



HAL
open science

Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton.

Rima Jihane Trigui

► **To cite this version:**

Rima Jihane Trigui. Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton.. Océan, Atmosphère. Muséum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2009. Français. NNT: . tel-00466280

HAL Id: tel-00466280

<https://theses.hal.science/tel-00466280>

Submitted on 23 Mar 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2009

N°attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□□□□□

THÈSE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Spécialité : OCÉANOLOGIE BIOLOGIQUE

Présentée et soutenue publiquement par

Rima Jihane TRIGUI

Le 06 octobre 2009

Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton

Composition du jury :

M. Christian RETIÈRE	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle - CRESCO, Dinard	Directeur de Thèse
M. Frédéric OLIVIER	Maître de Conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle - CRESCO, Dinard	Co-encadrant
M. Eric THIÉBAUT	Maître de Conférences, Université Paris 6, Roscoff	Co-encadrant
M. Guy BACHELET	Directeur de Recherche au CNRS, Station Marine d'Arcachon	Rapporteur
M. Jacques CLAVIER	Professeur, Université de Bretagne Occidentale (UBO-IUEM), Brest	Rapporteur
M. Philippe ARCHAMBAULT	Professeur, Université du Québec, Rimouski	Examineur
M. Patrick LE MAO	Cadre de Recherche, Ifremer-CRESCO, Dinard	Examineur

REMERCIEMENTS

Je tiens avant tout à exprimer ma profonde reconnaissance au professeur Christian Retière. Il m'a transmis les connaissances nécessaires à l'élaboration de ma thèse. Je n'oublierai pas sa participation intensive lors des fameuses semaines de tri bloqué. Enfin, je le remercie particulièrement pour l'intérêt et l'attention soutenus qu'il m'a promulgué tout au long de ces années.

Je souhaite également adresser mes sincères remerciements à Eric Thiébaud qui m'a accueilli et guidé depuis mon arrivée en France en 2003. Je le remercie d'avoir cru en moi et de m'avoir inculqué son savoir et sa rigueur scientifique. Sans son soutien et ses encouragements continuels ce travail n'aurait pu aboutir, en particulier dans certaines épreuves difficiles que j'ai eu à traverser.

Mes profonds remerciements vont également à Frédéric Olivier pour son travail de guide attentif et constant depuis le début de cette étude. Il m'a initié à la taxonomie et m'a fait apprécier le monde passionnant de la faune benthique. Au delà de ses qualités intellectuelles j'ai particulièrement apprécié ses qualités humaines, sa générosité et sa disponibilité qui m'ont grandement aidé à accomplir ce travail.

Un grand merci au professeur Jacques Clavier et à Monsieur Guy Bachelet (Directeur de recherche CNRS) pour m'avoir fait l'honneur d'être mes rapporteurs. Je leur suis très reconnaissante d'avoir accepté cette lourde tâche.

Je tiens à remercier chaleureusement Patrick Le Mao pour avoir bien voulu examiner mon travail, et pour l'intérêt et l'aide qu'il m'a apporté au cours de l'élaboration de cette thèse.

Au professeur Philippe Archambault, je souhaite lui présenter mes plus sincères remerciements pour avoir accepté d'examiner ce travail et d'avoir bien voulu se déplacer du Québec pour ma soutenance de thèse.

Je remercie vivement le professeur Guy Boucher de m'avoir accueillie dans son laboratoire (UMR BOME, MNHN) dès mes premières années en France et de m'avoir précieusement soutenue pour l'obtention de mon financement de thèse.

Merci également à Franck Gentil pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail et de l'aide précieuse qu'il m'a prodigué chaque fois que j'en ai eu besoin.

Aussi, je souhaite remercier Nicolas Desroy, qui a toujours répondu présent pour aider au dépouillement des échantillons benthiques et aussi pour m'avoir mi à disposition des données nécessaires pour mon étude.

Je tiens à remercier Jérôme Founier pour son aide en cartographie et aussi pour sa générosité et sa bonne humeur au sein de l'ex Station Marine de Dinard, MNHN.

Un grand merci également à Chantal Bonnot-Courtois, à Monique Le Vot et à Hélène Gloria du Laboratoire de Géomorphologie de Dinard pour l'aide précieuse qu'elles m'ont apportée, plus particulièrement dans le traitement des échantillons granulométriques des deux missions 'Benthomont-I' & 'Benthomont-III'.

Je souhaite remercier les deux équipes 'ReTroProd' et 'DivCo' de la station Biologique de Roscoff, plus particulièrement aux responsables d'équipes Dominique Davoult et Frédérique Viard pour l'accueil et l'aide matériel qu'ils m'ont apporté.

J'exprime aussi toute ma gratitude à toutes les personnes qui ont participé à l'échantillonnage de la macrofaune benthique lors des deux missions 'Benthomont-I' et 'Benthomont-III', plus particulièrement aux équipes de l'Ifremer et du Muséum d'Histoire Naturelle de Dinard (CRESCO), ainsi qu'aux marins du bateau le Louis-Fage.

Un grand merci aux copains Roscovites (Aurélie, Caro, Céline, Claire, Dani, François, Gauthier, Laure, Marjo, Peter, Sabrina, Sakina, Valeria et Vincent) qui m'ont soutenu et supporté tout au long de la rédaction de ma thèse. Je tiens particulièrement à remercier Damien pour m'avoir tant aidé durant les derniers mois de thèse. Tes relectures et tes corrections m'ont fait gagner un temps bien précieux. Merci encore pour ta patience et pour ton soutien. Aussi, merci à Céline, François, Sabrina et Vincent pour leur aide dans l'impression du manuscrit.

Egalement je tiens à remercier Aurélie (lili), Balkis, Jalil, Karima, Loulou, Laurent Godet et Laurent Guerin, Nabila, Otman et Thibaut pour m'avoir soutenue continuellement pendant ma thèse.

Enfin, je souhaite dédier ce présent manuscrit de thèse à ma famille, plus particulièrement à mes parents vers qui je témoigne toute ma reconnaissance et tout mon amour. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir encouragé sans relâche.

A ma sœur Sofia et à son époux constamment présents ; ils m'ont soutenus et aidés dès mon arrivée en France et tout au long de ma thèse. Je vous dois beaucoup ! Merci encore...

A mes deux grands frères Ben et Mahfoud que j'ai hâte de revoir.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE

1. Les écosystèmes côtiers : entre richesses et menaces	1
1.1. Définition des zones côtières et des enjeux.....	1
1.2. Les pressions anthropiques sur les écosystèmes côtiers	4
1.3. Les mesures de gestion et de conservation des zones littorales et côtières.....	11
2. La Manche	12
2.1. Description	12
2.2. Répartition des invertébrés benthiques	15
2.3. Les contraintes anthropiques	16
3. Le golfe normano-breton et ses spécificités environnementales	20
4. La baie du Mont-Saint-Michel : caractéristiques environnementales et contraintes anthropiques	25
5. Objectifs et plan de la thèse	30

CHAPITRE I : Les structures tourbillonnaires du golfe normano-breton : Quels effets sur le peuplement benthique des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* ?

I.1. Introduction	33
I.2. Matériels & méthodes	36
I.2.1. Les modèles biologiques	36
I.2.2. Stratégie d'échantillonnage	38
I.2.3. Le traitement des échantillons.....	39
I.2.4. Le traitement des données.....	41
I.2.5. Classification fonctionnelle.....	46
I.2.6. Démographie des trois espèces de bivalves	47
I.2.7. Acquisition des données macrobenthiques historiques (Retière (1979)	49
I.3. Résultats	50
I.3.1. Caractéristiques granulométriques des stations échantillonnées.....	50
I.3.2. Caractéristiques générales du peuplement benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton	52
I.3.3. Structure du peuplement benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton	55
I.3.4. Etude démographique des populations des trois principales espèces de bivalves des sédiments grossiers du golfe normano-breton.....	59
I.3.5. Evolution spatio-temporelle des populations de bivalves du golfe normano-breton au cours des 40 dernières années	65
I.4. Discussion	70
I.4.1. Structuration des peuplements des sédiments grossiers subtidiaux du golfe normano-breton	70
I.4.2. Effets des structures tourbillonnaires sur la démographie des principales espèces de bivalves du golfe normano-breton.....	75
I.4.3. Evolution temporelle des distributions de quelques espèces d'invertébrés benthiques du golfe Normano-Breton	79

CHAPITRE II: L'environnement naturel vs. la conchyliculture: Quels effets sur le benthos intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel?

II.1. Introduction	88
II.2. Matériels & méthodes	92
II.2.1. Modèles biologiques	92
II.2.2. Stratégie d'échantillonnage.....	94
II.2.3. Traitement des échantillons	95
II.2.4. Le traitement des données.....	96
II.3. Résultats	104
II.3.1. Caractéristiques granulométriques de la baie du Mont-Saint-Michel.....	104
II.3.2. Caractéristiques générales de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel	106
II.3.3. Structure des assemblages macrobenthiques de la zone intertidale de la baie du Mont-Saint-Michel	108
II.3.4. Structure démographique des quatre populations des principaux bivalves de la baie	114
II.3.5. Importance fonctionnelle des 4 espèces majeures de bivalves	122
II.4. Discussion	123
II.4.1. Structure des peuplements macrobenthiques intertidaux de la baie du Mont-Saint-Michel	123
II.4.2. Effets des facteurs environnementaux et anthropiques sur la distribution et la croissance des principales populations de bivalve	129

CHAPITRE III: De la connaissance vers la gestion raisonnée

III.1. Introduction.....	139
III.2. Matériel & méthodes	143
III.2.1. La cartographie Natura 2000 de la baie.....	143
III.2.2. Calcul des indices biotiques	143
III.2.3. Conditions de référence	148
III.2.4. Statuts écologiques selon la Directive Cadre sur l'Eau.....	151
III.3. Résultats.....	152
III.3.1. Les Habitats de la Baie du Mont-Saint-Michel	152
III.3.2. Le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel	154
III.3.3. Concordance des statuts écologiques fournis par les six indices biologiques.....	157
III.4. Discussion	158
III.4.1. Les habitats benthiques et la typologie « Natura 2000 » en baie du Mont-Saint-Michel.....	159
III.4.2. Quel est le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel ? Quelle est la pertinence des indices biologiques utilisés ?	163
III.4.3. Comparaison des statuts écologiques entre les différents indices	165
III.4.4. Comment homogénéiser les statuts écologiques entre les indices ?	167

CONCLUSION GENERALE & PERSPECTIVES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LISTE DES FIGURES & TABLEAUX

ANNEXES

INTRODUCTION GENERALE

1. Les écosystèmes côtiers : entre richesses et menaces

1.1. Définition des zones côtières et des enjeux

Zones d'interfaces entre systèmes (i.e. terre/mer, côte/large, colonne d'eau/sédiment), les zones côtières renferment des écosystèmes complexes, eu égard aux multiples interactions entre facteurs physiques, chimiques et biologiques qui s'expriment à différentes échelles spatiales et temporelles. Elles comprennent une mosaïque d'habitats¹, en zone ouverte ou en milieux semi fermés (estuaires, baies, fjords, golfe), dont de nombreux habitats littoraux remarquables (mangroves, marais salés, lagunes, côtes rocheuses), des habitats subtidaux benthiques complexes (récifs coralliens, herbiers de phanérogames marines, forêts de macroalgues) ainsi qu'une multitude d'environnements sédimentaires (Christian & Mazzilli 2007).

A ce jour, plusieurs systèmes de délimitations géographiques ont été proposés afin de borner les milieux côtiers. Ces délimitations sont en partie tributaires de la perception que se font les hommes politiques en charge de la gestion de ces milieux, notamment du rôle fonctionnel des écosystèmes et des interactions entre l'homme et le milieu (exploitation de la ressource, occupation de l'espace, etc...). Si les milieux côtiers sont définis de manière générale, comme étant associés au plateau continental (i.e. ils incluent les zones intertidales et subtidales), ils correspondent pour certains auteurs à la Zone Economique Exclusive (ZEE), c'est à dire aux masses d'eaux tombant sous la juridiction d'un état jusqu'à 200 milles nautiques vers le large (Spalding et al. 2007, Halpern et al. 2008). Pour d'autres auteurs, ces milieux se limitent à une zone localisée à moins de 100 km de la côte ou dont la profondeur ne dépasse pas 100 m au dessous du niveau de la plus basse mer d'équinoxe (définition du module d'observation du milieu côtier dans le programme international Global Ocean Observing System, GOOS). En parallèle de ces critères géographiques ou topographiques, certaines démarches soutiennent une approche plus fonctionnelle. A titre d'exemple, dans un souci d'évaluation et de gestion durable des eaux côtières internationales (i.e. pêcheries, pollution, restauration d'habitats, gouvernance transnationale), 64 écosystèmes marins (i.e. 'Large Marine Ecosystems') ont été définis sous l'égide de l'Union Mondiale pour la Conservation de la Nature (UICN), de la Commission Océanographique Intergouvernementale de l'UNESCO (IOC-UNESCO) et de l'administration américaine pour

¹ La notion d'habitat exprime ici un milieu de vie naturel qui se limite dans sa définition par ses facteurs abiotiques, regroupant des caractéristiques physico-chimiques relativement homogènes/uniformes (Collignon 1991)

l'océan et l'atmosphère (NOAA) (Sherman et al. 2005, <http://www.lme.noaa.gov>). Ces 'vastes écosystèmes marins' englobent les zones côtières, depuis les bassins versants et les estuaires jusqu'à la limite externe du plateau continental, ainsi que les marges des principaux courants océaniques. Ils correspondent à des zones cohérentes d'environ 200 000 km² qui se caractérisent par leur bathymétrie, leur hydrologie, leur productivité et l'architecture de leurs réseaux trophiques. Dans une approche axée sur la préservation de la biodiversité et des habitats, Spalding et al. (2007) ont proposé de subdiviser l'ensemble des régions côtières en 232 écorégions marines définies en premier lieu selon des critères biogéographiques. Dans ce système de classification, la limite externe des écorégions côtières est l'isobathe 200 m.

Bien qu'elles ne représentent qu'environ 8% de la surface globale des océans, les zones côtières sont pourtant parmi les plus productives et les plus riches au monde en terme de diversité biologique (Poore & Wilson 1993, Burke et al. 2001). Elles fournissent ainsi de multiples biens et services écosystémiques essentiels au bien-être et à la survie de la population humaine dont la valeur économique moyenne a été évalué à environ 33 trillions (10¹²) de dollars U.S. (Costanza et al. 1997). Les environnements côtiers renferment ainsi 40% des biomasses marines et procurent 90 à 95% des ressources marines exploitées à l'échelle mondiale. Ils assurent 25% de la production primaire mondiale, 80% de la production globale carbonatée, 50% de la dénitrification globale ou encore 90% de la minéralisation sédimentaire globale (EEA 2006). Ils contribuent ainsi de manière significative à la régulation de nombreux cycles biogéochimiques avec des retombées sur la machinerie climatique terrestre ou le recyclage de nombreux polluants. En plus de ces biens et services résultant de fonctions écologiques, les milieux côtiers offrent des voies maritimes privilégiées qui assurent le transport de 90% des marchandises du commerce international, ou participent à la protection des littoraux contre l'érosion. Enfin, il convient de mentionner que ces régions ont une forte valeur culturelle pour de nombreuses sociétés humaines et sont très attractives pour le développement d'activités récréatives.

Actuellement, environ 60% de la population mondiale de la planète vit à moins de 100 km des côtes (Vitousek et al. 1997). A titre d'exemple, en Europe, le nombre d'habitants vivant à moins de 50 km des côtes a été estimé à environ 200 millions (Airoldi & Beck 2007). Les estimations futures laissent présager que d'ici 2025, 75% de cette population vivra à proximité des côtes en réponse aux augmentations constantes (1) de la croissance

démographique, (2) du fort taux de migration de la population humaine vers ces zones côtières plus riches et productives, (3) du développement croissant du tourisme, ainsi que (4) de l'intensification des activités anthropiques (Airoldi & Beck 2007, Crowell et al. 2007, Dennison 2008).

De par leur caractère attractif pour les populations humaines, les écosystèmes côtiers ont ainsi été soumis depuis longtemps à des dégradations d'origine anthropique. Historiquement, l'impact de la colonisation humaine dans certaines régions côtières d'Europe a été observé dès la période du mésolithique (6^{ème} millénaire avant J.C) (Knottnerus 2005). D'autres traces d'anthropisation ont été recensées durant la période romane, alors que certains marais côtiers étaient déjà loin d'être à l'état 'pristine', terme anglais qui symbolise un état originel n'ayant subi aucune dégradation humaine (Rippon 2000, Airoldi & Beck 2007). Au Moyen Age, il existe une première intensification de l'exploitation des ressources naturelles marines et des modifications des habitats qui leur sont associées. Ces modifications concernent en particulier la dynamique de poldérisation et d'assèchement de zones littorales afin d'augmenter les surfaces cultivées, et le développement des aménagements portuaires pour supporter les activités de pêche et du commerce maritime mais aussi pour protéger le littoral de l'érosion. Dans un premier temps, cette anthropisation s'est essentiellement concentrée dans les estuaires et les régions littorales, zones privilégiées de sédentarisation des populations humaines et plus facilement accessibles pour l'exploitation des ressources marines (Schrope 2006, Airoldi & Beck 2007). Depuis le dix-huitième siècle, l'explosion démographique de population humaine, passée d'un milliard d'habitants en 1800 à 6,5 milliards d'habitants en 2005, et la révolution industrielle ont profondément amplifié et étendu l'impact des activités anthropiques sur les environnements marins (Lotze et al. 2006, Worm et al. 2006). L'accroissement démographique a ainsi généré des besoins croissants d'espace et de ressources alimentaires que le développement exponentiel de l'urbanisation, de l'industrialisation ou des échanges maritimes a pu assouvir (EEA 2007).

Les principales modifications subies par les écosystèmes côtiers ont des origines variées : (1) physiques, par modification, fragmentation et destruction des habitats en réponse au développement de l'urbanisme, de l'industrialisation et des activités touristiques (ex : constructions de digues ou d'infrastructures portuaires) ; (2) chimiques, associées aux importants rejets urbains, industriels ou encore agricoles qui induisent une dégradation de la qualité des eaux et des phénomènes d'eutrophisation ; (3) biologiques, à travers des changements de la diversité biologique en réponse à la surexploitation des ressources ou à

l'introduction d'espèces invasives. D'autres impacts opèrent à plus large échelle d'espace telle que le réchauffement climatique ou l'acidification des océans (Hixon et al. 2001, Harvell et al. 2002, Occhipinti-Ambrogi 2007).

1.2. Les pressions anthropiques sur les écosystèmes côtiers

Les principaux effets néfastes actuels de l'anthropisation sur les écosystèmes marins côtiers incluent ainsi la destruction ou la modification des usages des habitats benthiques, la dégradation de la qualité des eaux, la surexploitation des ressources marines et l'introduction d'espèces invasives. Toutefois, il est important de souligner que ces diverses perturbations varient fortement en fonction du degré d'anthropisation auquel l'écosystème est soumis, sachant que des perturbations de faible intensité peuvent avoir un effet 'bénéfique' pour l'écosystème (i.e. 'intermediate disturbance hypothesis', Connell 1978). Dans le cadre de ce paragraphe, nous insisterons au contraire sur les perturbations d'intensité moyennes à fortes.

Bien que peu documentée en zones côtières en comparaison des connaissances acquises en domaine continental, la destruction des habitats apparaît tout à fait spectaculaire pour certains habitats remarquables en zones côtières (Airoldi & Beck 2007). A titre d'exemple, ces mêmes auteurs citent que plus de 22000 km² d'habitats côtiers européens ont été détruits au cours du temps alors que les surfaces artificielles ont augmenté d'environ 1900 km² au cours du seul 20^{ème} siècle. En Grande Bretagne, la mise en valeur de terres à des fins agricoles a touché au moins 85% des estuaires depuis l'époque romaine, ces estuaires ayant perdu entre 25 et plus de 80% de leurs zones intertidales ; ces milieux estuariens continuent de perdre aujourd'hui des surfaces à un taux de 0,2 à 0,7% par an, même lorsque ceux-ci font l'objet de mesures de protection reconnues au niveau international.

Une cause majeure de la dégradation de la qualité des eaux côtières est l'eutrophisation et l'augmentation de la production primaire micro- ou macro-algale. Elles résultent de l'accroissement des concentrations en sels nutritifs dans la colonne d'eau provoqués par les rejets de produits fertilisants (ex : agriculture, élevage, apports industriels). Cette augmentation de la production primaire a pour effet de provoquer une élévation du flux de matière organique vers le compartiment benthique qui alimente l'activité microbienne et induit une hausse de la consommation en oxygène dissous à proximité du fond. Cette

eutrophisation est à l'origine de crises hypoxiques voire anoxiques dont le nombre a augmenté exponentiellement au cours des dernières décennies (Diaz & Rosenberg 2008, Vaquer-Sunyer & Duarte 2008). Même si la démarche utilisée peut être critiquée, près de 400 systèmes côtiers sont considérés à ce jour comme anoxiques (i.e. 'dead zones') couvrant une surface totale de plus de 245 000 km² (Diaz & Rosenberg 2008). Les conséquences écosystémiques des événements hypoxiques ou anoxiques sont multiples et incluent entre autres (i) la compression des habitats de certains organismes pélagiques ou benthiques, (ii) des mortalités massives des taxons les plus sensibles, (iii) une modification des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, et (iv) une modification des flux énergétiques dans les réseaux trophiques.

L'exploitation et/ou la surexploitation des ressources marines, qu'il s'agisse de vertébrés (ex : poissons, mammifères, oiseaux) ou d'invertébrés marins (ex : mollusques, crustacés), sont l'une des causes des premières dégradations des milieux côtiers (Jackson et al. 2001, Myers & Worm 2003). La pêche a provoqué de fortes diminutions des stocks pour de nombreuses espèces, voire dans les cas les plus extrêmes, l'effondrement total de ceux d'espèces à fort intérêt commercial (Worm et al. 2006) et/ou à fort intérêt fonctionnel et structurel (Tegner et al. 1996). Parallèlement aux effets directs de la pêche sur les ressources exploitées, cette activité a également engendré de profonds changements dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques par l'élimination des prédateurs supérieurs (Pauly et al. 1998, Lynam et al. 2006). D'autre part, les engins de pêche utilisés, en particulier les engins traînants (ex : la drague, le chalut à perche) sont également responsables d'importantes dégradations du milieu (i.e. modification morphosédimentaire), ainsi que des communautés benthiques associées en terme de structure et de fonctionnalité (Currie & Parry 1996, Callaway et al. 2007). En mer du Nord, Callaway et al. (2007) ont mis en évidence l'impact des activités de pêche sur la distribution spatiale des espèces, avec pour effet soit une réduction soit une prolifération, selon leur degré de tolérance face à ces pratiques humaines intenses. D'autre part, sur certaines aires de la mer du Nord, Hiddink et al. (2006) ont observé une réduction de respectivement 56% et 21% des biomasses et de la production benthique secondaire.

Durant les années 50 et 60, l'intensification de l'effort de pêche grâce aux avancées technologiques et à l'emploi d'outils plus performants (sondeurs, chaluts, positionnement GPS...) avait permis, en à peine deux décennies, de multiplier par un facteur trois les captures

des pêches marines et continentales, passant de 20 millions de tonnes en 1950 à 56 millions de tonnes en 1969. Au cours des années 70 et 80, le taux moyen d'accroissement des captures est tombé à 2% par an avant de s'annuler puis de devenir négatif après les années 90, alors que le nombre de bateaux et leur efficacité n'ont cessé d'augmenter durant cette période. En 2005, le stock mondial des espèces pêchées a été estimé à 94 millions de tonnes (FAO 2007). Les pêcheries mondiales semblent avoir atteint un maximum dans la mesure où les trois quarts des stocks des poissons sont considérés actuellement comme pleinement exploités voire même surexploités.

En réponse à cette stagnation des captures, l'aquaculture en eaux marines et continentales s'est développée de manière croissante ces dernières décennies. Cette activité, déjà très ancienne (i.e. 2000 ans avant J.C), représente à ce jour environ 29% de l'industrie agroalimentaire dans le monde, et fournit 50% des poissons consommés par la population humaine (FAO 2007). A l'échelle mondiale, elle a énormément progressé au cours des 50 dernières années, avec une production passant de moins d'un million de tonnes en 1950 à 59,4 millions de tonnes en 2004, pour une valeur marchande supérieure à 70 millions d'euros. Les revenus de l'aquaculture sont détenus à 69% par la Chine et à 21% par le reste de l'Asie. Les productions aquacoles proviennent pour 51% d'élevages en mer, à 43% d'élevages en eaux douces et à 6% d'élevages en eaux saumâtres. La mariculture assure une importante production en mollusques et en plantes aquatiques qui constituent respectivement 43 et 46% des productions aquacoles en mer. En eaux saumâtres, ce sont les crevettes pénéides et les poissons, principalement le tilapia, qui représentent respectivement 63 et 34% des produits cultivés. En eaux douces, les poissons forment l'essentiel des productions (i.e. 94%). Un total de 442 espèces a été cultivé au moins pendant une période comprise entre 1959 et 2004 (FAO 2007).

