbäck, K., Anderson, I.C., 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series* 348, 1–18.
- MEDDE, 2013. Guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales (eaux côtières et eaux de transition) en vue de la mise à jour des états des lieux.

- Meerhoff, E., Rodríguez-Gallego, L., Giménez, L., Muniz, P., Conde, D., 2013. Spatial patterns of macrofaunal community structure in coastal lagoons of Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 492, 97-110. <https://doi.org/10.3354/meps10472>
- Menu, M., Vaz, S., Bajjouk, T., Derolez, V., Fiandrino, A., Giraud, A., Grillas, P., Ouisse, V., 2019. Rapport final du projet CHAMILA (Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen).
- Migné, A., Ouisse, V., Hubas, C., Davoult, D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: II Effect on benthic biomass and metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 161-168. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.023>
- MTEs, 2018. Guide relatif aux règles d'évaluation de l'état des eaux littorales (eaux côtières et eaux de transition) dans le cadre de la DCE. 277 pp. <https://www.eaufrance.fr/sites/default/files/2019-04/guide-reeel-2018-3.pdf>
- Norkko, A., Bonsdorff, E., 1996. Population responses of coastal zoobenthos to stress induced by drifting algal mats. *Marine Ecology Progress Series* 140, 141-151.
- Ouisse, V., Riera, P., Migne, A., Leroux, C., Davoult, D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91, 272-281. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.10.034>
- Pérez-Ruzafa, A., Pérez-Ruzafa, I.M., Newton, A., Marcos, C., 2019. Coastal lagoons: environmental variability, ecosystem complexity, and goods and services uniformity. In: *Coasts and Estuaries*, Elsevier Inc. pp253-276.
- Philippart, C.J.M., van Bleijswijk, J.D.L., Kromkamp, J.C., Zuur, A.F., Herman, P.M.J., 2014. Reproductive phenology of coastal marine bivalves in a seasonal environment. *Journal of Plankton Research* 36, 1512-1527.
- Pihl, L., Magnusson, G., Isaksson, I., Wallentinus, I., 1996. Distribution and growth dynamics of ephemeral macroalgae in shallow bays on the Swedish west coast. *Journal of Sea Research* 35, 169-180.
- Raffaelli, D., 2000. Interaction between macro-algal mats and invertebrates in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Hegoland Marine Research* 54, 71-79.
- Reizopoulou, S., Simboura, N., Sigala, K., Barbone, E., Aleffi, F., Kaisakis, G., Rosati, I., Basset, A., Nicolaidou, A., 2014. Assessing the ecological status of Mediterranean coastal lagoons using macroinvertebrates. Comparison of the most commonly used methods. *Mediterranean Marine Science* 602-612. <https://doi.org/10.12681/mms.606>
- Rossi, F., Forster, R., Montserrat, F., Ponti, M., Terlizzi, A., Ysebaert, T., Middelburg, J., 2007. Human trampling as short-term disturbance on intertidal mudflats: effects on macrofauna biodiversity and population dynamics of bivalves. *Marine Biology* 151, 2077-2090.
- Schramm, W., 1999. Factors influencing seaweed responses to eutrophication: some results from EU-project EUMAC. *Journal of Applied Phycology* 11, 69-78. <https://doi.org/10.1023/a:1008076026792>
- Sfriso, A., Birkemeyer, T., Ghetti, P.F., 2001. Benthic macrofauna changes in areas of Venice lagoon populated by seagrasses or seaweeds. *Marine Environmental Research* 52, 323-349. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(01\)00089-7](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(01)00089-7)
- Souchu, P., Bec, B., Smith, V.H., Laugier, T., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V., Collos, Y., Vaquer, A., 2010. Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67, 743-753. <https://doi.org/10.1139/F10-018>
- Tancioni, L., Mariani, S., Maccaroni, A., Mariani, A., Massa, F., Scardi, M., Cataudella, S., 2003. Locality-specific variation in the feeding of *Sparus aurata* L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 469-474.
- Thouzeau, G., Grall, J., Clavier, J., Chauvaud, L., Jean, F., Leynaert, A., ni Longphuir, S., Amice, E., Amouroux, D., 2007. Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal

distributions in the Thau lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72, 432–446.

- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106, 12377-12381.
- Widdows, J., Pope, N.D., Brinsley, M.D., Asmus, H., Asmus, R.M., 2008. Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Marine Ecology Progress Series* 358, 125-136.