En France, le secteur de l'aquaculture en mer est orienté principalement vers la conchyliculture, c'est-à-dire l'élevage des mollusques, qui représente 80,5% des quantités de produits vendus, et dans une moindre mesure la pisciculture (i.e. élevage de poisson) qui assure 19,5% de la production mise sur le marché (OFIMER 2008). Au total, 238 000 tonnes de produits issus de ces deux filières ont été vendues en 2006, pour une valeur estimée à 525 millions d'euros. Parmi les espèces les plus exploitées, l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) et la moule bleue (*Mytilus edulis*) représentent à elles seules 79% de la production totale (i.e. l'huître 48,8% et la moule 30,2%), alors que les deux poissons les plus cultivés, la truite et le saumon, constituent seulement 13,8% de la production totale. Les principaux bassins

conchylicoles se répartissent le long du littoral français dans l'étang de Thau, le bassin d'Arcachon, le bassin de Marennes Oléron, la baie de Bourgneuf, la baie du Mont-Saint-Michel, l'ouest Cotentin et la baie des Veys.

L'aquaculture n'est pas sans effet sur les écosystèmes dans lesquels elle s'implante. Les conséquences environnementales de l'aquaculture sont multiples et incluent en particulier la dégradation ou la modification des habitats liées à l'installation des aménagements aquacoles, la production de déchets ou l'introduction d'espèces exotiques dans les cas les plus néfastes. L'intensité des perturbations dépend néanmoins grandement du type de filière aquacole (Naylor et al. 2000) et de l'environnement hydro-sédimentaire (Hartstein & Rowden 2004). L'élevage de certaines espèces de poissons à forte valeur marchande tel que le saumon, nécessite l'ajout d'importants apports nutritionnels sous forme de farines et de graisses animales qui a modifié la nature des activités de pêche (i.e. développement d'une pêcherie minotière). L'excès de nourriture non consommé par les poissons et leurs fèces entraîne un enrichissement en matière organique des sédiments situés sous les structures d'élevage, tel qu'observer par la salmoniculture (Buschmann et al. 2006, Buschmann et al. 2009). Dans plusieurs pays tropicaux, la crevetticulture a provoqué la destruction massive de mangroves servant de nourriceries à de nombreuses espèces côtières ou contribuant largement à la protection du littoral contre l'érosion (Chua et al. 1989). Dans le cas de la conchyliculture, l'élevage d'espèces suspensivores ne demande aucun apport nutritif additionnel et les répercussions sur l'environnement sont généralement moindres même s'il existe une variabilité en fonction des caractéristiques physiques des sites (Stenton-Dozey et al. 1999, Crawford et al. 2003, Crawford 2004, Hartstein & Rowden 2004, Miron et al. 2005). Les principales perturbations observées sont ainsi : (1) une augmentation du couplage benthos-pélagos qui se traduit par une diminution du phytoplancton dans la colonne d'eau, (2) une hausse du taux de sédimentation et de la production de biodépôts, avec en corollaire un enrichissement du sédiment en matière organique et un risque accru de conditions hypoxiques, (3) des changements de la structure des peuplements benthiques avec une diminution des organismes filtreurs au profit des dépositivores et des espèces opportunistes, plus affines des sédiments riches en particules fines (Crawford 2003, Crawford 2004).

D'autre part, les activités aquacoles ont grandement contribué, de manière volontaire ou accidentelle, à l'introduction d'espèces exotiques, végétales ou animales, dont certaines ont pu proliférer et être à l'origine de problèmes écologiques et/ou socio-économiques, et que

l'on qualifie alors d'espèces 'invasives'. Sur le littoral français, les exemples les plus spectaculaires d'espèces introduites via l'aquaculture concernent les macroalgues *Sargassum muticum* ou *Undaria pinnatifida*, l'huître creuse *Crassostrea gigas*, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, la crépidule *Crepidula fornicata* ou le crustacé décapode *Hemigrapsus penicillatus* (Gouletquer et al. 2002). L'autre principal vecteur d'introductions d'espèces est lié à la navigation et à l'intensification des échanges maritimes à travers les eaux de ballast des navires de commerce ou les salissures sur les coques des navires (Carlton & Geller 1993). Par ailleurs, il est à noter que la prolifération de certaines espèces invasives a été favorisée ces dernières années par les changements climatiques qui tendent à modifier les aires de répartition géographique des espèces (GIEC 2007). Loin d'être anecdotique, l'introduction d'espèces exotiques est devenue de nos jours un véritable fléau pour la biodiversité mais également pour le fonctionnement des écosystèmes aquatiques de manière générale (Streftaris et al. 2005, Gollasch 2006). L'Europe compte aujourd'hui plus de 1000 espèces marines ou estuariennes introduites, avec une prédominance pour les organismes zoobenthiques (Gollasch 2006) et la France compte 104 espèces introduites le long du littoral Manche-Atlantique (Gouletquer et al. 2002). Si l'introduction d'espèces est un phénomène très ancien, celui-ci s'est accéléré au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle (Gollasch 2006).

Les effets environnementaux des introductions d'espèces exotiques sont variés et parfois contradictoires. En matière de diversité, ces introductions peuvent localement accroître la richesse spécifique au sein des écosystèmes, en particulier dans le cas d'écosystèmes oligospécifiques, si l'espèce introduite vient à occuper une niche écologique restée vacante ou si les ressources sont abondantes (Nehring 2006). A l'inverse, les espèces introduites peuvent profondément modifier – négativement ou positivement – la diversité locale, soit directement par exclusion compétitive des espèces autochtones, soit indirectement par une modification de la structure des habitats. Par ailleurs, dans de nombreux écosystèmes côtiers d'Europe et à travers le globe, on assiste à une homogénéisation de la composition spécifique (Leppäkoski & Olenin 2000). Parallèlement à ces effets sur la diversité, les espèces invasives peuvent également fortement influencer le fonctionnement des écosystèmes en modifiant l'architecture des réseaux trophiques (Stachowicz et al. 2007), en influençant les processus biogéochimiques (exemple de la crépidule *Crepidula fornicata* en rade de Brest, Chauvaud et al. 2000) ou en altérant l'exploitation des ressources halieutiques (exemple du crabe *Paralithodes camtschaticus* le long des côtes scandinaves, Jewett et al. 1989).

Les perturbations évoquées ci-dessus ont une emprise locale ou régionale, mais depuis ces dernières décennies la planète a été soumise à une pression environnementale globale en raison de profonds changements climatiques (GIEC 2007). Au cours des cent dernières années (1906-2005), la température moyenne de la planète a ainsi augmenté de 0,74°C alors que les douze dernières années, entre 1995 et 2006, figurent parmi les années les plus chaudes jamais enregistrées depuis 1880 (GIEC 2007). Face à cette augmentation des températures, diverses anomalies du système climatique ont également été constatées telles que (1) une élévation du niveau de la mer qui est estimée à un taux de 1,8 mm.an⁻¹ depuis 1961, (2) une réduction de la couverture de glace de mer qui se réduit de 2,7% par décennie dans l'océan Arctique, (3) une intensification des gradients de pressions atmosphériques qui amplifient la fréquence des vents et des cyclones, et (4) l'acidification de l'océan mondial avec une diminution du pH océanique de 0,1 unité depuis le début de l'ère industrielle.

Si le climat mondial ou régional est naturellement variable au cours du temps en raison des cycles saisonniers, des phénomènes interannuels tels que 'El Nino Southern Oscillation', des cycles décennaux, telles les oscillations décennales en Atlantique Nord et Pacifique, ou encore les changements sur des échelles multimillénaires, telles les transitions glaciaires et interglaciaires (Harley et al. 2006), le phénomène actuel de *changement climatique* est très probablement dû, dans une large mesure, à l'activité humaine, notamment en raison de la combustion des énergies fossiles (le charbon, le pétrole et le gaz naturel) et de la déforestation, qui ont accru la quantité de gaz à effet de serre libérés dans l'atmosphère (GIEC 2007).

Dans le domaine marin, les études relatives à l'impact du changement climatique sur les écosystèmes aquatiques ont connu un réel essor depuis les années 90 (Harley et al. 2006). Elles ont permis de démontrer qu'au-delà d'un simple effet direct de la température sur les individus, les nombreuses interactions entre les variables abiotiques (ex : température, salinité, turbidité) se traduisent par des réponses biologiques complexes dans l'océan. Par exemple, une élévation de la température modifie les réponses physiologiques, les performances individuelles et les taux de survie des organismes et par voie de conséquence peut provoquer une modification de la distribution et de l'abondance des espèces : cela a été récemment mis en évidence pour le gastéropode intertidal *Osilinus lineatus* autour des Iles Britanniques (Mieszkowska et al. 2007). Néanmoins, un changement de température peut également influencer la phénologie des étapes du cycle vital des organismes induisant un découplage entre les cycles de vie d'organismes en interactions qui affecte non seulement la

dynamique des populations mais également celle des communautés (Edwards & Richardson 2004). Chez le bivalve *Macoma balthica*, Philippart et al. (2003) ont mis en évidence, en relation avec la hausse des températures, une ponte plus précoce par rapport au bloom phytoplanctonique qui engendre ainsi une désynchronisation entre la présence de larves dans la colonne d'eau et leur nourriture (théorie du match-mismatch de Cushing 1972, Cushing 1990, Cushing & Horwood 1994). En outre, ce recrutement précoce de *Macoma balthica* se traduit par (1) une sensibilité plus grande des jeunes recrues à la prédation par les crevettes, et par conséquent par (2) une modification de la dynamique de population de cette espèce en raison du réchauffement climatique. Par ailleurs, le changement climatique peut également (1) induire des modifications de la circulation des masses d'eaux océaniques avec des conséquences sur le transport des larves et donc la dynamique des populations et des communautés, (2) modifier la chimie de l'eau de mer ou (3) accroître l'exposition aux radiations UV. Ces différentes évolutions de l'environnement peuvent provoquer la diminution, voire la disparition, d'une ou plusieurs espèces clés ou au contraire favoriser le développement d'autres espèces ou l'apparition d'espèces invasives (Gollasch 2006, Occhipinti-Ambrogi 2007). Le fruit de ces interactions multiples et complexes est alors une modification profonde de la diversité des communautés, de la productivité des écosystèmes et la mise en œuvre de processus microévolutifs permettant aux espèces de s'adapter à leurs nouvelles conditions environnementales (Harley et al. 2006).

Les impacts humains, qu'ils soient volontaires ou accidentels, ont causé des changements écologiques majeurs, en particulier sur la diversité biologique. Les perturbations d'origine anthropique, par leur fréquence et leur intensité, ont entraîné un déclin global de divers biens et services écosystémiques telles que les fonctions de nourriceries de certains habitats benthiques ainsi qu'une augmentation des risques environnementaux tels que des blooms d'espèces phytoplanctoniques toxiques qui peuvent conduire à des fermetures temporaires de sites conchylicoles (Lotze et al. 2006, Worm et al. 2006).

En conclusion, il est évident qu'à l'heure actuelle les écosystèmes côtiers sont soumis à d'importants impacts physiques, chimiques et biologiques, et sont de plus en plus menacés par l'intensité et la diversité des pressions anthropiques qu'ils subissent (Vitousek et al. 1997). Face aux multiples enjeux environnementaux en zones côtières, plusieurs plans de gestion et de protection des habitats ou de la qualité des eaux ont été mis en œuvre afin d'assurer la pérennité des écosystèmes côtiers à l'échelle mondiale.

Tableau 1. Liste des initiatives de protection, directes ou indirectes, des habitats côtiers & marins d'Europe adoptées par l'Union Européenne et ses états membre. La liste des conventions et des directives sont fournies en anglais (Airoldi & Beck 2007).

Initiative	Description	Web site	Initiative	Description	Web site
Ramsar Convention	Ramsar Convention on Wetlands, Ramsar (1971). Provides the framework for the conservation and wise use of wetlands of international importance especially as waterfowl habitat. Includes salt marshes and some lagoon systems and marine waters to a depth of 6 m.	www.ramsar.org	Barcelona Convention/ Mediterranean Action Plan (MAP)	Amended in 1995 as the Convention for the Protection of the Marine Environment and the Coastal Region of the Mediterranean, Barcelona (1976). Provides legal framework to MAP (1975), under UNEP Regional Seas Programme. Aims to control human impacts (e.g., marine pollution, tourism) and protect the marine and coastal Mediterranean environments.	www.unepmap.org
Bonn Convention	Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals, Bonn (1979). Intergovernmental treaty, aiming to conserve terrestrial, marine and avian migratory species throughout their range.	www.ems.int	Bucharest Convention	Convention on the Protection of the Black Sea against Pollution, Bucharest (1992). Aims to control and prevent pollution and preserve biodiversity in the Black Sea.	www.blacksea-commission.org
Rio Convention	Convention on Biological Diversity, Rio de Janeiro (1992). Provides legal framework for biodiversity conservation and sustainable development. The Jakarta Mandate (1995) leads activity in marine biodiversity management and conservation.	www.biodiv.org/convention/default.shtml	Birds Directive (79/409/EEC)	Council Directive on the Conservation of Wild Birds. Identifies 194 endangered species and subspecies of birds for which the E.U. Member States are required to designate Special Protection Areas (SPAs). Over 4000 SPAs have been designated to date, covering 8% of E.U. territory.	www.ec.europa.eu/environment/nature/nature_conservation/eu_nature_legislation/birds_directive/index_en.htm
Bern Convention	Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Bern (1979). Aims at preserving wild flora and fauna (including some marine species) and their natural habitats through national programmes using the co-operation between European States.	www.coe.int/T/E/Cultural_Co-operation/Environment/Nature_and_biological_diversity/Nature_protection/	Habitats Directive (92/43/EEC)	Council Directive on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora. Aims to protect wildlife species and habitats which have conservation that requires the designation of Special Areas of Conservation (SACs). These sites, together with the SPAs of the Birds Directive, make up the NATURA 2000 network, currently covering about 15% of E.U. coasts. Marine habitats broadly defined, and few marine species listed.	www.ec.europa.eu/environment/nature/nature_conservation/eu_nature_legislation/habitats_directive/index_en.htm
ICES Convention	Convention for the International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen (1964). Co-ordinates and promotes marine research in the North Atlantic, including the Baltic Sea and North Sea, and the Common Fisheries Policy on the protection of the marine environment and the regulation of fisheries.	www.ices.dk/aboutus/convention.asp	Shellfish Waters Directive (79/923/EEC)	Council Directive on the Quality Required of Shellfish Waters. Aims to ensure a suitable environment for shellfish harvest. Member States are required to designate coastal and brackish waters that need improvement to support shellfish fisheries.	www.europa.eu.int/eur-lex/en/consleg/pdf/1979/en_1979L0923_do_001.pdf
OSPAR Convention	Convention for the Protection of the Marine Environment of the northeast Atlantic, Paris (1992). Merged the 1972 Oslo Convention on dumping waste at sea and the 1974 Paris Convention on land-based sources of marine pollution. It guides the protection of the marine environment of the northeast Atlantic and the identification of priority habitats and species.	www.ospar.org	Water Framework Directive (2000/60/EC)	Integrates and updates existing E.U. water legislations (e.g., Discharges of Dangerous Substances, Urban Waste Water Treatment, Nitrates Directive) and provides for water management. Complemented by the recently revised Bathing Water Directive (2006/7/EC).	www.europa.eu.int/comm/environment/water/water
North Sea Conference Declarations	Six declarations produced at as many International Conferences on the Protection of the North Sea (first in Bremen, 1984). Political commitments to the protection of the North Sea environment, addressing, e.g., species and habitats issues, pollution and fisheries.	www.sweden.gov.se/sb/d/6363/a/57475;jsessionid=abPgelqjfxJ8	Marine Strategy Directive	The proposed directive aims to define common objectives and principles at E.U. level to achieve good environmental status of the European marine environments by 2021. It will establish European Marine Regions as management units for implementation.	www.ec.europa.eu/environment/water/marine.htm
Helsinki Convention	Convention on the Protection of the Marine Environment of the Baltic Sea Area, Helsinki (1992). Guides the protection of the marine environment of the Baltic Sea from pollution and the identification of priority habitats and species for protection.	www.helcom.fi			
Trilateral Wadden Sea Cooperation	Joint Declaration of The Netherlands, Denmark and Germany, Copenhagen (1982). Aimed at co-ordinating the protection of the Wadden Sea National Park. In 1997, a Trilateral Wadden Sea Plan was adopted.	www.waddensea-secretariat.org			

1.3. Les mesures de gestion et de conservation des zones littorales et côtières

L'Union Européenne et ses états membres ont adopté et mis en place depuis une trentaine d'années plusieurs mesures de gestion dans le souci de préserver au mieux le patrimoine naturel européen (Tableau 1). Au niveau international, l'Europe a ainsi ratifié plusieurs conventions internationales de grande ampleur telles que la convention Ramsar sur la conservation des zones humides, la convention de Bonn sur les espèces migratrices, ou la convention de Rio sur la diversité biologique. La première est un traité international signé à Ramsar (Iran) le 2 février 1971, entré en vigueur le 21 décembre 1975, qui sert de cadre à l'action nationale et à la coopération internationale pour la conservation et l'utilisation rationnelle des zones humides et de leurs ressources. Cette convention compte actuellement 158 parties contractantes qui ont inscrit 1755 zones humides, pour une superficie totale de 161 millions d'hectares, sur la liste de Ramsar des zones humides d'importance internationale à conserver. En France, nous comptons 36 sites classés dont le premier fut la Camargue en 1986. Par la suite, plusieurs autres zones humides ont été ajoutées dont le marais du Cotentin et du Bessin, en baie des Veys (Manche – Calvados) en 1991 et la baie du Mont-Saint-Michel en 1994.

A l'échelle européenne, la convention de Berne en 1979 constitue une étape fondatrice dans la prise de conscience de la nécessité de développer une politique de conservation de la vie sauvage et du milieu naturel au sein de l'Union. Cette convention liste ainsi un ensemble d'espèces animales et végétales, principalement terrestres mais également marines (ex : le poisson gobiidae *Pomatoschistus canestrini*, le mollusque bivalve *Pholas dactylus* ; les algues *Laminaria rodriguezii*, *Lithophyllum lichenoides*) à protéger. Ce texte a abouti en 2001 à l'adoption de la Stratégie Européenne pour le développement durable qui fait de la sauvegarde de la biodiversité une priorité.

Deux directives européennes majeures traduisent cette prise de conscience et ce souci de réduire les dommages portés aux habitats naturels et aux espèces qui leurs sont associées ou de restaurer les environnements dégradés : la directive « Oiseaux » en 1979 et la directive « Habitats » en 1992. La directive « Oiseaux » a pour but d'assurer la conservation à long terme des espèces d'oiseaux sauvages de l'Union européenne en ciblant 194 espèces et sous-espèces menacées qui nécessitent une attention particulière. Plus de 4000 sites ont ainsi été classés par les Etats Membres en Zones de Protection Spéciale (ZPS) qui couvrent près de 8% du territoire européen. La directive « Habitats » établit quant à elle un cadre pour les actions communautaires de conservation d'espèces de la faune et de la flore sauvages ainsi que de

leurs habitats. Cette directive répertorie plus de 200 types d'habitats naturels et identifie environ 200 espèces animales et 500 espèces végétales présentant un intérêt communautaire et nécessitant une protection. Plus de 20 000 Zones Spéciales de Conservation (ZSC), couvrant 12 % du territoire européen, ont été créés. Le réseau Natura 2000, né de la fusion de ces deux directives, regroupe des espaces choisis pour leur richesse biologique particulière à l'échelle du continent. Cet ambitieux réseau de sites écologiques, véritable enjeu de développement durable, se donne pour objectif principal de concilier la sauvegarde de la biodiversité et le maintien des activités humaines. Il a été dénombré en 2007, 1706 sites classés Natura 2000 qui concernent 15% du littoral européen. Si la préservation des espèces et des habitats marins avait été relativement marginale jusqu'à présent, en comparaison des démarches menées en domaine terrestre, plusieurs mesures récentes tendent à combler cet écart. Ainsi, le dispositif Natura 2000 a été complété par la sélection de sites marins en 2008. La stratégie européenne sur la mer a défini comme objectifs communs aux différents états membres le fait que les environnements marins européens soient considérés comme étant dans un bon état écologique d'ici 2021.

D'autres initiatives européennes contribuent également, mais de manière indirecte, à la préservation des habitats côtiers ou littoraux. Il s'agit par exemple de la Directive Cadre sur l'eau (DCE), adoptée en 2000 et dont l'objectif général est la préservation et la restauration du bon état écologique des différents milieux aquatiques européens (i.e. cours d'eaux, lacs, eaux souterraines, eaux côtières) d'ici 2015. Enfin, certains accords régionaux transnationaux ont été signés dans le but d'assurer la préservation de plusieurs mers européennes telles les conventions OSPAR (Protection de l'environnement marin de l'Atlantique nord-est) d'Helsinki (protection de la Mer Baltique), de Barcelone (préservation de la Mer Méditerranée) ou de Bucarest (protection contre les pollutions de la Mer Noire).

2. La Manche

2.1. Description

Mer épicontinentale et par conséquent zone soumise à de fortes pressions anthropiques, la Manche constitue une zone de transit des masses d'eau entre l'océan Atlantique à l'ouest et la mer du Nord à l'est, formant ainsi un bras de mer peu profond entre l'Angleterre au nord et

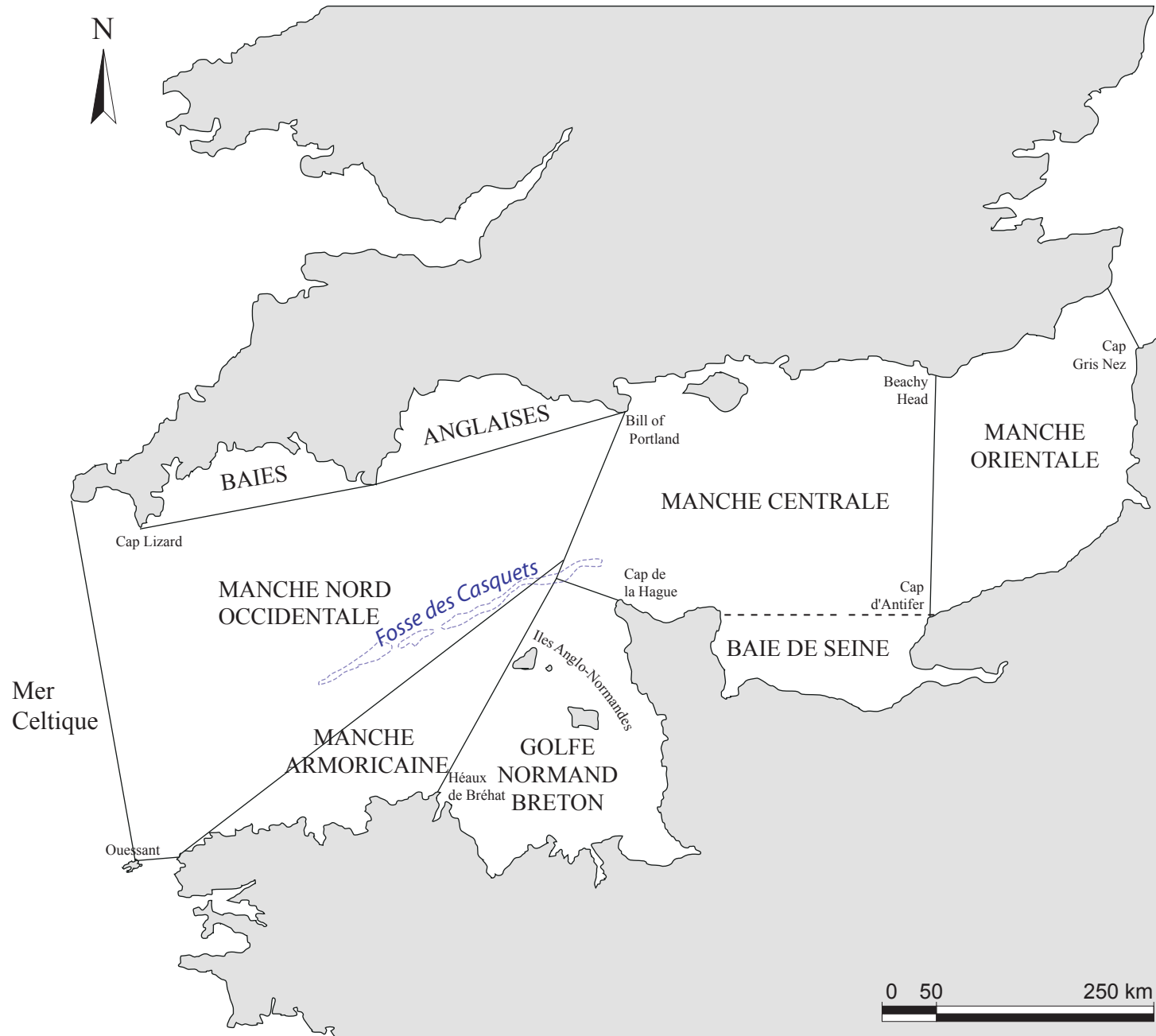


Figure 1. La Manche et ses différents compartiments (d'après Holme 1966).

la France au sud (Figure 1). Elle est limitée à l'est par le Pas-de-Calais entre le Cap Gris Nez et Douvres, et s'étend à l'ouest jusqu'à une limite arbitraire avec la mer Celtique entre Ouessant et Land's end. Elle s'étend sur une superficie d'environ 75 000 km² ; longue de 500 km, sa largeur varie entre 32 km au Pas-de-Calais et 250 km entre la baie du Mont-Saint-Michel et les côtes du Devon. La Manche est caractérisée par des fonds n'excédant que très localement les 100 mètres à l'ouest dans la fosse des Casquets (profondeur maximale de 172 m).

La Manche est communément subdivisée en 3 bassins majeurs (Holme 1966) :

- *La Manche orientale* entre le Pas-de-Calais à l'est et une ligne reliant le Cap d'Antifer à Beachy Head à l'ouest ;
- *La Manche centrale* délimitée à l'est par une ligne reliant le Cap d'Antifer et Beachy Head, et à l'ouest par une ligne reliant le Cap de la Hague à Portland ; elle inclut en général la Baie de Seine ;
- *La Manche occidentale* qui occupe la partie occidentale restante de la Manche ; elle peut se subdiviser en 4 sous ensembles : les baies anglaises, le golfe normano-breton, *la Manche armoricaine* et *la Manche nord occidentale*.

D'un point de vue hydrodynamique, la Manche est caractérisée par un régime de marée exceptionnel. Les courants instantanés y sont intenses, favorisant ainsi un fort brassage de la colonne d'eau et un étroit couplage benthos-pélagos dans la reminéralisation des sels nutritifs (Pingree & Maddock 1977, Salomon & Breton 1991). Seule la limite occidentale de la Manche, à l'ouest de Start Point et au nord de la latitude 49°N, présente une stratification thermique saisonnière. L'onde de marée entre en Manche occidentale avec un marnage compris entre 4 et 5 m en vive eau moyenne puis s'amplifie au cours de sa progression le long des côtes françaises pour atteindre une valeur maximale supérieure à 12 m en baie du Mont-Saint-Michel (record à 15,5 m pour les plus grandes marées d'équinoxe). Le long des côtes anglaises le marnage fluctue entre 2 et 6,5 m. Cette formidable amplitude de marée vaut à la Manche l'appellation de mer à régime de type « mégatidal ». Les vitesses maximales des courants instantanés tidaux fluctuent selon un double gradient côte-large et longitudinal, des extrémités est et ouest de la Manche vers la Manche centrale (Salomon & Breton 1991). Alors qu'elles sont en générale inférieures à 0,4 m s⁻¹ dans les baies côtières, elles atteignent 0,8 m s⁻¹ au large et jusqu'à 1,8 m s⁻¹ au nord de la pointe du Cotentin.

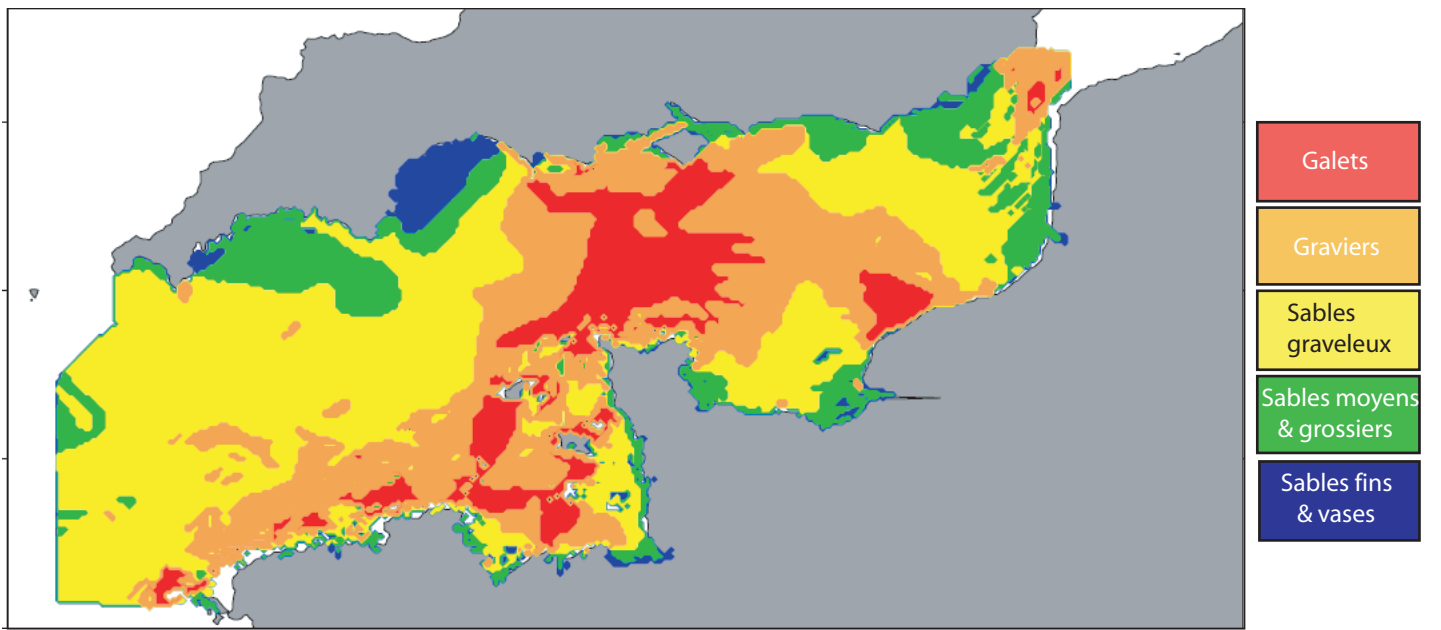


Figure 2. Distribution des différents sédiments en Manche d'après Larsonneur (1982) *in* Savina (2004).

La distribution des sédiments superficiels en Manche est fortement contrôlée par ces gradients hydrodynamiques (Figure 2) (Larsonneur et al. 1982). Les sables fins et les vases sont confinés dans les baies et les estuaires, zones où les vitesses maximales des courants n'excèdent pas $0,4 \text{ m s}^{-1}$. La limite entre les sables moyens et grossiers, et les sables graveleux se situe autour de $0,6 \text{ m s}^{-1}$. Les fonds sont dominés par des graviers et des cailloutis au-delà de vitesses supérieures à $0,8 \text{ m s}^{-1}$ et par des galets et roches nues au-delà de $0,9 \text{ m s}^{-1}$. Une caractéristique générale et originale de la Manche est d'être principalement occupée par des sédiments grossiers sur une superficie de plus de 80%.

Une autre caractéristique majeure de la Manche est que la circulation résiduelle, qui détermine les patrons de circulation des particules en suspension à moyen terme (i.e. à une échelle de temps supérieur à la marée), est principalement due aux effets non linéaires de la marée auxquels s'ajoutent la météorologie, les gradients horizontaux de densité et les mouvements océaniques généraux. La circulation résiduelle se caractérise par un courant général central par lequel transite l'eau Atlantique vers la mer du Nord, 'la rivière Manche' et des systèmes latéraux de tourbillons résiduels qui ralentissent les transits longitudinaux et la dispersion des apports côtiers (Figure 3) (Salomon & Breton 1991). Le flux d'eau atlantique pénètre en Manche à proximité de l'île d'Ouessant, longe les côtes nord bretonnes jusqu'aux environs de la baie de Lannion puis bifurque vers le nord en direction de Plymouth. Il se sépare alors en deux avec une branche qui se dirige vers l'ouest et la mer d'Irlande, et une autre qui s'oriente vers le Cap de La Hague et le Déroit du Pas-de-Calais. L'intensité de ce flux est faible et n'excède pas en général 2 cm s^{-1} . Les tourbillons latéraux sont créés par les accidents topographiques tels que les caps ou les îles. Ces systèmes conduisent à la formation de zones de confinement particulièrement dans le golfe normand-breton. Leur intensité est en général supérieure à celle du flux moyen avec des vitesses pouvant excéder 15 cm s^{-1} autour des îles de Jersey et de Guernesey ou 10 cm s^{-1} autour des Roches Douvres (Salomon 1991).

Les apports fluviaux moyens sont de $992 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (soit environ 25 km^3 par an) dont $410 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ sont issus de la Seine (Dauvin & Lozachmeur 2006) et se concentrent en Manche orientale. A ces arrivées d'eau douce sont associés de forts apports en azote, phosphore et même en contaminants qui sont à l'origine de pollutions industrielles ou de phénomènes d'eutrophisation à mésoéchelle. En Manche occidentale, les apports terrigènes sont faibles mais une importante sédimentation carbonatée issue d'une forte production de bivalves y est notée.

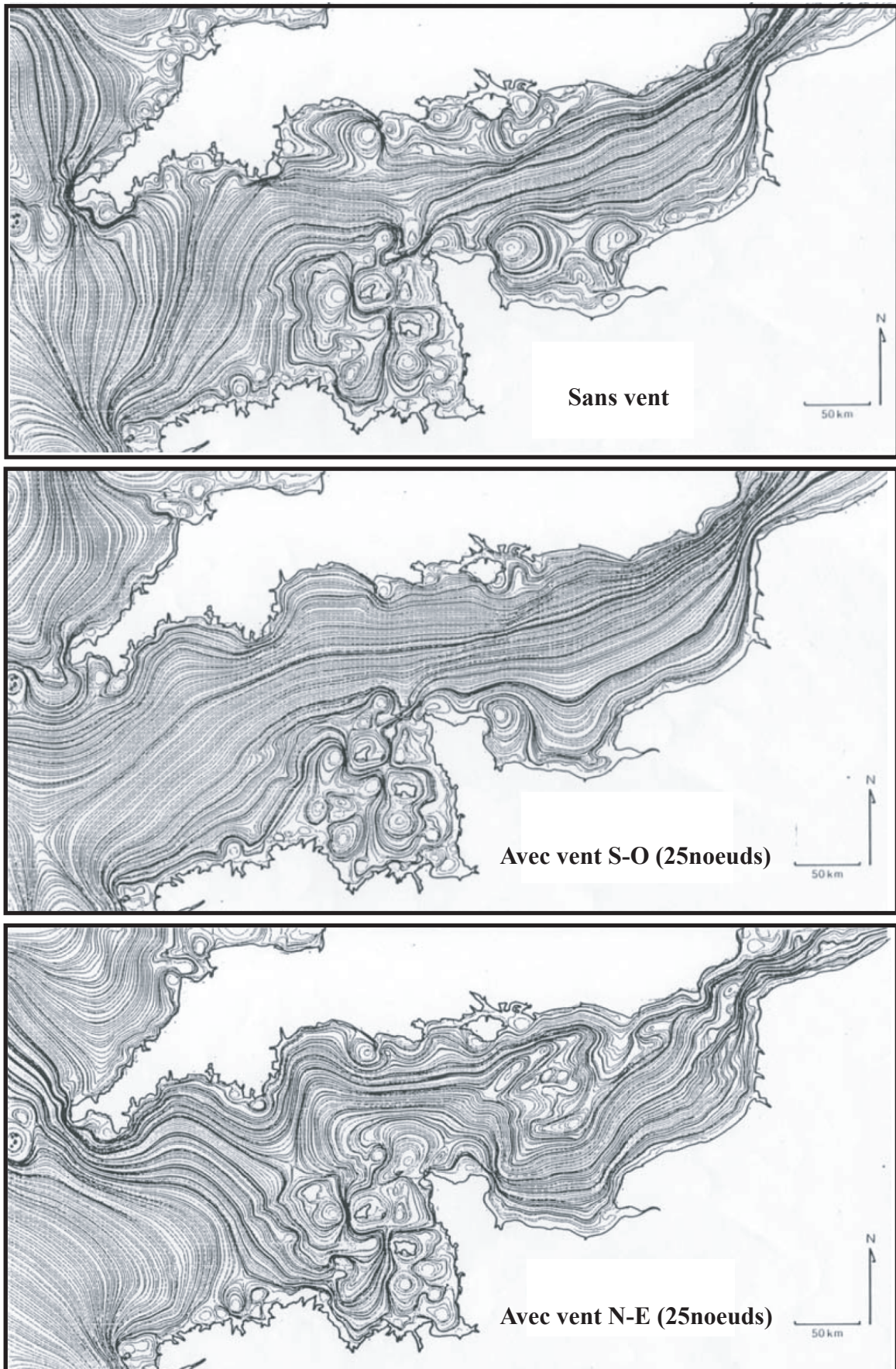


Figure 3. Courants résiduels en Manche calculés (A) sans vent, (B) pour un vent constant de sud-ouest, et (C) pour un vent constant de nord-est (d'après Salomon & Breton 1993).

2.2. Répartition des invertébrés benthiques

La Manche est située à un carrefour biogéographique très important entre les provinces boréale et lusitanienne des organismes benthiques (Dinter 2001). Cette limite varie selon les auteurs entre l'entrée de la Manche et la presqu'île du Cotentin. Elle est, de ce fait, l'une des voies de transition privilégiées des espèces des régions tempérées chaudes vers les régions tempérées froides ou boréales le long du plateau continental du nord-ouest de l'Europe qu'illustre l'hétérogénéité des patrons écologiques au sein de cette mer (Cabioch et al. 1977).

Les travaux réalisés sur la répartition de l'endofaune et de l'épifaune vagile (Holme 1961, 1966), de l'épifaune sessile (Cabioch 1969) ou de certains groupes zoologiques comme les polychètes (Dauvin et al. 2003a) ont montré qu'il existait une distribution hétérogène des espèces benthiques en Manche couplée à une diminution de la diversité de l'ouest vers l'est. Ce gradient décroissant de biodiversité est relié au gradient décroissant des températures hivernales et au gradient croissant des températures estivales induisant une augmentation des variations thermiques saisonnières d'ouest en est. Les limites d'aires de distribution des espèces benthiques en réponse à ces multiples gradients thermiques seront ainsi fonction de leur tolérance aux variations de température (sténotherme ou eurytherme) et de leur affinité pour les eaux tempérées chaudes ou froides.

En fonction de ces critères, Holme (1966) a ainsi défini plusieurs groupes d'espèces qui présentent des différences spatiales de répartition selon leurs exigences climatiques:

(1) les espèces présentes dans toute la Manche ; dans ce vaste ensemble, il différencie (i) les espèces qui ont une large répartition en Manche, mais peuvent être localement absentes en fonction de la nature des sédiments (ex : *Paphia rhomboides*), (ii) les espèces qui sont préférentiellement présentes sur les côtes sud de l'Angleterre car affines des sédiments fins (ex : *Abra alba*, *Corbula gibba*, *Nassarius reticulatus*, *Nucula turgida*), (iii) les espèces qui sont plutôt présentes le long des côtes françaises en raison de leur affinité pour les dépôts grossiers (ex : *Gari tellinella*, *Goodallia triangularis*, *Laevicardium crassum*, *Upogebia deltaura*) ;

(2) les espèces confinées à l'extrémité occidentale de la Manche ('western species') présentes uniquement à l'ouest de Start-Point et au sud de Guernesey ; il s'agit d'espèces

d'eaux froides et/ou sténothermes, plutôt localisées dans les eaux profondes (ex : *Antalis entalis*, *Astarte sulcata*) ;

(3) les espèces de la Manche occidentale ('west Channel species') présentes sur l'ensemble du bassin occidental de la Manche ; leur limite de distribution se situe entre la baie de Poole et le Cap de la Hague bien qu'elles soient généralement absentes du golfe normano-breton (ex : *Amphiura filiformis*, *Dosinia lupinus*, *Turritella communis*) ; localement la nature sédimentaire peut limiter leur distribution aux côtes anglaises ;

(4) les espèces cornubiennes ('cornubian species'), espèces méridionales d'eau chaude et eurythermes dont l'aire de distribution est le plus souvent limitée à l'entrée occidentale de la Manche à l'ouest de Start Point (ex : *Callista chione*, *Tellina squalida*) ;

(5) les espèces sarniennes ('sarnian species') qui sont des espèces d'eau chaude dont la distribution et les plus fortes abondances sont centrées sur le golfe normano-breton ; elles sont, soit confinées au golfe, soit présentes dans une région qui s'étend de Portland à l'île de Wight (ex : *Striarca lactea*, *Nucula nucleus*, *Venus verrucosa*) ;

(6) les espèces orientales ('eastern species') qui sont des espèces d'eau froide cantonnées principalement en Manche orientale (ex : *Buccinum undatum*, *Spisula elliptica*) ;

(7) les espèces à distribution particulière dont la répartition plutôt agrégative ne peut être rattachée à l'une des catégories précédentes et apparaît donc principalement contrôlée par d'autres facteurs environnementaux que la température (ex : *Amphipholis squamata*, *Spisula subtruncata*).

Dans la continuité des travaux de Holme, Cabioch et al. (1977) ont souligné sur l'exemple de l'épifaune sessile l'importance de la nature du substrat et des conditions hydrodynamiques, en supplément du facteur thermique, pour expliquer les patrons de distribution de la macrofaune en Manche.

2.3. Les contraintes anthropiques

Comme cela vient d'être récemment souligné dans une évaluation globale de l'empreinte humaine sur les écosystèmes marins (Halpern et al. 2008), la Manche fait partie des régions de l'océan mondial les plus fortement impactées par les activités humaines. Si elle est un important carrefour biogéographique pour la faune et la flore marine, elle est également une plaque tournante économique pour le nord-ouest de l'Europe et est à ce titre l'un des espaces maritimes les plus usités au monde avec près de 20 % du transport maritime. Environ 700 à 800 bateaux transitent chaque jour dans le détroit du Pas-de-Calais ; ils alimentent les

grands ports de l'Europe du Nord (ex : Rotterdam ou Hambourg), transportent plus de 275 millions de tonnes de produits dangereux dont 85 % d'hydrocarbures et constituent ainsi une forte menace pour les écosystèmes marins (Dauvin & Lozachmeur 2006). Outre cette activité de transit, la Manche est également le lieu d'une importante activité portuaire de commerce et/ou de transport de passagers. Le port autonome du Havre est le premier port français pour le transport des conteneurs et le second tout trafic confondu après celui de Marseille, alors que les ports de Douvres et de Calais sont les deux premiers ports européens pour le transport de passagers (Dauvin & Lozachmeur 2006).

Ces échanges maritimes intenses se traduisent ainsi par le développement d'installations industrialo-portuaires dont l'exemple le plus récent est l'extension des capacités de quai pour l'accueil des porte-conteneurs du port autonome du Havre (projet 'Port 2000'). Ainsi, en dépit de la création de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine en décembre 1997 sur une superficie de 3800 ha et de son extension à 8528 ha en 2004, comme mesures compensatoires liées à la préservation de l'environnement, l'Etat a décidé d'accorder l'extension du port en 1998 (Dauvin & Lozachmeur 2006). Depuis la mise en place de cet aménagement portuaire une modification de la composition de la communauté endobenthique s'est observée, traduisant une augmentation de la diversité et des densités dans les bassins du port du Havre (Breton et al. 2005). Contrairement à ce qui avait été prédit sur les effets des aménagements portuaires au sein des communautés benthiques en raison de changements morphosédimentaires et hydrodynamiques de l'estuaire de la Seine (Monbet & Deprez 1997), Dauvin et al. (2006) n'ont observé aucun impact relatif à ces infrastructures sur le compartiment benthique pendant la construction du port 2000. Toutefois, à ce jour nous ne savons pas si ces constatations sont toujours vraies ou si au contraire des modifications sont apparues depuis.

A ces aménagements portuaires s'ajoutent d'autres infrastructures lourdes le long du littoral de la Manche associées à la production d'énergie électrique. Ainsi, quatre centrales thermonucléaires sont actives et localisées en bordure de mer, à Flamanville dans le département de la Manche, à Paluel et à Penly dans le département de la Seine maritime ainsi qu'à Gravelines dans le département Nord (Nord Pas-de-Calais). Les divers rejets, produits par ces centrales thermonucléaires (i.e. thermiques, chimiques et radioactifs), sont des facteurs potentiels de perturbation des compartiments benthiques et pélagiques (i.e. eau, sédiment, faune et flore marine), comme cela a pu être observé sur le site de Gravelines (Lefebvre et al. 2006). Les études de suivis écologique et halieutique entreprises sur ce site ont indiqués des

perturbations en partie induites par la centrale thermonucléaire, traduisant une baisse des abondances et des biomasses d'espèces zooplantoniques et benthiques ainsi qu'une modification des communautés benthiques à proximité du point de rejet (Lefebvre et al. 2006). A l'inverse, les contrôles réalisés sur les trois centrales thermonucléaires de Flamanville, Paluel et Penly ne montrent pas de perturbations dans les domaines pélagiques et benthiques. De plus, l'impact thermique localisé à proximité des points de rejet de ces trois stations est relativement faible en raison d'un fort taux de dilution (Halgand et al. 2005, Dréves et al. 2008, Lampert et al. 2008).

D'autre part, la France ayant fait le choix de couvrir 10 % de ses besoins en électricité par des énergies renouvelables, le développement de champs d'éoliennes en mer ou d'hydroliennes est actuellement à l'étude ou testé dans différentes zones du littoral. Ces nouvelles infrastructures sont à même de provoquer différents bouleversements dans les écosystèmes marins occupés tels que la modification de la distribution des sédiments, les effets des champs électriques et magnétiques des câbles sous-marins sur les cétacés, la propagation du bruit sous l'eau, les fuites éventuelles d'hydrocarbures (huiles, graisses, etc) et les impacts divers liés à la maintenance du site (dérangement) (rapport Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable en 2004).

La Manche est également un important lieu de pêche professionnelle avec une flotille sur la façade française Manche-Mer du Nord de 1588 navires dont 71 % sont armés pour la pêche côtière ; 56 % de ces navires n'excèdent pas 12 m (Leblond et al. 2005). Les régions nord Bretagne et Basse Normandie accueillent respectivement 40 et 37 % de cette flottille. Les techniques de pêche sont particulièrement diversifiées et les catégories de navire incluent des chalutiers de fond ou pélagiques (34 %), des dragueurs (18 %), des navires pratiquant plusieurs arts dormants (15 %), des fileyeurs (12 %), des caseyeurs (10 %) et des ligneurs (4,5 %). Si l'activité de pêche globale apparaît répartie de manière relativement homogène le long des côtes françaises de la Manche, certains métiers sont pratiqués à des échelles plus locales. C'est en particulier le cas des dragueurs, essentiellement présents en baie de Saint-Brieuc et dans une moindre mesure en baie de Seine, ou des caseyeurs dont l'activité se concentre principalement en baie de St-Brieuc ou dans l'ouest du Cotentin. Ces activités de pêche ont des effets directs et indirects sur la ressource marine et son environnement. En effet, s'ajoute à la diminution des stocks d'espèces à fort intérêt commercial, une mortalité d'espèces non exploitables et une altération des peuplements benthiques (Dauvin 1997b).

Avec un bassin versant qui concentre 40 % de la population française et 30 % des activités agricoles et industrielles du pays, l'estuaire de la Seine fait partie des estuaires les plus contaminés en Europe nord-occidentale malgré les efforts importants déployés afin de traiter les rejets. Les principaux polluants sont de nature métallique, essentiellement le cadmium, l'argent, le mercure, ou organiques, en particulier les polychlorobiphényles (PCB) et les hydrocarbures type HAP (Hydrocarbure Aliphatiques Polycycliques). Ceux-ci engendrent d'importants soucis d'écotoxicité, notamment chez certains invertébrés tels que bivalves (ex : la moule, la coque), crustacés (ex : la crevette grise, la crevette blanche), ou encore des vertébrés marins tels que les poissons gras (ex : l'anguille, le flet, le bar) (Tronzynski et al. 1999, Abarnou et al. 2000, Miramand et al. 2001) qui tendent à concentrer les polluants dans leur chair. Au-delà des conséquences sur le métabolisme des espèces, cette pollution peut avoir de profondes répercussions sur la dynamique écologique des peuplements et les activités de pêche (Dauvin & Lozachmeur 2006).

Les extractions de granulats marins (essentiellement des sables et des graviers) à des fins de construction (bâtiment, travaux publics...) s'élèvent à 400 millions de tonnes par an (Dauvin & Lozachmeur 2006). Ces extractions principalement développées en Manche orientale, comme alternative aux granulats alluvionnaires, suscitent des inquiétudes quant à leur impact sur l'environnement marin (ex : changement de la morphologie du fond, altération des peuplements benthiques) mais sont aussi une source potentielle de conflit majeur avec les activités de pêche.

Par ailleurs, une forte exploitation des bancs de maërl est réalisée sur le littoral de la Manche occidentale. L'extraction de cette algue rouge calcaire principalement constituée des deux espèces *Lithothamnion corallioides* et *Phymatolithon calcareum* (Holme 1966, Cabioch 1969), est employée de longue date pour l'amendement des sols, comme complément alimentaire pour le bétail, pour le retraitement des eaux usées mais aussi en pharmacologie et en cosmétologie (Barbera et al. 2003, Grall & Hall-Spencer 2003). Cette activité concerne pour l'essentiel le maërl mort, fossilisé sur des épaisseurs pouvant atteindre une dizaine de mètres, en raison du très faible taux de renouvellement du maërl vivant.

A une échelle plus locale, différentes activités tournées vers le tourisme, la plaisance, l'agriculture sont à même d'engendrer de fortes perturbations (ex : développement de marées vertes en relation avec l'eutrophisation dans certaines baies du littoral nord Bretagne). Par

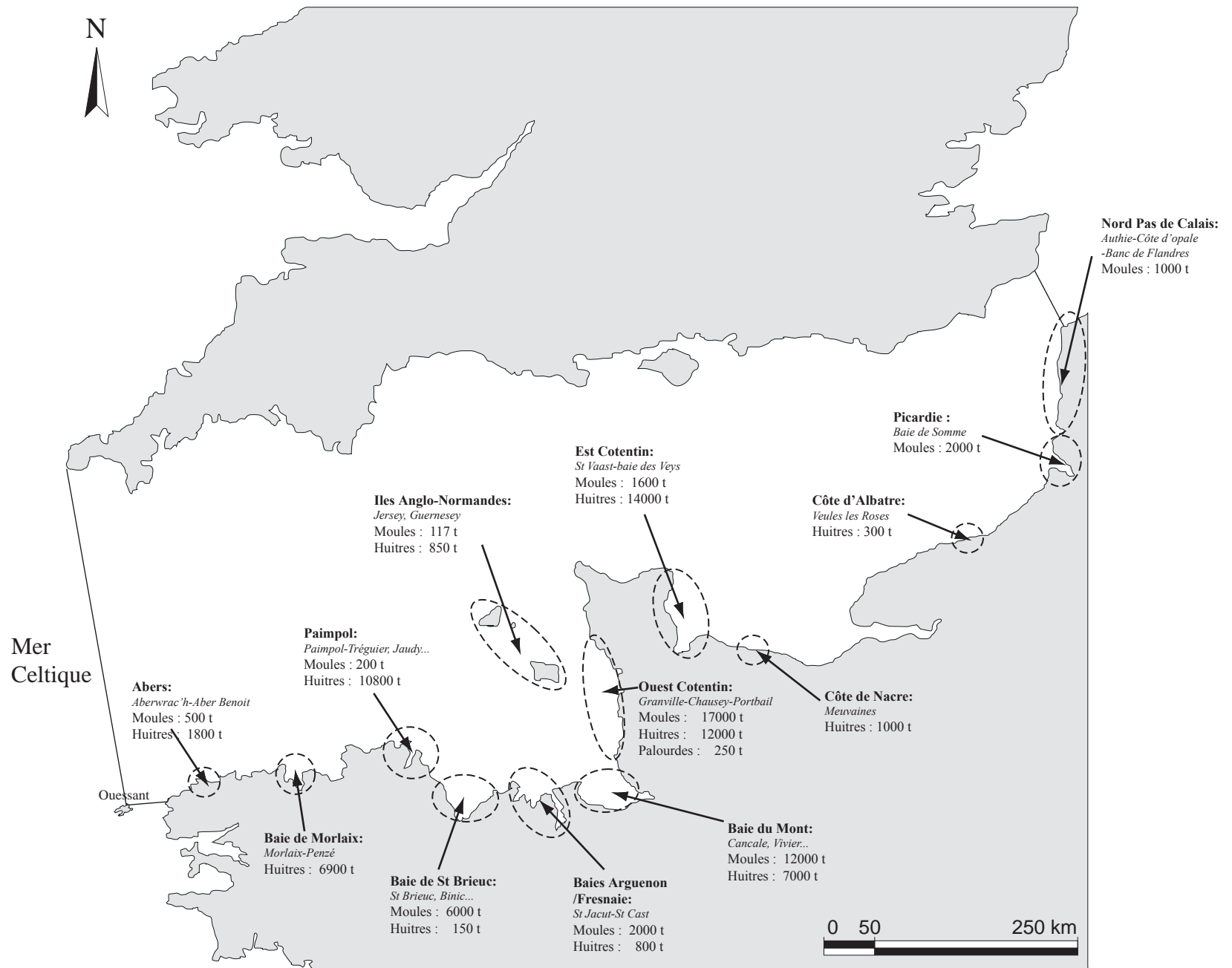


Figure 4. Les principaux sites conchylicoles de la Manche.

ailleurs, le littoral Français de la Manche est un haut lieu d'exploitation conchylicole et à moindre mesure d'exploitation piscicoles (Dauvin 1997b). L'ostréiculture, la mytiliculture, la vénériculture et la pectiniculture sont les activités les plus développées sur les côtes françaises de la Manche, plus particulièrement dans sa partie ouest (Figure 4). Les plus fortes productions (> 10 000 tonnes) de moules sont fournies à l'ouest du Cotentin et en baie du Mont-Saint-Michel, alors que les huîtres sont abondamment cultivées dans le Trégor-Goelo, à l'ouest et à l'est du Cotentin. La palourde n'est cultivée qu'à Chausey.

De par ses richesses et ses contraintes à la fois naturelles et anthropiques, la Manche constitue ainsi un site d'étude privilégié des interactions entre l'environnement marin et l'homme. La diversité des perturbations anthropiques et l'hétérogénéité de leur répartition spatiale tendent néanmoins à opposer fortement la Manche orientale, soumise à de fortes pressions industrielles et à d'importants apports de polluants via l'estuaire de la Seine, à la Manche occidentale soumise à des perturbations, certes nombreuses, mais plus localisées. Dans ce contexte, le présent travail de thèse se focalisera sur deux sites de la Manche occidentale imbriqués à deux échelles spatiales et sujettes à des pressions naturelles et anthropiques particulières : le golfe normano-breton et la baie du Mont-Saint-Michel.

3. Le golfe normano-breton et ses spécificités environnementales

Situé en Manche occidentale, le golfe normano-breton couvre une superficie totale de l'ordre de 14 000 km², et possède un littoral d'environ 450 km le long de la presqu'île du Cotentin à l'est et des côtes bretonnes au sud (Figure 1). Il est délimité sur sa façade maritime par une ligne joignant le Cap de la Hague et la fosse des Casquets aux Héaux de Bréhat. La bathymétrie est faible et n'excède pas les 60 m de profondeur. Il est ponctué de nombreuses irrégularités topographiques incluant de nombreuses îles (Guernesey, Jersey, Sercq, Aurigny, Chausey) et des plateaux rocheux (les Minquiers, les Écréhoux, les Roches Douvres). Celles-ci influencent profondément la circulation et la direction des courants de marée qui sont prépondérants dans cette région.

La circulation résiduelle dans le golfe est fortement marquée par la présence de tourbillons, cycloniques ou anticycloniques qui sont localisés autour des îles anglo-normandes ou à proximité des caps (Figure 3) (Salomon & Breton 1991). Les principaux tourbillons cycloniques sont localisés autour des îles de Guernesey et de Jersey ainsi qu'autour du

plateau des Minquiers. Les structures anticycloniques sont pour leur part situées au nord et à l'ouest de Jersey, au nord de la baie de Saint-Brieuc et à l'entrée de la baie du Mont-Saint-Michel. Ces structures tourbillonnaires sont en général très stables et peu sensibles aux effets météorologiques sur la circulation (Salomon & Breton 1993). Ainsi les tourbillons dont les vitesses résiduelles de marée excèdent 15 cm s^{-1} , tels que ceux localisés autour de Jersey et Guernesey, perdurent en présence de vents modérés à fort. En revanche, les tourbillons dont les vitesses résiduelles sont inférieurs ou égale à 10 cm s^{-1} , tels que les tourbillons au nord des baies de Saint-Brieuc ou du Mont-Saint-Michel, peuvent être momentanément détruits ou du moins fortement altérés en présence de vents moyens à forts. La durée de parcours des particules au sein de ces tourbillons est difficile à apprécier mais varierait en moyenne entre 5 à 6 jours pour les tourbillons de Jersey et Guernesey à deux mois pour le tourbillon des Minquiers (Salomon & Breton 1991).

L'effet de ces tourbillons sur le transport des masses d'eau et du matériel particulaire ou dissous est relativement complexe même s'il est communément admis que les tourbillons peuvent participer à la rétention des particules en zone côtière en augmentant le temps de résidence des masses d'eau (Largier 2003). Ainsi, un tourbillon est le siège de forts cisaillements qui induisent un mélange rapide en son centre ; *a contrario*, il conserverait durant plusieurs révolutions la signature d'éléments dissous qui y auront pénétré (Salomon & Breton 1991). Cette « mémorisation » serait d'autant plus forte qu'un tourbillon n'aurait de contact avec le milieu extérieur que par l'intermédiaire d'autres tourbillons. Ces mécanismes expliqueraient ainsi l'isolement des eaux du golfe normano-breton par rapport aux eaux d'origine atlantique en Manche, tels qu'ils ont pu être mis en évidence à partir des mesures de radionucléides issus de l'usine de retraitement des déchets nucléaires de la Hague (Bailly du Bois & Guéguéniat 1999). A l'inverse, Ménesguen & Gohin (2006) ont récemment suggéré l'existence de deux types de tourbillons en Manche : (1) des tourbillons induits par des effets de caps qui agissent comme des zones d'accumulation de traceurs (ex : tourbillon de l'entrée de la baie du Mont-Saint-Michel) et (2) des tourbillons qui se développent autour des îles et se comportent comme de faibles zones d'accumulation (ex : autour de Jersey), voire même comme des zones de dissémination (ex : autour de Guernesey).

Comme cela a déjà été relevé à l'échelle de la Manche, la répartition des sédiments au sein du golfe normano-breton dépend fortement des conditions hydrodynamiques de la région. Si, de manière générale, l'intensité des courants de marée diminue suivant un gradient allant

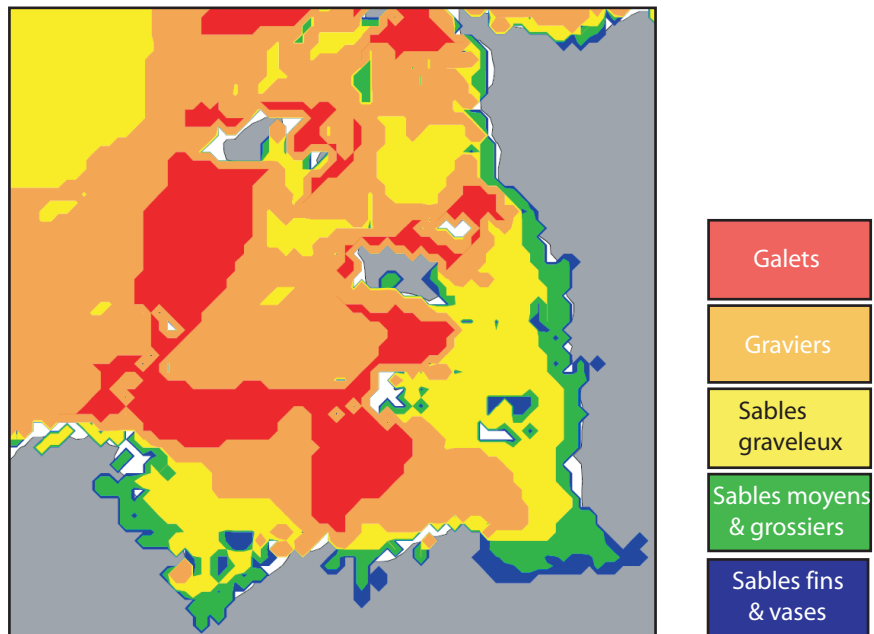


Figure 5. Distribution des différents types de sédiment dans le golfe Normano-Breton (selon Larsonneur 1982).

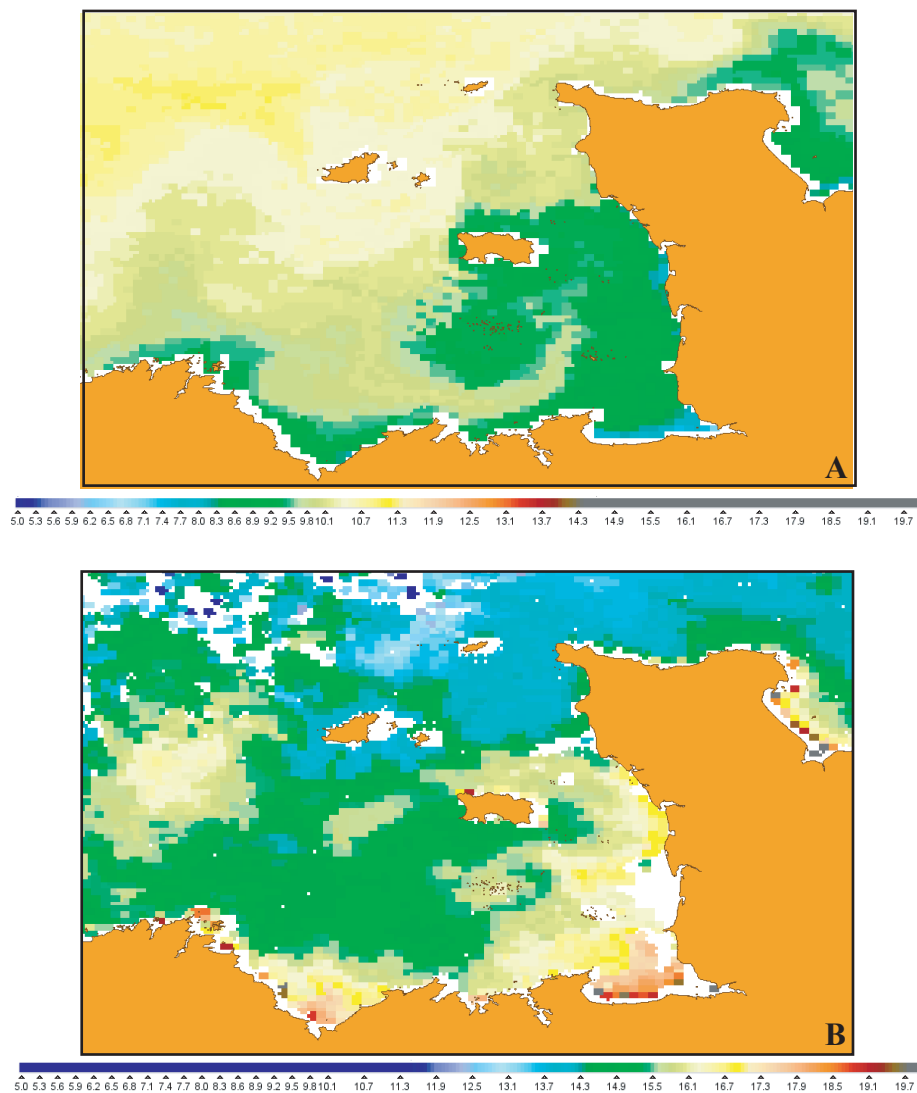


Figure 6. Répartition des températures (A) hivernales et (B) estivales des eaux de surface dans le golfe normano-breton en 2008 (Images Sea Wifs, Ifremer: Source Satellite Application Facility O&SI d'EUMETSAT et MétéoFrance à Lannion). Les zones blanches traduisent des zones nuageuses ou sans données.

du large vers la côte, la répartition spatiale des sédiments est fortement hétérogène, eu égard à la complexité topographique des fonds (Figure 5). Il ressort néanmoins de cette « mosaïque » sédimentaire une forte dominance des sédiments grossiers (i.e. galets, graviers et sables graveleux) à l'échelle du golfe. Seule une frange très côtière se caractérise par la présence d'un sédiment principalement composé de sables moyens à grossiers, de sables fins et de vases.

La température des eaux de surface à l'échelle du golfe normano-breton évolue selon un gradient côte-large orienté du nord-ouest vers le sud-est et qui s'inverse en fonction des saisons (Figure 6). En hiver, les eaux les plus froides, voisines de 8°C, sont observées au fond de la baie du Mont-Saint-Michel. Alors que la température demeure inférieure à 10°C au sud de Jersey, des températures atteignant 11,5°C sont enregistrées dans la partie nord du golfe. A l'inverse, durant l'été, les températures les plus chaudes sont relevées dans le fond du golfe normano-breton (i.e. 19°C en baie du Mont-Saint-Michel) alors que les températures du nord du golfe n'excèdent pas 13°C. Ce gradient inversé des températures selon les saisons laisse supposer que les espèces présentes dans les eaux atlantiques posséderont plutôt un caractère sténotherme dans une zone soumise à une faible amplitude thermique saisonnière alors que les espèces du fond du golfe auront plutôt un caractère eurytherme, supportant des écarts saisonniers de température plus importants.

Par ailleurs, un front thermique persistant, orienté SO-NE, a été décrit entre les îles de Jersey et Guernesey (Pingree et al. 1974). Ce front convergent correspond à une zone d'accumulation d'organismes zooplanctoniques dont les larves de plusieurs invertébrés benthiques. Il sépare deux masses d'eaux aux histoires différentes. En été, les eaux les moins denses acquièrent leurs caractéristiques entre Jersey et les côtes du Cotentin où les petits fonds permettent un réchauffement plus important et un mélange avec les faibles apports en eaux douces plus intense. Les eaux les plus denses au large acquièrent au contraire leurs propriétés en réponse au fort mélange vertical tidal. Ce front est ainsi saisonnier et s'inverse au cours de la période hivernale. Un front similaire a également été décrit au nord-ouest de Guernesey. Ces fronts thermiques peuvent être des facteurs essentiels à même d'expliquer la différenciation spatiale dans la distribution des espèces benthiques, notamment entre les espèces sarniennes localisées à l'intérieur du golfe normano-breton et les espèces boréales situées en périphérie de cette zone (Retière 1979).

Les apports d'eaux douces dans le golfe sont faibles et se limitent à quelques fleuves côtiers dont le principal est la Rance. En conséquence, la salinité est peu variable dans

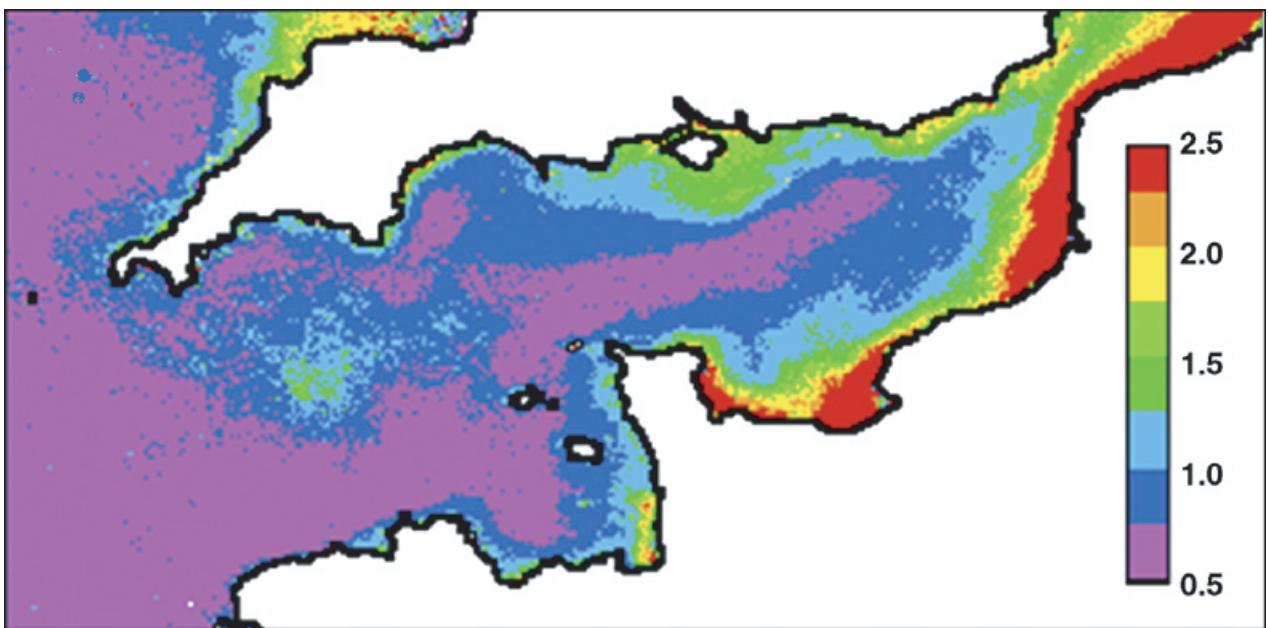


Figure 7. Image satellite des teneurs moyennes annuelles de chlorophylle-*a* ($\mu\text{g/l}$), dans les eaux de surface de l'ensemble de la Manche (d'après Ménesguen et al. 2007).

l'espace ou au cours de l'année (Retière 1979, Savina 2004). Un léger gradient côte-large est observé avec des salinités légèrement inférieures à 35 ‰ à la côte et supérieure à 35,1 ‰ à la limite nord du golfe.

Les données satellitales mettent en évidence l'existence d'un fort gradient spatial dans la distribution de la biomasse phytoplanctonique annuelle moyenne (Ménèsguen et al. 2007). Les valeurs maximales, supérieures à $2 \mu\text{g l}^{-1}$, sont observées le long de la côte ouest Cotentin entre la baie du Mont-Saint-Michel et le havre d'Agon-Coutainville, alors que les valeurs minimales, inférieures à $0,75 \mu\text{g l}^{-1}$, sont rapportées à l'ouest de Jersey (Figure 7). Les indicateurs globaux du fonctionnement de l'écosystème pélagique que sont la production primaire brute et la productivité présentent également une forte hétérogénéité spatiale, différente d'un indicateur à l'autre (Ménèsguen & Hoch 1997). Les résultats issus d'un modèle biogéochimique en Manche indiquent ainsi que la production primaire dans le golfe normano-breton est minimale ($< 25 \text{ gN m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans les zones côtières, en particulier le long des côtes ouest du Cotentin, alors qu'elle atteint des valeurs élevées ($> 40 \text{ gN m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) à l'ouest du golfe, des Héaux de Bréhat à Guernesey. Ainsi, en dépit d'apports nutritifs plus importants, la forte turbidité et la faible profondeur des fonds limitent la production intégrée par unité de surface. A l'inverse, la productivité est maximale en baie du Mont-Saint-Michel et autour de Jersey et est minimale dans les eaux du large.

Les périodes des pics d'abondance de la biomasse phytoplanctonique varient également dans l'espace, le bloom étant plus précoce dans les zones côtières que dans les eaux du large (Ménèsguen et al. 2007) : alors que les concentrations en chlorophylle-*a* sont maximales en baie du Mont-Saint-Michel fin avril-début mai, elles ne le sont qu'en juillet-août à l'ouest de Jersey et de Guernesey.

La grande variabilité topographique qui caractérise le golfe normano-breton et sur laquelle se superposent des gradients climatiques bien marqués amènent à une forte diversité de la faune benthique de cette zone (Holme 1966, Retière 1979). Les travaux de bionomie benthique réalisés par Retière (1979) ont ainsi permis une description détaillée des divers

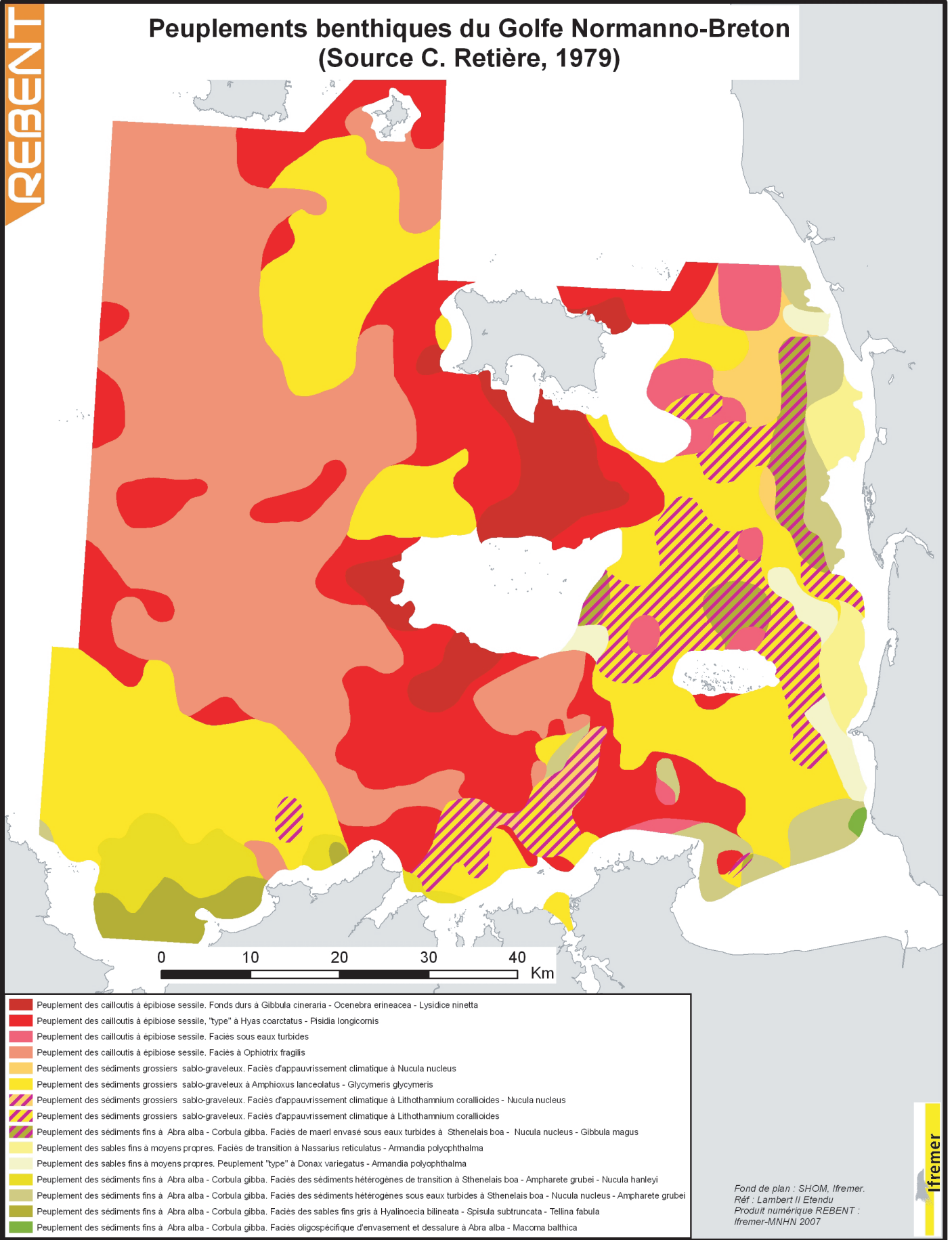


Figure 8. Carte de répartition des peuplements benthiques du golfe normanno-breton selon les travaux de Retière (1979). Les données ont été numérisées dans le cadre du Réseau de surveillance de la flore et de la faune benthique marine (REBENT).

peuplements et habitats qui caractérisent l'ensemble du golfe (Figure 8). Quatre grands peuplements benthiques, souvent répartis en divers « faciès ² » ont été distingués :

(1) Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile

Ce peuplement est localisé principalement sur la façade ouest du golfe dans les eaux du large ; il est peu présent le long de la presqu'île du Cotentin et au nord de la baie de Saint-Brieuc. Ce gradient de distribution est principalement engendré par l'intensité de l'hydrodynamisme qui diminue d'ouest en est et du nord au sud (Retière 1979). Ce peuplement inclut (i) un faciès à *Ophiothrix fragilis*, le plus commun, (ii) un faciès sous eaux turbides limité à quelques zones côtières, (iii) un faciès à *Hyas coarctatus* - *Pisidia longicornis*, et (iv) un faciès des fonds durs à *Gibbula cineraria* - *Ocenebra erineacea* - *Lysidice ninetta*.

(2) Le peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Amphioxus lanceolatus* - *Glycymeris glycymeris*

Ce peuplement couvre une large superficie le long de la presqu'île du Cotentin à l'est du golfe, et le long des côtes bretonnes au sud, et entre les îles anglo-normandes de Guernesey et de Jersey. Il se distribue sur une large gamme de profondeur allant des côtes jusqu'à un maximum de 60 m. Il est ainsi soumis à d'importants écarts thermiques annuels, d'amplitude variée, qui sont à l'origine de la distinction de différents faciès : (i) le faciès type à *Amphioxus lanceolatus* - *Glycymeris glycymeris*, (ii) le faciès d'appauvrissement climatique à *Nucula nucleus*, (iii) le faciès d'appauvrissement climatique à *Lithothamnium corallioides*, (iv) le faciès d'appauvrissement climatique à *Lithothamnium corallioides* - *Nucula nucleus*. Les faciès d'appauvrissement climatiques se caractérisent par la présence d'espèces plus eurythermes et diffèrent les uns des autres en fonction de la nature du substrat et de la turbidité des eaux.

(3) Le peuplement des sables fins à moyens propres

Ce peuplement a une extension très limitée dans le golfe. Il est retrouvé immédiatement au dessous du zéro des cartes marines, dans les zones battues, le long du littoral du Cotentin et

² La notion de faciès au sein d'un peuplement reflète des modifications quantitatives et qualitatives de la composition faunistique dues à une variabilité des conditions édaphiques ou de la turbidité des eaux sus-jacentes. Il peut également traduire le passage progressif d'un type d'habitat à un autre, appelé alors 'faciès de transition' ou 'faciès d'appauvrissement' lorsqu'il s'agit d'une diminution de la diversité et de l'abondance au sein du peuplement.

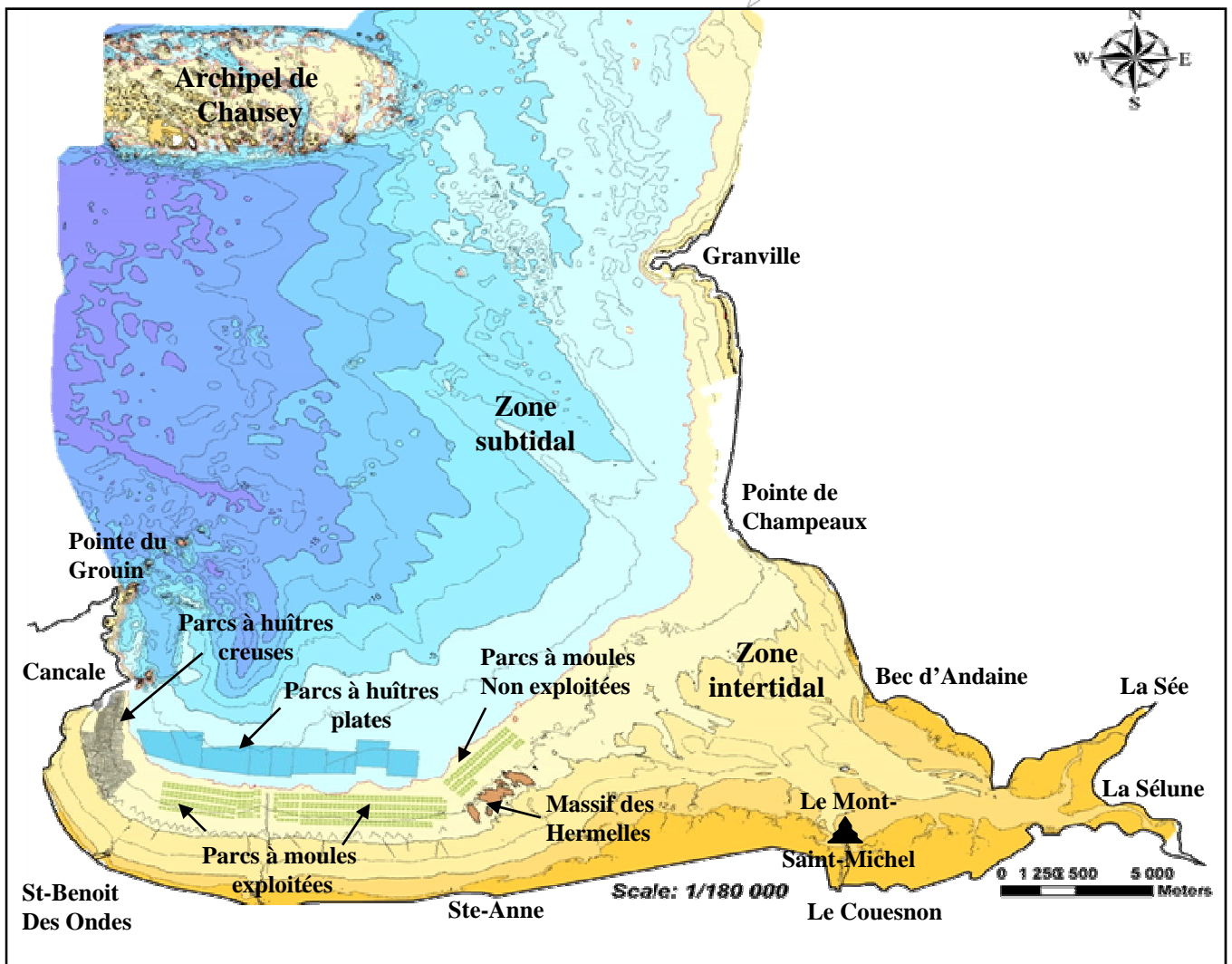
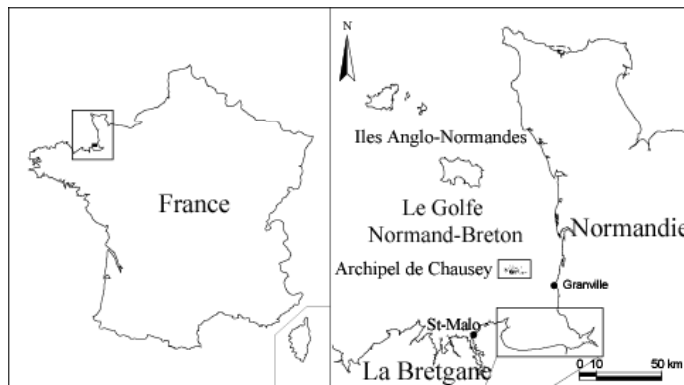


Figure 9. Localisation géographique de la baie du Mont Saint-Michel ainsi que ses installations conchylicoles anciennes et nouvelles en 2003.

au sud-est du plateau des Minquiers. Deux faciès ont été identifiés : (i) un faciès "type" à *Donax variegatus* - *Armandia polyophthalma* et (ii) un faciès de transition à *Nassarius reticulatus* - *Armandia polyophthalma*. D'un point de vue faunistique, ce peuplement est peu diversifié et se caractérise par de faibles abondances.

(4) Le peuplement des sédiments fins à *Abra alba* - *Corbula gibba*

Ce peuplement est principalement cantonné aux zones côtières de la baie de Saint-Brieuc, de la baie du Mont-Saint-Michel et d'une partie du littoral du Cotentin. En fonction de variabilité de la texture sédimentaire et de la turbidité des eaux, cinq faciès ont été décrits : (i) le faciès des sables fins gris à *Hyalinoecia bilineata* - *Spisula subtruncata* - *Tellina fabula*, (ii) le faciès oligospécifique d'envasement et dessalure à *Abra alba* - *Macoma balthica*, (iii) le faciès des sédiments hétérogènes de transition à *Sthenelais boa* - *Ampharete acutifrons* - *Nucula hanleyi*, (iv) le faciès des sédiments hétérogènes sous eaux turbides à *Sthenelais boa* - *Nucula nucleus* - *Ampharete acutifrons*, (v) le faciès de maërl envasé sous eaux turbides à *Sthenelais boa* - *Nucula nucleus* - *Gibbula magus*.

4. La baie du Mont-Saint-Michel : caractéristiques environnementales et contraintes anthropiques

Délimitée par les pointes du Grouin à l'ouest et de Champeaux à l'est, la baie du Mont-Saint-Michel constitue un vaste bassin sédimentaire côtier couvrant une surface de plus de 500 km² (Figure 9) qui communique avec le reste du golfe normano-breton par deux larges passes de part et d'autre de l'archipel de Chausey. En raison des conditions exceptionnelles de marnage qui peuvent atteindre 14 m en marée de vives eaux d'équinoxe, le domaine intertidal découvert à chaque marée atteint une surface de 240 km². La largeur de l'estran est d'environ 4 km dans la partie centrale de la baie, avec une pente moyenne de 1,8%, mais peut atteindre jusqu'à 11 km dans l'est de la baie. Cette baie possède ainsi l'un des plus importants marais salés des côtes françaises, zone d'interface entre le milieu continental et le milieu marin (Lefeuvre et al. 2003). Par ailleurs, elle présente également une forte hétérogénéité spatiale due notamment à la dynamique hydrosédimentaire et aux sources d'apports nutritifs.

Si les courants instantanés de marée atteignent une vitesse de 1 m s⁻¹ à l'entrée nord-ouest de la baie, au large de la Pointe du Grouin, leur énergie tend à s'amortir progressivement avec la bathymétrie de sorte que leur vitesse n'excède plus de 0,2 à 0,4 m s⁻¹

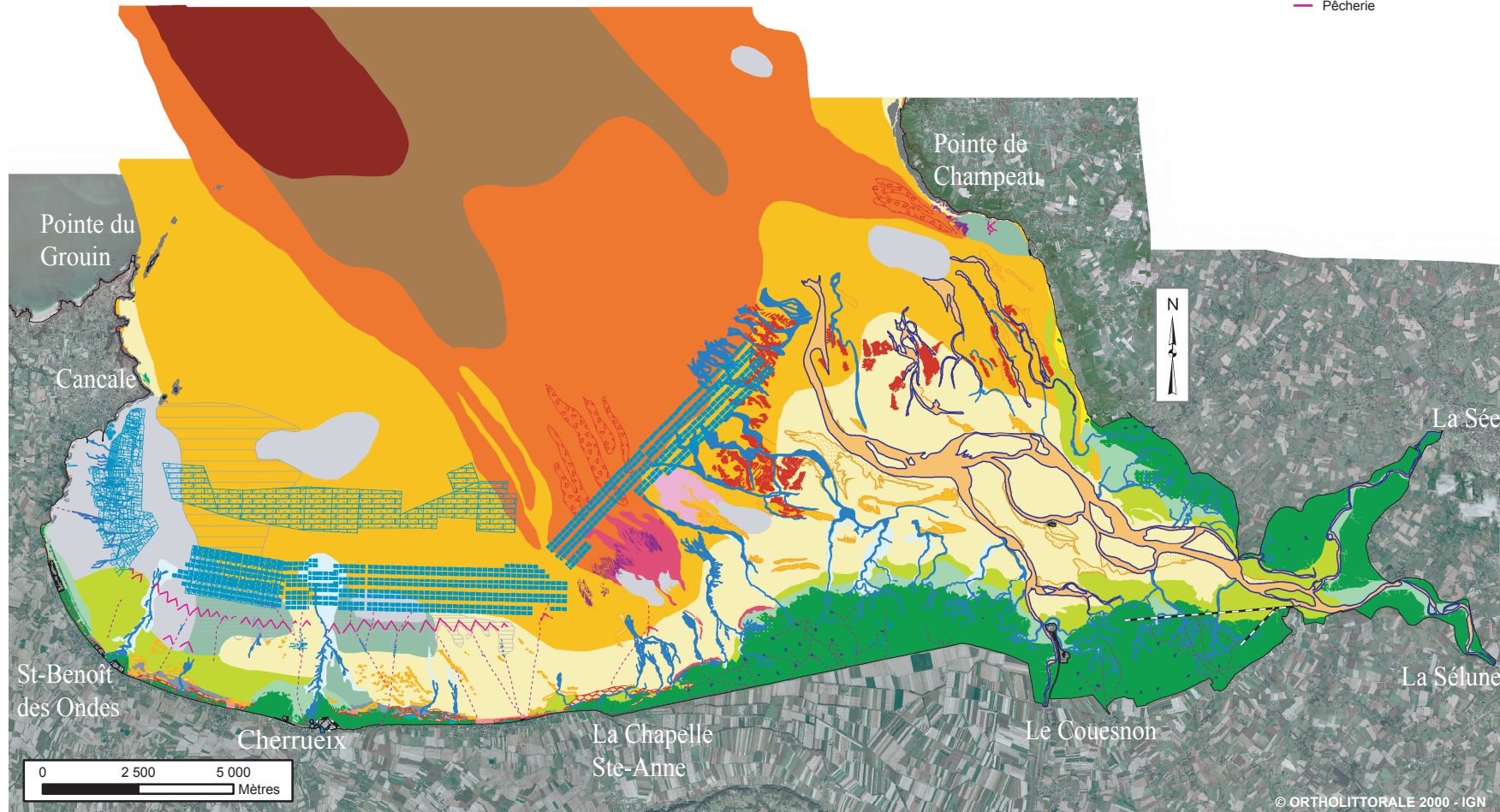
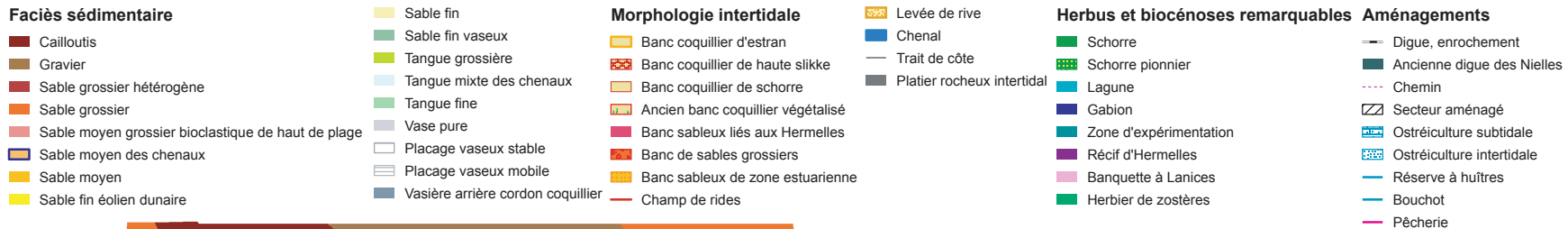


Figure 10. Cartographie morphosédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel en 2002 (Réalisée par Bonnot-Courtois, 2007).

sur l'estran des parties occidentales et centrales de la baie (Cayocca et al. 2008). Dans le secteur oriental de la baie, de forts courants sont également observés dans les chenaux. Alors que les courants sont alternatifs et orientés NO-SE dans l'est de la baie, ils deviennent giratoires et orientés O/NO-E/SE en début de flot dans l'ouest. Les houles les plus importantes correspondent à des houles d'origine atlantique dont la hauteur varie le plus souvent entre 0,8 et 2 m. Leur impact est maximal dans la partie orientale de la baie, la partie occidentale étant abritée des houles dominantes par la pointe du Grouin.

La répartition des sédiments de la baie est fortement contrôlée par la vitesse maximale des courants de marées (Ehrhold 1999). Schématiquement, deux gradients granulométriques décroissants peuvent être décrits, du bas vers le haut de l'estran, et de l'est vers l'ouest (Figure 10). Ainsi, la partie supérieure de la zone intertidale est recouverte à l'échelle de l'ensemble de la baie des sédiments les plus fins, qu'il s'agisse de vases pures dans la baie de Cancale ou de sables fins envasés dans la partie est de la baie ; ces derniers sont peu présents dans la partie centrale de la baie. Les sables fins dominent la majeure partie de l'estran des zones centrales et orientales de la baie, avec dans cette dernière, la présence de sables moyens dans les chenaux. Le bas de l'estran est essentiellement recouvert de sables moyens, éventuellement entrecoupés de bancs de sables grossiers. Seule la partie centrale de la baie se caractérise par la présence d'une langue de sable grossier dans la partie inférieure de l'estran.

La dynamique sédimentaire et plus particulièrement les remises en suspension des sédiments cohésifs ou non cohésifs résultent de l'action conjointe des courants de marée et des houles, l'importance relative de ces deux composantes variant dans l'espace (Bonnot-Courtois et al. 2008, Cayocca et al. 2008). Dans le secteur occidental de la baie, la remise en suspension des sédiments vaseux est fortement tributaire de la dynamique tidale de relativement faible énergie avec des courants de marée de faible amplitude et de type giratoire. Elle apparaît fortement corrélée au cycle lunaire de la marée avec des valeurs maximales en début de flot lors des vives eaux. A l'inverse, dans le secteur central de la baie, la remise en suspension des sédiments sableux dépend principalement de l'intensité des houles. Sur le long terme, la baie se comble progressivement à un rythme de $0,2 \text{ cm an}^{-1}$, pour partie conséquence de l'asymétrie intrinsèque du cycle de marée : (1) le sédiment érodé lors du flot se dépose dans la partie supérieure de l'estran durant l'étale de pleine mer, (2) le sédiment ainsi déposé se consolide partiellement durant l'étale, (3) les faibles courants en début de jusant ne permettent pas l'érosion du sédiment consolidé (Cayocca et al. 2008).

La baie est alimentée en eau douce par trois fleuves côtiers (i.e. la Sée, la Sélune et le Couesnon) qui se déversent dans sa partie orientale (Figure 10). Drainant un bassin versant d'environ 2600 km², ils sont à l'origine de 86% des apports d'eaux douces bien que leur débit cumulé n'excède pas 25 m³ s⁻¹ (Larsonneur 1981, in Méziane 1997). La partie occidentale de la baie reçoit, quant à elle, uniquement de faibles apports émanant de petits cours d'eau (étiers) issus du marais de Dol. Si la salinité est peu variable à l'échelle de la baie, comprise entre 34 et 35 ‰ (Méziane 1997), une dessalure très locale est observée aux débouchés des trois fleuves côtiers. Par ailleurs, la turbidité des eaux peut être forte et la charge particulaire atteint localement 1000 mg.l⁻¹ (Berthome et al 1987, in Méziane 1997). Un tel niveau de turbidité pourrait provoquer un ralentissement de la production phytoplanctonique et favoriser la production primaire des diatomées microphytobenthiques (Lefeuvre et al 2000, in Thorin et al. 2001).

Les principales composantes du patrimoine naturel de la baie du Mont-Saint Michel regroupent : (1) les plus importantes nourriceries de la Manche et de la Mer du Nord pour certaines espèces de poissons plats à forte valeur marchande tels que la sole (Feunteun & Laffaille 1997) ; (2) un site d'importance internationale pour l'avifaune car les ornithologues observent des centaines de milliers d'oiseaux en hivernage ou de passage au cours de leurs migrations (Le Mao et al. 2006) ; (3) les plus vastes constructions biorécifales formées par l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (i.e. récifs d'hermelles) dans la moitié inférieure de l'estran, au centre et au nord-est de la baie, sur des surfaces de 2,23 et 0,29 km² respectivement (Dubois 2003) ; (4) les biohermes à *Lanice conchilega* du centre de la baie qui couvrent une surface de 190 ha avec des densités moyennes d'environ 1950 ind m⁻² (Godet et al. 2008). Au-delà de leur valeur esthétique, en particulier pour les récifs d'hermelles, ces deux derniers habitats offrent un environnement complexe au regard du milieu sédimentaire voisin avec des effets positifs sur la macrofaune benthique en termes d'abondances et de diversité (Dubois et al. 2002, Godet et al. 2008). Par ailleurs, l'une des spécificités des peuplements macrobenthiques de la baie est qu'ils sont largement dominés, numériquement et pondéralement, par des organismes filtreurs et ce quelque soit la nature des sédiments (Retière 1979). Le patrimoine naturel de la baie, associé à un remarquable patrimoine culturel, confèrent à ce site une position exceptionnelle attestée par des statuts de protection et de mise en valeur au niveau national et international dont les plus significatifs sont d'être reconnus comme site NATURA 2000, zone de protection spéciale pour l'avifaune, site Ramsar ou site du patrimoine mondial de l'UNESCO.

La baie du Mont-Saint-Michel est également un site de renommée mondiale pour son abbaye datant du 11^{ème} et 12^{ème} siècle, chef d'œuvre de l'architecture religieuse médiévale, qui a été modelée depuis des siècles par diverses activités humaines, plus ou moins associées aux ressources littorales. Parmi les plus anciennes interventions de l'homme, nous pouvons citer l'exploitation de dépôts coquilliers qui est à l'origine de la construction d'une première digue dans la partie ouest de la baie entre le 11^{ème} et le 13^{ème} siècle et la formation des polders au sud du Vivier sur mer, endiguements successifs qui ont soustrait à la mer les 11 000 ha du marais de Dol (Lefeuvre & Bouchard 2002). A partir de 1856, le phénomène de poldérisation s'est développé dans la partie sud orientale de la baie, de la Chapelle Sainte-Anne à la Roche Thorin en passant par le Mont-Saint-Michel, et a permis la mise en valeur de 3800 ha de marais salés. Cette opération a nécessité la chenalisation du Couesnon sur une distance de 5600 m entre 1858 et 1863. Dès 1934, les polders à l'ouest du Mont-Saint-Michel ont atteint leur couverture actuelle. Parallèlement à ces aménagements qui avaient déjà provoqué d'importantes modifications de la dynamique sédimentaire de la baie, le développement de l'activité touristique au Mont-Saint-Michel a abouti à la construction d'une route insubmersible reliant le continent au monument achevée en 1879. Celle-ci a ainsi remis en cause l'insularité du Mont-Saint-Michel et ouvert une bataille acharnée entre partisans et opposants du maintien du caractère insulaire du site. Si les projets de poldérisation ont ainsi été stoppés à partir de 1934 dans le souci de préserver le Mont-Saint-Michel (Lefeuvre & Bouchard 2002), le projet de rétablissement du caractère maritime du Mont-Saint-Michel a été mis en place par l'Etat en juillet 2003. Débuté en 2005 pour une période de 10 ans, il prévoit des travaux hydrauliques et la construction d'ouvrages d'accueil permettant de concilier les différents impératifs environnementaux et économiques, et les contraintes du lieu. Il s'agit en particulier de favoriser le développement d'un tourisme responsable tourné vers la nature et la culture alors que le site du Mont-Saint-Michel attire aujourd'hui plus de 3,5 millions de visiteurs par an.

En matière d'exploitation des ressources marines, l'une des premières activités humaines est sans aucun doute l'utilisation de pêcheries fixes construites sur l'estran. Quelques documents historiques permettent d'établir leur origine au 11^{ème} siècle. Ainsi, en 1050, Conan, Duc de Bretagne, octroie une pêcherie aux moines de l'abbaye du Mont-Saint-Michel. En 1181, une enquête menée par Henri II, roi d'Angleterre, et Geoffroi, son fils, comte de Bretagne, fait mention des droits accordés à l'évêque de Dol de développer des

pêcheries intertidales. Aujourd'hui, il demeure une trentaine de pêcheries en bois qui s'étendent parallèlement à la digue des marais de Dol, à 3 ou 4 km du rivage, sur les grèves entre Saint Benoît des Ondes et la Chapelle Sainte-Anne. Elles se présentent sous forme de murailles de branchages en V, les « pannes », qui se terminent par des nasses coniques dans lesquelles les poissons s'engouffrent lors du jusant. Les principales espèces pêchées par cette technique sont le bar, le mullet, la plie et l'alose. D'autre part, quelques vestiges de pêcheries médiévales mêlant digues de pierre et palissade en bois persistent également dans la partie nord-est de la baie entre Saint Jean le Thomas et Champeaux (Figure 10).

Si l'estran fut également le siège d'une pêche à pied professionnelle notable pour la coque, une cinquantaine de « coquiers » étant dénombrés en 1983, il ne subsiste aujourd'hui plus qu'une pêche de loisir qui concerne aussi bien cette espèce que la palourde japonaise ou la crevette grise.

En domaine subtidal, la récolte des huîtres plates (*Ostrea edulis*) est également une activité ancienne dans la baie, signalée dès le 17^{ème} siècle, qui participa grandement à la prospérité des ports de Cancale et de Granville (Le Mao & Gerla 1998). Jusqu'à 100 millions d'huîtres étaient ainsi pêchées chaque année. La surexploitation du gisement naturel d'huîtres sauvages couplée à la propagation de parasitoses, entraînèrent une quasi-disparition de l'espèce durant l'entre-deux-guerres. L'exploitation ne put continuer que par la création d'élevages initialement en domaine intertidal (1945) puis en subtidal à partir de 1965. A ce jour, ces concessions d'huîtres plates sont réparties sur une surface de 881 ha en zone profonde (Figure 10), avec une production annuelle estimée à 1500 tonnes en 2000 (Le Mao & Gerla 1998, CCI de St-Malo 2000).

Parallèlement, l'huître portugaise *Crassostrea angulata* fut introduite à la fin des années 50 en baie de Cancale, puis a été remplacée durant les années 70 par l'huître japonaise *C. gigas* suite à une maladie des branchies qui a décimé l'espèce. La culture de ces huîtres creuses a été implantée en bas d'estran dans la baie de Cancale sur des parcs découvrant à marée basse d'une surface d'environ 345 ha (Figure 10). La production annuelle était de 5000 tonnes en 2000 (CCI de St-Malo 2000).

A l'ostréiculture, s'ajouta à partir de 1954 la mytiliculture dédiée à la culture sur bouchot d'une seule espèce de moule *Mytilus edulis*, qui se développa en plusieurs étapes entre les parcs à huîtres de Cancale à l'ouest et la Chapelle Sainte-Anne à l'est (Figure 10).

Ainsi, les concessions mytilicoles ont été réparties sur l'estran en 3 zones d'implantations successives : entre le Vivier-sur-Mer et Cherrueix en 1958, entre St Benoît des Ondes et le Vivier-sur-Mer en 1963 et au large de la Chapelle Sainte Anne en 1975 ; elles regroupaient alors 271 km de linéaires de bouchots (Figure 10). Actuellement, la baie du Mont-Saint-Michel est le premier centre mytilicole en France avec une production annuelle d'environ 12000 tonnes, dégagant un chiffre d'affaires global de 3,8 millions d'euros (Le Mao & Gerla 1998, SRC Bretagne Nord 2006).

Au regard de ses caractéristiques environnementales et des principales contraintes anthropiques, la baie du Mont-Saint-Michel peut ainsi être scindée en deux zones distinctes que sont : (1) la baie occidentale, maritime et protégée des houles du large, à vocation conchylicole et (2) la baie orientale, estuarienne, orientée vers les activités touristiques (Ehrhold et al. 2003).

5. Objectifs et plan de la thèse

La baie du Mont-Saint-Michel peut ainsi se définir comme un « anthroposystème marin » dans lequel s'imbriquent en étroite interdépendance des enjeux patrimoniaux, des activités économiques parfois antagonistes et des équilibres écologiques fragiles. A titre d'exemple, pour faire face à des problèmes d'envasement dans la baie de Cancale et à une baisse de la production des huîtres et des moules dans le secteur le plus occidental de la baie, un vaste projet de restructuration de la zone conchylicole a été amorcé en 1996 et dont la mise en place a débuté en été 2002. Ce projet impliquait un déplacement des concessions mytilicoles de Saint Benoît des Ondes vers une nouvelle zone située à l'est de la Chapelle Sainte-Anne, et le transfert des installations ostréicoles de la baie de Cancale vers la zone ainsi libérée. Les vastes mouvements de structures conchylicoles, après avoir été à l'origine de troubles au sein même de la profession, ne se sont pas faits sans réserves, voire oppositions d'autres acteurs socio-économiques de la baie. D'autre part, l'introduction et la prolifération de la crépidule *Crepidula fornicata* dans la baie amènent à se poser des questions sur les équilibres trophiques entre les espèces cultivées et les espèces sauvages, qu'elles soient indigènes ou non.

Cet exemple est révélateur des intérêts divergents qui peuvent exister dans l'utilisation et/ou la préservation de l'espace littoral et des conflits d'usage qui en découlent entre acteurs

socio-économiques. Il démontre à quel point la mise en place d'une politique de gestion intégrée de l'environnement prenant en compte les différentes activités anthropiques et s'appuyant sur une solide connaissance scientifique est indispensable. A cet effet, le Programme National d'Environnement Côtier (PNEC) a financé en 2001 un chantier 'Baie du Mont-Saint-Michel' coordonné par le Pr. C. Retière (Muséum National d'Histoire Naturelle) et le Dr P. Le Mao (Ifremer, St Malo) et dont l'objectif était d'établir un modèle de fonctionnement de la partie maritime de la baie. Le chantier était ainsi structuré autour de deux questions centrales :

(1) Quelle est la capacité trophique de la baie et quelle peut être la compétition trophique entre les espèces cultivées et le macrobenthos sauvage essentiellement constitué d'organismes filtreurs ?

(2) Quel est l'impact des perturbations anthropiques sur la structure et le degré de résilience des populations et des peuplements benthiques ? Dans quelle mesure les spécificités environnementales de la baie du Mont-Saint-Michel et du golfe normano-breton influenceraient les processus de restauration des peuplements benthiques si ceux-ci venaient à être altérés par des perturbations anthropiques programmées ou accidentelles ?

Dans ce contexte, le présent travail de thèse a porté sur l'influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure des peuplements macrobenthiques dans le golfe normano-breton et dans la baie du Mont-Saint-Michel. Les peuplements macrobenthiques qui jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers et les processus biogéochimiques qui leur sont associés, sont également de très bons indicateurs des conditions du milieu et de son état de santé. Ce rôle d'indicateur résulte des caractéristiques de ces organismes, à savoir (1) leur sédentarité qui leur permet de ce fait de rendre compte de la qualité de l'eau et du sédiment ambiant ; (2) leur cycle de vie relativement long qui leur confère un caractère intégrateur des perturbations au fil du temps et enfin (3) la grande diversité de leur sensibilité et donc de leurs réponses aux perturbations anthropiques et/ou naturelles (Pearson & Rosenberg 1978, Hily 1984, Gray et al. 1988, Dauer 1993).

L'organisation du travail autour de deux échelles spatiales emboîtées nous permettra de mettre l'accent sur différents paramètres environnementaux et activités anthropiques dont l'impact est susceptible de varier selon l'échelle considérée. Selon ce schéma, le manuscrit de thèse s'articulera ainsi autour de 3 chapitres.

Au cours du **chapitre 1**, nous évaluerons l'influence potentielle des structures tourbillonnaires sur l'organisation du peuplement macrobenthique des sédiments grossiers sablo-graveleux à l'échelle du golfe normano-breton. Ce peuplement, modèle d'étude évident de part sa dominance et sa large répartition au sein du golfe, est dominé tant numériquement que pondéralement par des organismes filtreurs. A cet égard, un intérêt particulier sera porté sur les trois populations de bivalves dominants (i.e. *Glycymeris glycymeris*, *Paphia rhomboides* et *Timoclea ovata*) afin de décrire la variabilité spatiale de leurs structures démographiques et de leur croissance en fonction des structures tourbillonnaires. Enfin, les données obtenues récemment seront comparées aux données antérieures de Retière (1979) afin de mettre en évidence d'éventuelles modifications des aires de répartition des bivalves typiques des sédiments grossiers en réponse au réchauffement climatique des dernières décennies ou d'une autre perturbation anthropique (ex : pression de pêche).

Lors du **chapitre 2**, nous nous focaliserons sur l'importance relative des gradients environnementaux et des activités conchylicoles sur le macrobenthos de la baie du Mont-Saint-Michel. Comme dans le cas du golfe normano-breton, deux niveaux d'organisation seront traités. Dans un premier temps, une description fine des différents assemblages faunistiques du domaine intertidal de la baie sera fournie. Dans un second temps, la distribution et la démographie des quatre principales espèces de bivalves (i.e. *Abra alba*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, et *Spisula ovalis*) seront analysées au regard de la variabilité spatiale des paramètres environnementaux et anthropiques. S'appuyant sur ces données, une réflexion sur le rôle fonctionnel des principales espèces de bivalves sauvages en comparaison avec les espèces cultivées sera esquissée à partir de calculs de production et des résultats fournis par un modèle trophodynamique.

Enfin, nous déterminerons dans le **chapitre 3** dans quelle mesure les données obtenues en baie du Mont-Saint-Michel peuvent être intégrées dans une approche de gestion et de conservation du patrimoine biologique à travers deux démarches. Premièrement, le statut écologique de la baie tel qu'il peut être défini par les critères de la Directive Européenne Cadre sur l'Eau (WFD 2000/60/EC) sera établi. Il s'agira en particulier de tester l'applicabilité de différents indicateurs biotiques à un environnement intertidal soumis à de fortes contraintes environnementales. Deuxièmement, une carte des peuplements macrobenthiques de la baie du Mont-Saint-Michel suivant les cahiers d'habitat Natura 2000 sera établie et servira de support à des commentaires sur la pertinence de la typologie proposée par ces cahiers.

CHAPITRE I

Les structures tourbillonnaires du golfe normano-breton : Quels effets sur le peuplement benthique des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* ?

I.1. Introduction

Lors de sa description des peuplements benthiques du golfe normano-breton, Retière (1979) a mis en exergue le rôle primordial de diverses catégories de contraintes abiotiques sur la composition et la répartition de ces assemblages macrofauniques. Par ordre d'importance, les facteurs structurant les unités de peuplement sont : (1) **la texture du sédiment**, qui est une résultante des conditions hydrodynamiques particulièrement intenses de cette région, et selon laquelle espèces sténotopes ou eurytopes sont distinguées (ex: *Nephtys cirrosa*: espèce sténotope affine des sédiments fins à moyens propres vs. *Glycymeris glycymeris* espèce eurytote affine d'une large gamme de sédiments grossiers ; (2) **la température**, et plus spécifiquement ses gradients tel le front thermique localisé entre les îles Guernesey et Jersey qui tend à séparer les espèces tempérées chaudes dites sarniennes, présentes exclusivement ou en plus fortes abondances dans le golfe, des espèces boréales situées à la périphérie de cette même région (ex: *Striarca lactea* : espèce à affinité tempérée chaude vs. *Modiolus modiolus* : espèce à affinité boréale) ; et (3) **la turbidité**, qui conditionne en partie l'intensité lumineuse, et qui est plus forte en fond de baie ou en zone côtière, conséquence du fort brassage permanent de la colonne d'eau par les courants de marée.

Il existe toutefois un paradoxe car certaines espèces sont absentes du golfe alors que les caractéristiques environnementales (température, sédiment,...) devraient permettre leur présence. Ainsi, outre le rôle évident de la température sur les limites de distribution des organismes, il a été suggéré que celles-ci pourraient être en partie sous le contrôle des conditions hydrodynamiques particulières de ce secteur de la Manche : la présence de structures tourbillonnaires stables tout au long de l'année, isolant plus ou moins fortement les masses d'eau, pourraient isoler les populations benthiques en limitant les flux larvaires (Retière 1979, Salomon 1991).

Si, à ce jour, de nombreuses études ont démontré l'influence de la température ou du sédiment sur le contrôle de la répartition des espèces benthiques des écosystèmes marins côtiers (Jones 1950, Pörtner et al. 2001, Rosenzweig et al. 2008), le rôle de la circulation résiduelle a été jusqu'alors l'objet d'un faible nombre de travaux. Quelques rares études ont néanmoins suggéré l'influence des structures tourbillonnaires pérennes ou temporaires sur l'organisation et la dynamique des communautés benthiques (Lee et al. 1992, Lee et al. 1994).

Pour les espèces benthiques, souvent caractérisées par un cycle de vie benthopélagique³, la dispersion des larves dépend en grande partie des caractéristiques locales de l'hydrodynamisme. La présence de ce type de tourbillons jouerait alors un rôle important dans la distribution et la dynamique des populations benthiques en augmentant le temps de résidence des masses d'eau et par conséquent en favorisant la rétention larvaire, ce qui isolerait les populations localisées de part et d'autre de ces structures hydrodynamiques (Lee et al. 1994, 1999).

Diverses études récentes menées au sein du golfe normano-breton tendent à confirmer partiellement cette assertion, qu'elles reposent sur la modélisation biophysique du transport larvaire et/ou l'analyse des structures génétiques des populations d'adultes. Pour l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, inféodée au peuplement de cailloutis, peu de larves émises en Manche armoricaine ou en Manche centrale sont capables de coloniser leur habitat dans le golfe, suggérant un relatif isolement de cette région (Lefebvre et al. 2003). Des résultats comparables ont été obtenus chez le gastéropode invasif *Crepidula fornicata* même si l'analyse des structures génétiques à l'aide de marqueurs microsatellites suggère l'existence de flux géniques significatifs à l'échelle de la Manche occidentale (Dupont et al. 2007). D'autre part, alors que cette espèce a été introduite au début des années soixante-dix avec l'huître japonaise *Crassostrea gigas* en baie de Cancale, la crépidule a réussi en quelques décennies à coloniser l'ensemble du golfe. L'analyse conjointe de données génétiques et de résultats issus d'un modèle de transport larvaire indique ainsi qu'il existe peu de barrières à la dispersion au sein du golfe (Viard et al. 2006). A une échelle spatiale plus réduite, le tourbillon localisé en baie du Mont-Saint-Michel est au contraire en mesure de retenir les larves de l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* sur des échelles de temps de plusieurs semaines (Dubois et al. 2007, Ayata et al. 2009). Cette espèce constitue des formations biorécifales particulièrement étendues en face de la Chapelle Ste-Anne et à Champeaux, soit respectivement au centre et à l'extrémité est de la baie.

En modulant la circulation des masses d'eau et le transport du matériel dissous, les tourbillons sont à même de contrôler la ressource trophique disponible pour les larves ou les organismes benthiques suspensivores adultes (Dippner 1993). Ainsi, les concentrations en chlorophylle *a* peuvent être plus importantes au sein des tourbillons, tel que cela a été observé dans le détroit de Tsushinama, situé à l'est de la mer de Chine (Onitsuka et al. 2009). Ces

³ Les espèces ayant un cycle de vie benthopélagique sont caractérisées par une phase planctonique dispersive correspondant aux larves, et par deux phases benthiques relativement sédentaires, comprenant les juvéniles et les adultes (Eckman 1996).

auteurs ont ainsi constaté des teneurs en chlorophylle-*a* deux à trois fois supérieures à l'intérieur des tourbillons cycloniques formés autour des îles plutôt qu'à l'extérieur en été et à la fin de l'automne en raison d'apports plus importants en nutriments. A l'inverse, la rétention des larves et du zooplancton dans les structures tourbillonnaires n'est pas toujours positive car elle peut générer une compétition pour la ressource trophique (Lee et al. 1992, Lee et al. 1994, 1999, Largier 2003).

Enfin, les structures tourbillonnaires résiduelles peuvent influencer la distribution du matériel particulaire en suspension et la dynamique de dépôt des sédiments fins avec des répercussions sur la structure générale des peuplements benthiques côtiers comme cela a été observé dans la baie sud de la mer du Nord (Govaere et al. 1980) ou en mer d'Irlande (Tyler 1977).

La stabilité spatio-temporelle et la localisation de telles structures hydrodynamiques à des profondeurs inférieures à 60 m, donnent aux tourbillons du golfe normano-breton un caractère exceptionnel en zone côtière à l'échelle mondiale. L'étude de l'influence de ces unités hydrodynamiques sur la structuration des peuplements et populations benthiques est facilitée par le fait que les frontières inter-tourbillons se situent sur des fonds de texture granulométrique relativement homogène. La comparaison de cortèges faunistiques ou de paramètres populationnels au centre ou à la périphérie de ces tourbillons permettra ainsi de juger de la seule influence des barrières hydrodynamiques sur les mécanismes de structuration des peuplements et des populations benthiques. Nous avons choisi de nous focaliser sur le peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Glycymeris glycymeris* qui domine très largement le golfe normano-breton, en traitant trois parties complémentaires dans ce premier volet de la thèse dont les objectifs spécifiques sont de :

- définir l'influence possible des structures tourbillonnaires sur la structure du peuplement en recherchant d'éventuels liens entre les assemblages faunistiques identifiés et les frontières inter-tourbillons ; une relation entre les limites de distribution de certaines espèces et les barrières hydrodynamiques sera également recherchée ;

- décrire la démographie de trois espèces de mollusques bivalves (i.e. *Paphia rhomboides*, *Glycymeris glycymeris* et *Timoclea ovata*) à partir de l'analyse de leurs structures en taille et en âge ainsi que de leur croissance en relation avec les structures tourbillonnaires ; le choix de ces espèces se justifie par (i) leur large répartition dans les sédiments grossiers du golfe normano-breton, (ii) leur fortes abondances, (iii) leur régime trophique suspensivore comparable, et (iv) leur cycle de vie benthopélagique ;

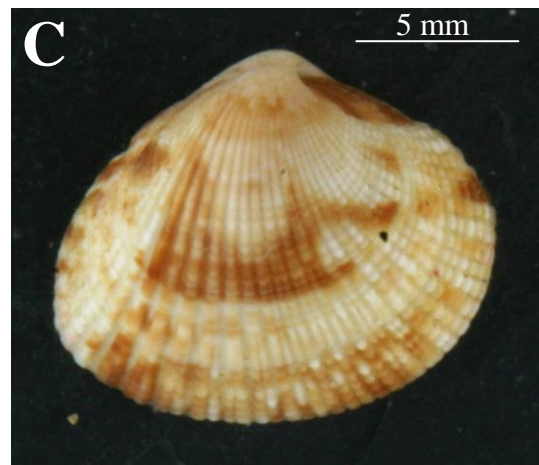
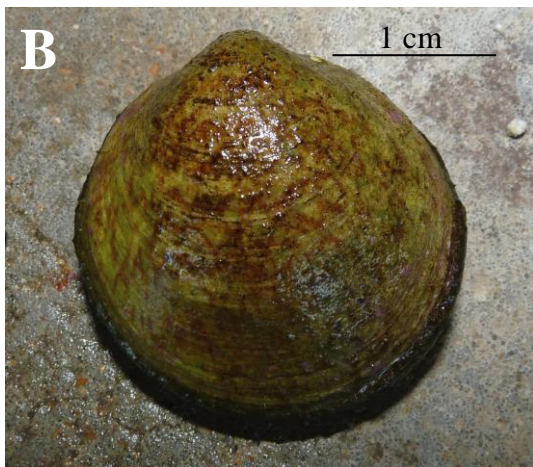
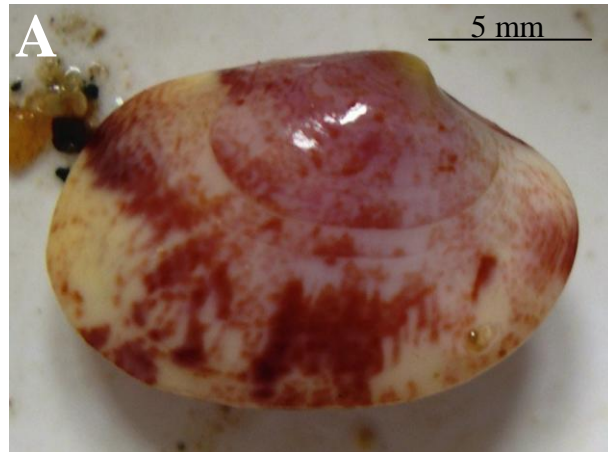


Figure I-1. Photos des trois espèces de bivalves (A) *P. rhomboides*, (B) *G. glycymeris* et (C) *T. ovata* (source C. Houbin).

- comparer les aires de répartition de certaines espèces typiques des sédiments grossiers du golfe normano-breton obtenues en 2002 avec celles décrites pour la période comprise entre 1970 et 1976 par Retière (1979) ; il s'agira alors de rechercher une évolution dans les limites de distribution des espèces ou de leur niveau d'abondances en fonction de changements des conditions environnementales ou des pressions anthropiques exercées sur les peuplements benthiques ; dans ce contexte, la question de la perméabilité des tourbillons et du degré d'isolement du golfe sera discutée.

I.2. Matériels & méthodes

I.2.1. Les modèles biologiques

I.2.1.1. La palourde rose *Paphia rhomboides*

Présente des côtes de Norvège au nord-ouest de l'Afrique, ainsi qu'autour des îles britanniques et en Méditerranée, la palourde rose *Paphia rhomboides* Pennant (anciennement *Venerupis rhomboides*, bivalve Vénéridae) est une espèce fouisseuse, préférentiellement présente dans les sables grossiers, les graviers et les graviers coquilliers, depuis le bas de l'estran jusqu'à une profondeur d'environ 180 m (Figure I-1) (Noël et al. 1995). Elle peut également être observée dans des sables fins envasés (Noël et al. 1995). Sa coquille est de forme ovale, épaisse, de couleur blanche, jaunâtre ou marron clair comportant des stries irrégulières de couleur foncée.

La taille adulte de la coquille peut atteindre 60 à 70 mm de longueur (Hayward & Ryland 1995, Noël et al. 1995). La croissance de la palourde rose est plus rapide durant les 3 voire 4 premières années de sa vie (Noël et al. 1995, Savina 2004). La durée de vie maximale de l'espèce est d'environ 12 ans (Noël et al. 1995).

Dans le golfe normano-breton, la gamétogenèse débute à la fin du mois de février et se poursuit jusqu'au mois de mai (Savina 2004). Deux pontes sont décrites, une première 'partielle' au printemps entre les mois de mai et juin, puis une deuxième, bien plus importante en termes de quantité de gamètes émise durant l'été entre les mois de juillet et septembre. La phase de repos sexuel total couvre les mois de novembre à février. La fécondation est externe et donne lieu à une larve dont la durée de vie pélagique est estimée entre 3 et 4 semaines (Savina 2004).

I.2.1.2. L'amande de mer *Glycymeris glycymeris*

En Atlantique NE des îles du Cap Vert à la Norvège, et autour des îles britanniques, l'amande de mer *Glycymeris glycymeris* Linné (bivalve, Glycymeridae) est une espèce sédentaire, suspensivore stricte, commune dans les milieux côtiers subtidaux sur des fonds grossiers sableux jusqu'à une profondeur de 100 m (Figure I-1) (Hayward & Ryland 1995). Sa coquille est équilatérale et équivalve, épaisse et quasi-ronde, de couleur brun foncé ou ocre rouge sur fond blanc ou crème, possédant des stries concentriques relativement apparentes (Noël et al. 1995).

La taille de la coquille peut atteindre une longueur maximale de 65 mm (Hayward & Ryland 1995). La croissance de l'animal est lente (Savina & Pouvreau 2004) et sa durée de vie est remarquable, pouvant atteindre jusqu'à 101 ans au large de l'île de Man (Mer d'Irlande) (Ramsay et al. 2000). La croissance est nulle en hiver en relation avec les basses températures et des conditions d'alimentation défavorables et est maximale lors des périodes printanières et estivales (Savina 2004).

En termes de reproduction, la gamétogenèse semble avoir lieu toute l'année (Galap et al. 1997, Galap et al. 1999). Dans le golfe normano-breton, les pontes sont multiples espacées d'un mois à un mois et demi, excepté pendant 2 mois en hiver (décembre et janvier) et deux mois en été (août et septembre) (Savina 2004). Le cycle reproducteur de cette espèce dépendrait plutôt d'un rythme interne que d'un contrôle environnemental. La fécondation est externe et la larve a une durée de vie de 3 à 4 semaines (Noël et al. 1995).

I.2.1.3. *Timoclea ovata*

Largement répartie, *Timoclea ovata* Pennant (anciennement *Venus ovata*, bivalve Veneridae), est signalée en Atlantique Nord-Est, depuis l'Islande jusqu'à la péninsule Ibérique, aux îles Canaries et du Cap Vert ainsi qu'en Méditerranée et en Mer Noire (Figure I-1). Ce filtreur colonise divers substrats subtidaux allant des cailloutis jusqu'aux vases sableuses, à des profondeurs comprises entre 4 et 180 m. Il est toutefois préférentiellement échantillonné dans les sables grossiers peu profonds (Tebble 1976). La coquille est de forme ovale avec une couleur blanc cassé ou jaune clair.

La taille adulte maximale est d'environ 19 mm et la longévité maximale est d'environ 3 ans ; ces valeurs semblent être plus faibles dans les sédiments fins que dans les sédiments grossiers (Tebble 1976, Dauvin 1985). La croissance est nulle durant l'hiver, débute lentement en avril avant de s'accélérer entre mai et juin et de ralentir durant l'été et l'automne

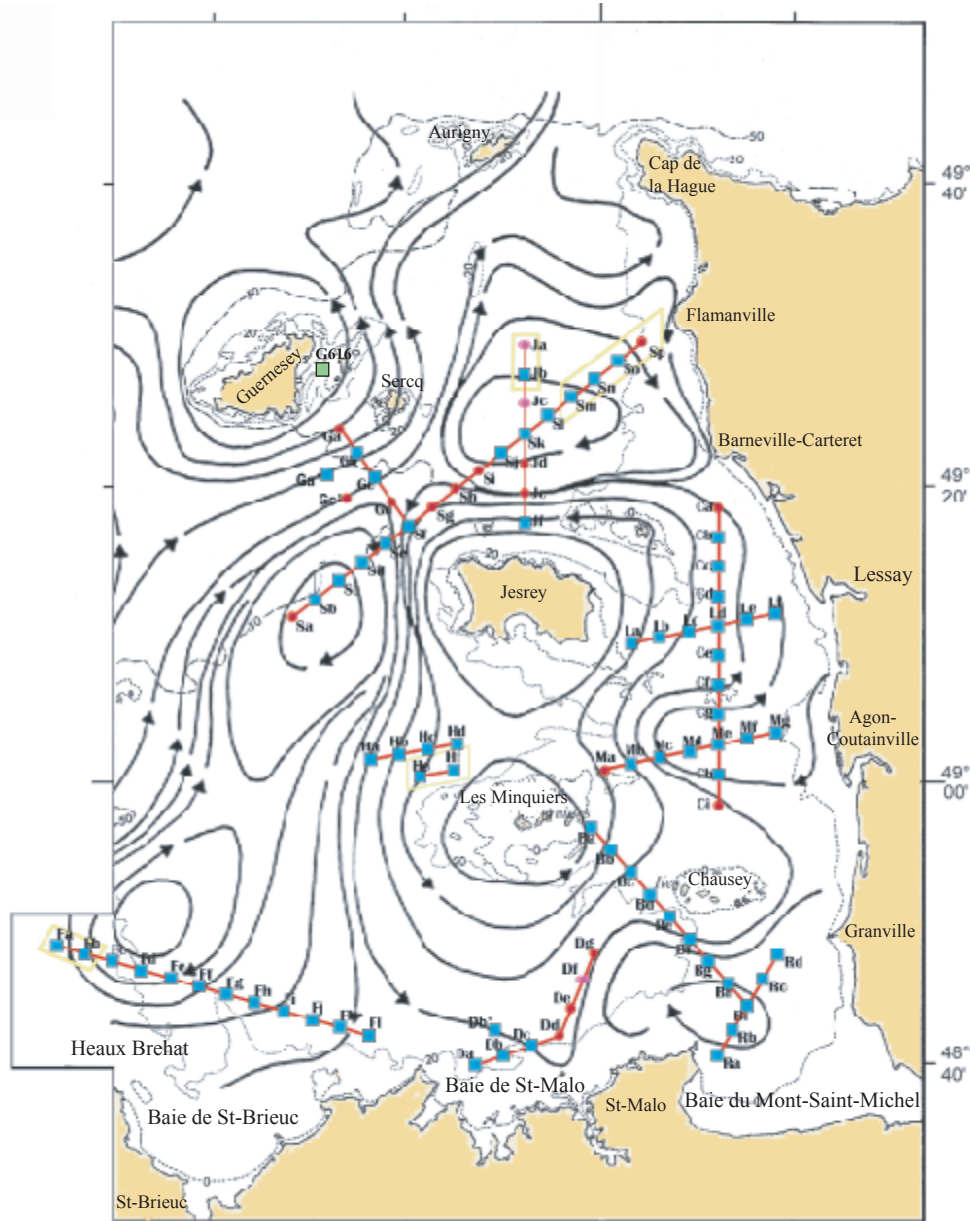


Figure I-2. Localisation des 72 stations échantillonnées le long des 11 transects coupant les différentes structures tourbillonnaires dans le golfe Normand-Breton. Les stations indiquées par des cercles rouges n'ont pas été prospectées. La station G616, à l'est de Guernesey, a été prélevée lors de la mission DISPRO-4.

(Dauvin 1985). La ponte a lieu au printemps. La larve a une durée de vie de 3 à 4 semaines. Le recrutement est estival et s'étale sur deux mois (juillet et août) en fonction des vagues de pontes successives (Dauvin 1985).

I.2.2. Stratégie d'échantillonnage

Afin de décrire la distribution du macrobenthos dans les sédiments grossiers du golfe normano-breton, 72 stations ont été échantillonnées lors de la campagne océanographique « Benthomont I » organisée du 25 mars au 8 avril 2002, à bord du Navire Océanographique « Côte de la Manche ». Les stations étaient réparties le long de 11 transects perpendiculaires aux principaux tourbillons du golfe (Figure I-2). Seule la station G616 localisée au sud de Guernesey a été prospectée le 13 juin 2004 lors de la campagne DISPRO-4. Les coordonnées géographiques de chacune des stations sont fournies en Annexe I-1.

Afin d'appréhender au mieux l'influence des structures tourbillonnaires sur la structure des peuplements subtidaux du golfe normano-breton et d'éviter l'influence d'autres facteurs abiotiques ou biotiques, l'ensemble des stations échantillonnées a été sélectionné de manière à exclure autant que possible tout effet relatif à (1) la variabilité sédimentaire en considérant uniquement les sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* et (2) la prolifération de l'espèce invasive *Crepidula fornicata*. Localement, cette espèce peut atteindre de très fortes abondances et modifier la nature du sédiment (Ehrhold 1999) et la structure du peuplement (de Montaudouin & Sauriau 1999, Hamon et al. 2002, Bouyé 2004).

Les stations échantillonnées se répartissent en cinq structures tourbillonnaires principales identifiées dans le golfe normano-breton (Figure I-2, Tableau I-1) : le tourbillon de Flamanville, le tourbillon de Guernesey, le tourbillon de Jersey, le tourbillon de la baie du Mont-Saint-Michel et le tourbillon de la baie de Saint-Brieuc.

Tableau I-1. Répartition des 72 stations au sein des cinq principales structures tourbillonnaires du golfe normano-breton.

	Tourbillon de Flamanville	Tourbillon de Guernesey	Tourbillon de Jersey	Tourbillon de la Baie du Mont-Saint-Michel	Tourbillon de la Baie de Saint-Brieuc
Groupe de stations	Sj-Sk-Sl-Sm-Sn-So Jb	Transect G Sb-Sc-Sd Se	Transects: L, C, M, H. Ba-Bb-Bc Bd-Be-Bf	Transect R Bg, Bh, Bi	Transect F

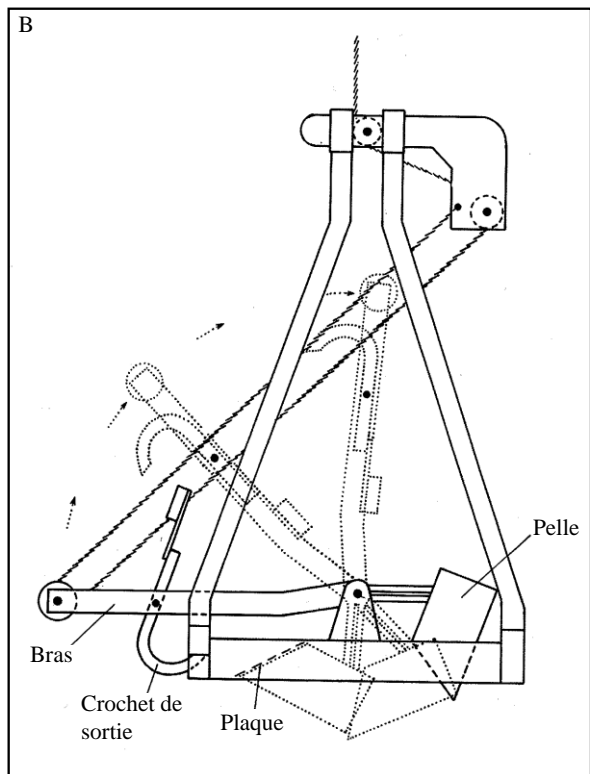
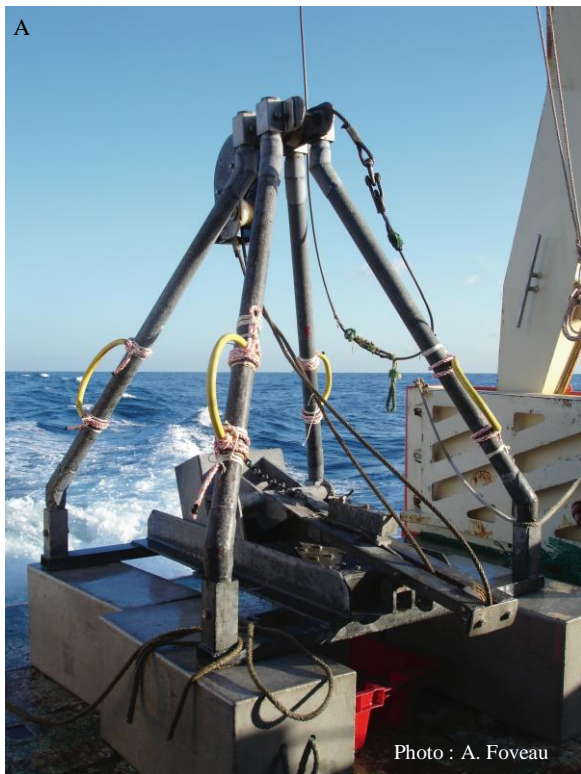


Figure I-3. Photographie de la benne Hamon (A), et (B) schématisation de son mécanisme de fonctionnement.

Les analyses qui seront réalisées dans ce chapitre pour mettre en évidence un effet potentiel des tourbillons sur la composition et la distribution de la faune macrobenthique du golfe normano-breton respecteront ce découpage.

La macrofaune a été prélevée à l'aide d'une benne Hamon, préconisée pour les fonds grossiers, et pouvant récolter des échantillons sur une surface de 0,25 m² et une profondeur minimale de 10 cm (Eleftheriou & Holme 1984 in Dauvin et al. 2004) (Figure I-3). Cinq coups de benne ont été effectués par station dont un était réservé à l'analyse granulométrique.

I.2.3. Le traitement des échantillons

I.2.3.1. Traitement des échantillons biologiques

Chaque prélèvement biologique a été tamisé sur une série de tamis de vide de maille circulaire de diamètre décroissant (i.e. 2 cm, 1 cm, 5 mm, 2 mm et 1 mm). L'ensemble des organismes issus de la fraction ≥ 5 mm a été trié à bord, puis stocké et conservé intégralement dans une solution de formol neutralisé à 10 %. Les fractions 2 et 1 mm ont été fixées à bord, en attendant d'être triées au laboratoire. L'ensemble des organismes de l'endofaune et de l'épifaune vagile a ensuite été déterminé, le plus souvent jusqu'au niveau spécifique, à l'aide de plusieurs ouvrages de systématique spécifiques aux différents groupes zoologiques. L'épifaune sessile n'a pas été prise en compte dans nos analyses car nos techniques d'échantillonnages étaient inappropriées pour ce groupe fonctionnel. Les espèces ont été nommées selon la norme ERMS (i.e. European Register of Marine Species, <http://www.marinespecies.org>).

A ce jour, seules les fractions ≥ 2 mm ont été dépouillées dans leur totalité et intégrées dans le présent travail. Bien que par définition, la macrofaune benthique corresponde aux organismes de taille supérieure ou égale à un millimètre, nous avons admis que ces données étaient suffisantes pour répondre aux questions posées à l'issue d'un échantillonnage de sédiments grossiers en période hivernale, avant le recrutement de la majorité des espèces.

I.2.3.2. Le traitement des échantillons granulométriques

Le traitement des échantillons granulométriques a été réalisé au Laboratoire de Géomorphologie de Dinard par Monique Le Vot (Technicienne à l'EPHE-Dinard). Le protocole appliqué suit trois étapes bien distinctes :

(1) Désalinisation du sédiment : le sédiment est rincé à l'eau distillée : après agitation du mélange eau-sédiment, l'échantillon est mis à décanter jusqu'à obtenir une eau parfaitement claire après 24-48h, puis l'eau est délicatement siphonnée ; pour une désalinisation satisfaisante, il est conseillé de réitérer cette opération au moins deux fois.

(2) Séchage du sédiment : l'échantillon est mis à sécher dans une étuve à 60°C pendant 48h.

(3) Tamisage du sédiment : le sédiment, pesé à la sortie de l'étuve, est passé sur une tamiseuse électrique comportant une série de 27 tamis aux normes AFNOR, couvrant une gamme comprise entre 0,04 et 20 mm de vide de maille carrée.

Les données brutes correspondant aux proportions des différentes classes granulométriques ont été traitées à partir du logiciel Gradistat (Version 4.1) (Blott & Pye 2001, modifié par Fournier 2004). Cet outil nous a permis : (1) de calculer les pourcentages des trois fractions granulométriques majeures, à savoir les graviers (i.e. ≥ 2 mm), les sables (i.e. [0,063 mm - 2 mm]) et les vases (i.e. $\leq 0,063$ mm) ; (2) de calculer les moments de la distribution des différentes fractions granulométriques et (3) de définir la nature du sédiment grâce à l'utilisation du diagramme triangulaire de Shepard. Ce diagramme correspond à un triangle équilatéral où chaque côté correspond à la proportion, de 0 à 100 %, de l'une des trois fractions granulométriques majeures.

Les différents moments calculés selon la méthode géométrique de Folk & Ward (1957) sont la médiane et l'indice de classement. La médiane (en μm) fournit une mesure de la tendance centrale de la distribution des différentes fractions qui composent un sédiment. Elle se calcule comme suit :

$$M = \exp \frac{\ln P16 + \ln P50 + \ln P84}{3}$$

avec les percentiles $P16$, $P50$ et $P84$ de la distribution.

L'indice de classement ou de tri (σ) qui renseigne sur le degré d'homogénéité de la taille des particules d'un sédiment est calculé selon l'équation suivante :

$$\sigma = \exp \left[\frac{\ln P16 - \ln P84}{4} + \frac{\ln P5 - \ln P95}{6,6} \right]$$

avec les percentiles $P5$, $P16$, $P84$ et $P95$ de la distribution.

En fonction de la valeur de cet indice de classement, les sédiments sont définis comme :

- très bien classés si $\sigma < 1,27$;

- bien classés si σ est compris entre 1,27 et 1,41 ;
- modérément bien classés si σ est compris entre 1,41 et 1,62 ;
- modérément classés si σ est compris entre 1,62 et 2,00 ;
- pauvrement classés, si σ est compris entre 2,00 et 4,00 ;
- très pauvrement classés, si σ est compris entre 4,00 et 16,00 ;
- extrêmement pauvrement classés, si $\sigma \geq 16,00$.

I.2.4. Le traitement des données

I.2.4.1. Analyses univariées

Pour toutes les stations, la densité de chaque espèce a été exprimée en nombre d'individus par m². La diversité locale a été calculée à l'aide de deux indices :

- la richesse spécifique (RS) qui indique le nombre d'espèces par échantillon ;
- l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') qui est fonction à la fois du nombre d'espèces et de leurs abondances relatives ; cet indice est calculé de la manière suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=S} p_i (\log_2 p_i)$$

avec p_i , la proportion de l'espèce i dans l'échantillon ; S , le nombre d'espèces dans l'échantillon.

$p_i = n_i/N$ avec N , le nombre total d'individus dans l'échantillon et n_i , le nombre d'individus dans l'espèce i .

La valeur de H' augmente avec le nombre d'espèces ; pour une richesse spécifique donnée, elle est maximale lorsque le nombre d'individus de chaque espèce est identique.

I.2.4.2. Analyses multivariées

L'analyse de la structure des assemblages faunistiques du golfe normano-breton et de leur relation avec les facteurs environnementaux a été effectuée à l'aide du logiciel PRIMER (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research, Version-6.1.12, Clarke & Warwick 2001).

Deux méthodes d'analyse et de représentation de la structure des peuplements à partir d'une matrice « espèces-stations » ont été mises en œuvre pour identifier des assemblages faunistiques correspondant à des groupements de stations « biologiquement homogènes » à un certain degré de similarité :

- une méthode de groupement hiérarchique (i.e. dendrogramme) ;
- une méthode d'ordination (i.e. le cadrage multidimensionnel ou MDS : non metric Multi Dimensional Scaling).

Ces deux méthodes reposent sur la construction d'une matrice triangulaire de similarité à partir du tableau de contingence « espèces/stations ». La similarité entre chaque paire de stations a été calculée à partir du coefficient de similarité de Bray-Curtis, S_{jk} défini par :

$$S_{jk} = 100 \left\{ 1 - \frac{\sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \right\}$$

avec y_{ij} , l'abondance de la $i^{\text{ème}}$ espèce dans la $j^{\text{ème}}$ station et, y_{ik} l'abondance de la $i^{\text{ème}}$ espèce dans la $k^{\text{ème}}$ station. S_{jk} varie entre 0 si les deux stations j et k n'ont aucune espèce en commun et 100 si la composition spécifique des deux stations est strictement identique.

La seconde étape de l'analyse est spécifique à chacune des deux méthodes. Concernant la méthode de groupement hiérarchique, la technique d'agglomération que nous avons utilisée est celle du lien intermédiaire. Ce choix s'explique par le fait que cette méthode de groupement permet une conservation satisfaisante de l'espace de référence par rapport aux autres méthodes de groupements (i.e. lien simple et lien complet) qui contractent ou dilatent l'espace (Legendre & Legendre 1998). Cette classification hiérarchique ascendante nous permet d'obtenir un dendrogramme. Celui-ci est construit pas à pas en associant les échantillons ou les groupes d'échantillons les plus similaires entre eux.

La technique d'ordination appliquée est celle du cadrage multidimensionnel (MDS ou non metric Multi-Dimensional-Scaling) proposée par Kruskal (1964). L'objectif de cette méthode est de minimiser les écarts entre les distances écologiques entre n objets et les distances euclidiennes sur le graphique. Soit une matrice des distances écologiques d_{ij} , associés au couple d'objets i et j . Le MDS permettra d'obtenir dans un espace euclidien de dimension fixée, une configuration de ces n points, telle que les distances euclidiennes δ_{ij} des objets i et j respectent au mieux les distances écologiques d_{ij} . De ce fait, si $d_{ij} < d_{ik}$, on cherche à obtenir $\delta_{ij} < \delta_{ik}$ pour le maximum de points. L'algorithme de calcul sera tel qu'il cherchera, dans le premier plan propre d'une ACP à minimiser par calcul itératif une quantité appelée stress, comprise entre 0 et 1, et égale à :

$$Stress = \sqrt{\frac{\sum_{i,j} (d_{ij} - \delta_{ij})^2}{\sum_{i,j} d_{ij}^2}}$$

La valeur du stress traduit la qualité de la représentation finale de sorte que :

- un stress < 0,05 correspond à une excellente représentation ;
- un stress < 0,1 correspond à une bonne ordination ;
- un stress < 0,2 donne une image potentielle ;
- un stress > 0,3 indique une ordination arbitraire.

Utilisée en complément de la méthode de groupement hiérarchique, cette méthode d'ordination nous permet d'avoir une visualisation très précise des groupes définis après l'analyse du dendrogramme.

Ces analyses ont été réalisées en considérant la totalité des espèces échantillonnées. Par ailleurs, afin d'accorder un point important aux espèces rares, les abondances des différentes espèces ont subi une transformation $\log(x+1)$. Ce choix repose sur l'idée que ce ne sont pas nécessairement, les espèces communes et abondantes, qui permettront de détecter un effet des tourbillons sur la structuration spatiale du peuplement de sédiments grossiers du golfe normano-breton. Néanmoins, des analyses réalisées en prenant en compte uniquement les espèces présentes dans plus de 5% des stations n'ont pas montré de résultats fondamentalement différents.

Détermination des espèces discriminantes

Afin d'identifier quelles sont les espèces les plus à même d'expliquer la discrimination des différents assemblages faunistiques définis par la méthode de groupement hiérarchique, la méthode « IndVal » a été mise en œuvre (Dufrene & Legendre 1997). Une espèce est définie comme indicatrice si elle est caractéristique d'un groupe de stations (elle est absente des autres groupes), et si elle est présente dans toutes les stations de ce groupe. L'indice 'Indval' intègre ainsi deux dimensions :

- **la spécificité**, qui met en évidence à quel point une espèce ne se trouve que dans un groupe considéré ;
- **la fidélité**, qui correspond à la proportion de sites d'un groupe où l'espèce est régulièrement présente.

Pour chaque espèce i dans le groupe de stations j , la valeur de l'indice $IndVal_{ij}$ est égale au produit de la spécificité A_{ij} avec la fidélité B_{ij} multiplié par 100 tel que :

$$\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

La spécificité est la moyenne des abondances de l'espèce i dans les stations du groupe j par rapport à celle de tous les groupes tel que :

$$A_{ij} = N_{\text{individus}_{ij}} / N_{\text{individus}_i}$$

avec $N_{\text{individus}_{ij}}$, le nombre moyen d'individus de l'espèce i dans les stations du groupe j , et $N_{\text{individus}_i}$, la somme du nombre moyen d'individus d'une espèce i sur tous les groupes.

La fidélité est la fréquence relative d'occurrence de l'espèce i dans les stations du groupe j tel que :

$$B_{ij} = N_{\text{sites}_{ij}} / N_{\text{sites}_j}$$

avec $N_{\text{sites}_{ij}}$, le nombre de stations dans le groupe j où l'espèce i est présente, et N_{sites_j} , le nombre total de sites dans ce groupe.

La spécificité est maximale (100%) quand l'espèce n'occupe qu'un groupe et la fidélité est maximale (100%) lorsque l'espèce est présente dans toutes les stations d'un groupe. La valeur indicatrice de l'espèce est maximale (100%) lorsque la spécificité et la fidélité sont maximales.

Identification d'un effet 'tourbillon' sur la structure du peuplement macrobenthique

Une analyse non-paramétrique de similarité a été appliquée afin de détecter les différences significatives de composition faunistique entre des groupes d'échantillons définis *a priori* grâce à la subroutine ANOSIM (ANalysis Of SIMilarities) du logiciel PRIMER (Clarke & Warwick 2001). Les groupes de stations correspondent aux 5 structures tourbillonnaires majeures du golfe normano-breton. Cette analyse est basée sur la statistique R telle que :

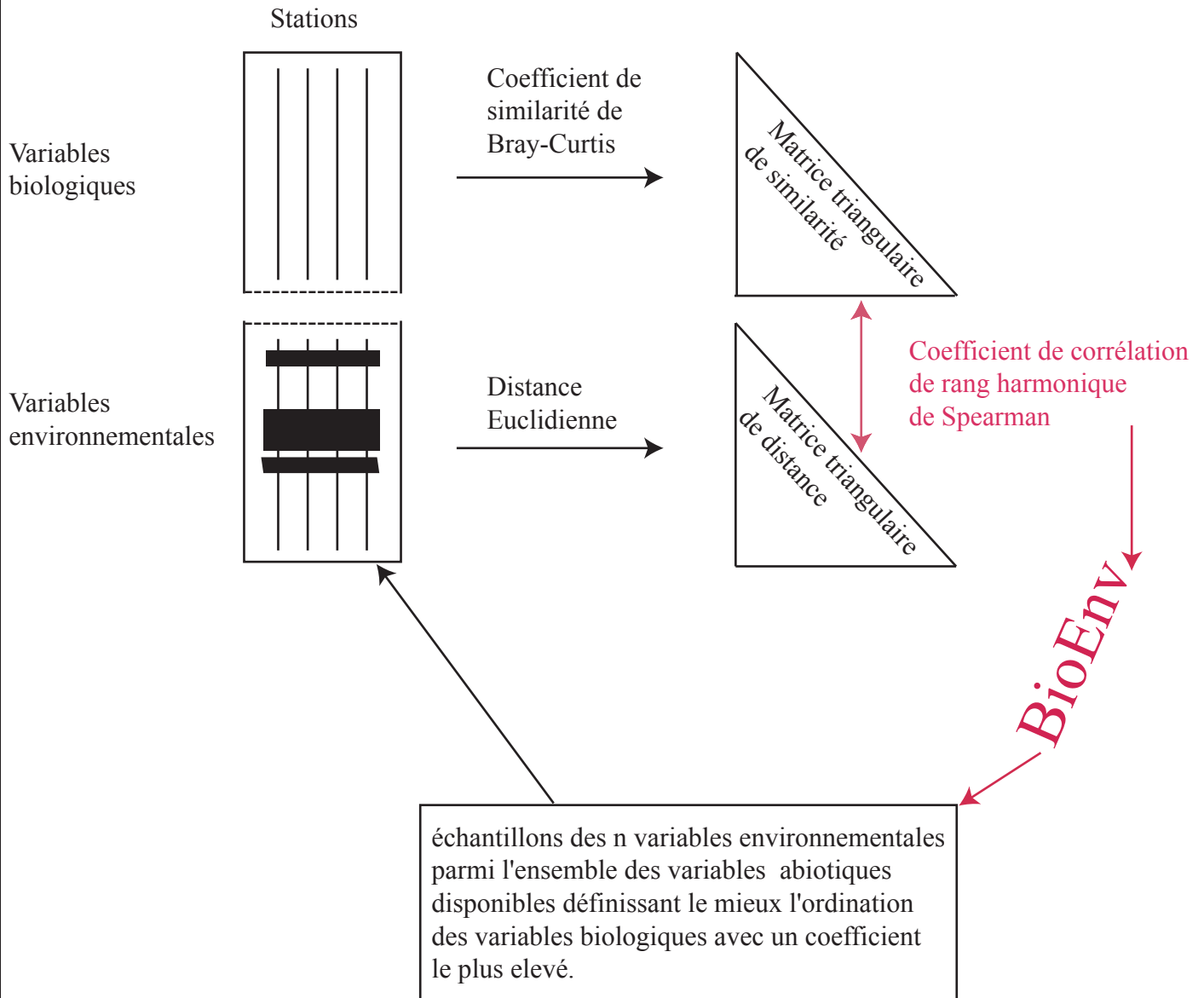
$$R = \frac{(\bar{r}_B - \bar{r}_W)}{n(n-1)/4}$$

avec n , le nombre total d'échantillons, \bar{r}_B , le rang moyen des coefficients de similarité entre les échantillons d'un groupe et \bar{r}_W , le rang moyen des coefficients de similarité entre toutes les paires d'échantillons des différents groupes.

La statistique R est proche de 0 si les similarités entre stations au sein d'un groupe sont comparables aux similarités entre stations de l'ensemble du jeu de données. Au contraire, R est égal à 1 si toutes les similarités des stations au sein d'un groupe sont plus fortes que les similarités des stations prises au hasard dans le jeu de données.

ENCADRE I-1

Shémas récapitulatif de la procédure BioEnv, pris à partir de Clarke & Ainsworth (1993).



Afin de tester la significativité de la valeur calculée du R, celle-ci est comparée à une distribution théorique générée après permutation aléatoire des échantillons dans les différents groupes (Clarke & Warwick 2001). Le nombre maximal de permutations réalisées est de 9999.

Cette statistique correspond à un test global entre les échantillons afin d'évaluer l'existence d'au moins un groupe significativement différent des autres. Dans un second temps, les groupes de stations peuvent également être comparés deux à deux en extrayant de la matrice de similarité les coefficients de similarités correspondant aux stations composant les deux groupes considérés.

Relations entre les variables environnementales et la structure des assemblages macrobenthiques

Dans le cas des données sédimentaires, une matrice de distance euclidienne $D_{j,k}$ entre chaque paire de stations a été calculée à partir de la matrice « sédiment-stations » telle que :

$$D_{j,k} = \sqrt{\sum_{i=1}^p (y_{ij} - y_{ik})^2}$$

avec y_{ij} , la valeur de la $i^{\text{ème}}$ variable environnementale dans la $j^{\text{ème}}$ station et y_{ik} , la valeur de la $i^{\text{ème}}$ variable environnementale dans la $k^{\text{ème}}$ station. Les données environnementales utilisées pour caractériser le sédiment sont les pourcentages des diverses fractions granulométriques majeures ainsi que la médiane (M) et l'indice de classement (σ).

La relation entre la structure multivariée des assemblages macrobenthiques et les variables sédimentaires a alors été réalisée à partir de la procédure BioEnv du logiciel PRIMER (Clarke & Ainsworth 1993, Clarke & Warwick 2001). Celle-ci repose sur la comparaison de deux matrices de données, l'une biologique construite à partir de la distance de similarité de Bray-Curtis, et la seconde environnementale construite à partir des distances euclidiennes (Encadré I-1). Ces matrices triangulaires sont corrélées entre elles à l'aide du coefficient de corrélation de rang harmonique de Spearman (ρ_w), qui permet la comparaison des rangs respectifs des coefficients de similarité et des distances à partir de l'équation suivante :

$$\rho_w = 1 - \frac{6}{N(N-1)} \sum_{i=1}^n \frac{(r_i - s_i)^2}{r_i + s_i}$$

Avec r_i et s_i , de $i=1, \dots, n$, les rangs des valeurs des coefficients de similarité et de distance, et $N = n(n-1)/2$ où n est le nombre d'échantillons.

En prenant en compte un nombre croissant de variables environnementales, l'application de la procédure BioEnv permet de mettre en avant les meilleures combinaisons possibles de variables par ordre décroissant du coefficient de corrélation de rang de Spearman calculé entre les deux matrices biotique et abiotique. Pour chaque combinaison de variables, un test de signification de la valeur du coefficient de corrélation est réalisé à partir de 99 permutations aléatoires des échantillons.

I.2.5. Classification fonctionnelle

Afin de rendre compte du degré d'organisation trophique du peuplement des sédiments sablo-graveleux du golfe normano-breton, les espèces ont été classées en fonction de leur régime alimentaire. Neuf groupes trophiques ont ainsi été définis selon Grall (2002) :

- *les carnivores* sont des organismes capables de capturer et d'ingérer leurs proies ; il s'agit espèces vagiles ou sessiles (ex : le mollusque scaphopode *Antalis vulgaris*) ;
- *les nécrophages* sont des organismes qui se nourrissent d'animaux morts (ex : le mollusque gastéropode *Nassarius reticulatus*) ;
- *les herbivores* sont des organismes qui se nourrissent d'algues macrophytes par broutage (ex : l'échinoderme *Paracentrotus lividus*) ;
- *les détritivores* sont des organismes qui ingèrent des détritits essentiellement d'origine végétale (ex : le crustacé isopode *Janira maculosa*) ;
- *les suspensivores* sont des organismes qui se nourrissent par filtration des particules organiques en suspension dans l'eau (ex : le mollusque bivalve *Paphia rhomboides*) ;
- *les déposivores de surface* sont des organismes qui se nourrissent de particules organiques déposées sur le fond suite à un phénomène de décantation (ex : le polychète *Laonice cirrata*) ;
- *les déposivores de subsurface* sont des organismes qui vivent enfouis dans le sédiment et parviennent à en prélever la matière organique (ex : le polychète *Orbinia sertulata*) ;
- *les microbrouteurs* sont des organismes qui broutent les microphytes, les bactéries et les détritits (ex : l'échinoderme *Echinocyamus pusillus*) ;
- *les mixtes* sont des organismes qui possèdent un double régime trophique de type suspensivore et déposivore de surface (ex : le crustacé amphipode *Ampelisca tenuicornis*).

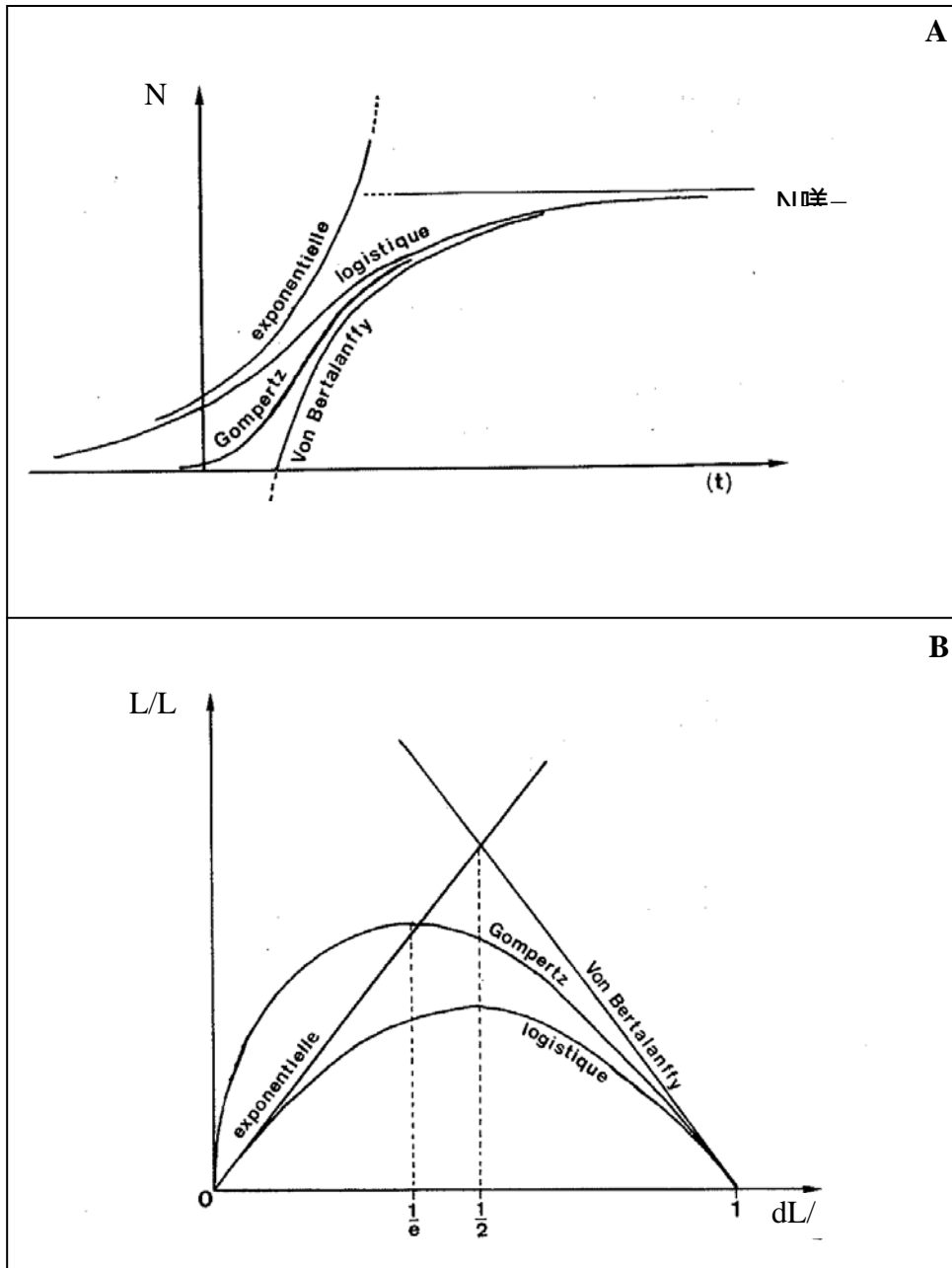


Figure I-4. Représentation superposée (A) des quatre modèles de croissance en fonction du nombre d'individus N et du temps t , et (B) des quatre équations différentielles qui décrivent les différents modèles de croissance.

I.2.6. Démographie des trois espèces de bivalves

I.2.6.1. Structures démographiques en taille et en âge

Les structures démographiques des 3 espèces de bivalves considérées dans notre étude (i.e. *G. glycymeris*, *P. rhomboides*, et *T. ovata*) ont été déterminées en fonction de la taille et de l'âge des individus. La taille a été établie par la mesure de la longueur de l'axe antéropostérieur de la coquille à l'aide d'un pied à coulisse avec une précision au dixième de millimètre. La détermination de l'âge des individus a été réalisée par comptage des stries annuelles d'arrêt de croissance ou 'stries d'hiver' générées par les variations saisonnières de l'environnement telles que les basses températures et la faible disponibilité en ressources trophiques (Berthou et al. 1986). Si ces stries sont considérées comme des marqueurs annuels de croissance, leur intensité peut varier d'une année sur l'autre en fonction des conditions environnementales. D'autre part, pour *G. glycymeris* et *P. rhomboides*, la position de la ou des premières stries hivernales d'arrêt de croissance sont difficiles à percevoir dans la mesure où elles sont moins bien marquées que les suivantes (Savina 2004). Par ailleurs, il peut également exister des stries surnuméraires occasionnelles qui sont produites par un stress (ex : une ponte) (Berthou et al. 1986). En outre, la lecture des stries en périphérie de la coquille des amandes de mer est compliquée chez les individus âgés car on observe un très fort resserrement des stries et que pour ces individus les coquilles sont très souvent usées (in Savina 2004).

Ces données ont été acquises en partie par Savina (2004) et des étudiants du DEA 'Océanologie biologique et environnement marin' (UPMC et UBO, année 2002) et ont été mises à notre disposition.

I.2.6.2. Description de la croissance

De manière générale, la croissance des individus suit deux phases : une première phase d'accélération qui est souvent exponentielle et une seconde phase de ralentissement de plus en plus marqué, aboutissant à une taille limite (Frontier et al. 2004). Chez les invertébrés benthiques, plusieurs modèles ont ainsi été proposés : (i) la croissance **exponentielle**, (ii) la croissance **logistique** suivant l'équation de Verhulst, (iii) la croissance suivant l'équation de **Von Bertalanffy** et (iv) la croissance suivant le modèle de **Gompertz**. Ces modèles décrivent des allures différentes de la croissance des N individus d'une population en fonction du temps t (Figure I-4A).

Le modèle exponentiel positif ne décrit que la partie initiale de la croissance d'un individu avant la mise en place du phénomène de limitation. Le modèle logistique correspond à une courbe de croissance qui comprend trois phases : une phase exponentielle positive en

début de croissance, une phase linéaire au voisinage du point d'inflexion, et enfin une phase exponentielle négative où la taille des individus se rapproche de sa valeur limite L_{∞} . L'équation de Von Bertalanffy ou d'Ivlev, largement utilisée en halieutique, consiste à ne prendre en considération que la phase exponentielle négative de la courbe logistique par laquelle la taille atteint progressivement sa valeur limite. Enfin, le modèle de Gompertz comprend une phase initiale de type exponentiel positif de courte durée suivie d'une phase plus longue de type exponentiel négatif. Contrairement au modèle logistique, il correspond à une courbe sigmoïde asymétrique. Les modèles logistique et de Gompertz prétendent décrire l'ensemble de la croissance d'un individu alors que le modèle de Von Bertalanffy revient à exclure la croissance de la phase juvénile et à ne considérer que les individus recrutés dans un stock donné.

Le choix du modèle dépend le plus souvent de la qualité des observations à notre disposition : observations sur toute la vie d'un animal, observations plutôt en début ou en fin de croissance. Le choix du modèle de croissance le plus approprié à une étude donnée peut alors être fondé sur l'observation de la variation de la vitesse de croissance (dL/dt) en fonction de la taille atteinte par rapport à la taille maximale (L/L_{∞}). Nous obtenons alors (i) une droite de pente positive dans le cas d'un modèle exponentiel, (ii) une droite de pente négative dans le cas du modèle de Von Bertalanffy, (iii) un diagramme symétrique pour une croissance logistique et (iv) un diagramme asymétrique dans le cas du modèle de Gompertz (Figure I-4B).

Dans le cas des trois espèces étudiées, cette pré-analyse nous amène à retenir le modèle de Von Bertalanffy qui s'écrit (Frontier et al. 2004) :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

avec L_t , est la longueur de l'individu au temps t , L_{∞} , la taille maximale théorique d'un individu ; K , le taux instantané de croissance, et t_0 , l'âge fictif pour un individu de taille nulle. Cette équation est adaptée pour les croissances individuelles, notamment pour les croissances en longueur et a été régulièrement appliquée aux bivalves (Bachelet 1980).

Les paramètres du modèle de croissance (L_{∞} , K et t_0) ont été déterminés à l'aide du logiciel Vonbit version B/2005 (Vonb Iterative Method for estimating growth parameters, élaboré par Stamatopoulos & Caddy 1999). Il s'agit d'une méthode itérative qui se focalise sur le taux de croissance K , les valeurs testées de ce paramètre étant utilisées dans de simples régressions linéaires avec l'âge en variable indépendante et la taille observée en variable dépendante. Soient les couples de données âge-taille suivants :

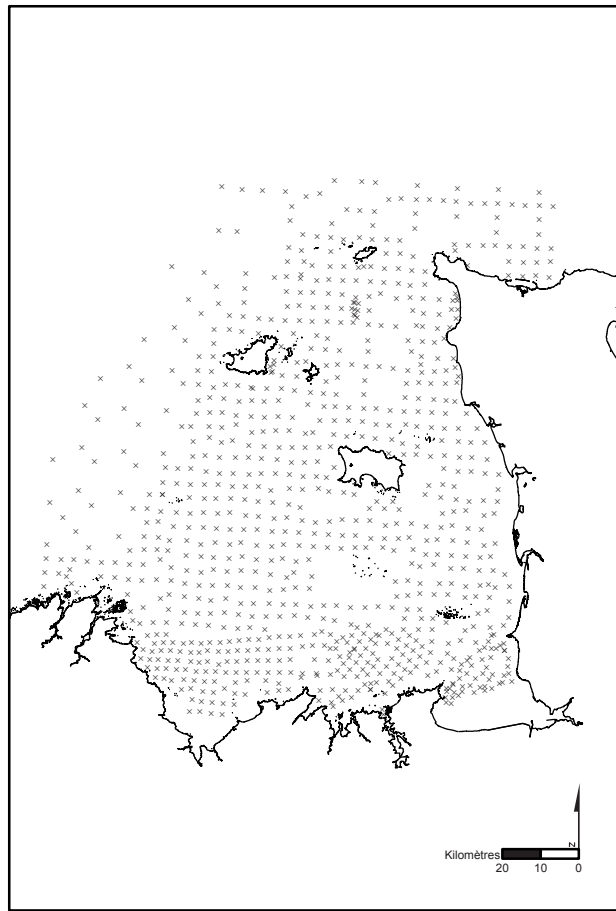


Figure I-5. Positionnement des 892 stations échantillonnées entre 1970 et 1976 lors des travaux antérieurs de Retière (1979).

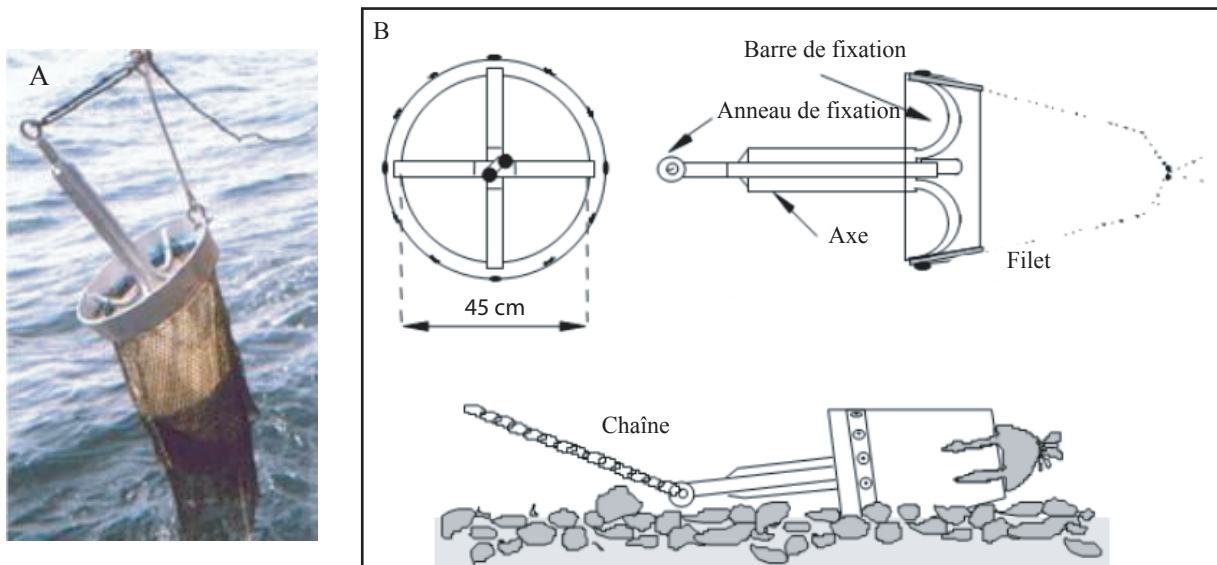


Figure I-6. Photo de la drague Raillier du Baty (A), et (B) schéma descriptif de son mécanisme de fonctionnement.

$$(t_1, L_1), (t_2, L_2), \dots, (t_n, L_n)$$

Pour une valeur donnée de K , la taille peut ainsi être exprimée linéairement suivant la forme générale (Stamatopoulos & Caddy 1999) :

$$L_t = a_0 + a_1 X_t$$

avec a_0 et a_1 , les paramètres d'une régression linéaire simple, et X_t , la variable indépendante fonction de l'âge t . Cette équation ne nécessite pas de connaître les paramètres secondaires du modèle de croissance que sont L_∞ et t_0 .

L'expression précédente peut avoir prendre deux formes :

$$(1) \quad a_0 = L_\infty; X_t = e^{-Kt}; a_1 = L_\infty e^{-Kt_0}$$

$$(2) \quad a_0 = L_0; X_t = e^{-Kt} - 1; a_1 = L_0 - L_\infty$$

L'expression (1) est la fonction familière de Von Bertalanffy réarrangée par Beverton (1954) et Beverton & Holt (1957), où t_0 représente l'âge à une taille zéro, et L_∞ la longueur asymptotique maximale. L'expression (2) est la fonction originale de Von Bertalanffy (1938) utilisant la même longueur asymptotique L_∞ et une constante L_0 pour exprimer une longueur théorique à l'âge zéro.

Le paramètre K est estimé par itération, la valeur optimale étant celle pour laquelle le R^2 associé à la régression linéaire simple est le plus proche de 1. Une fois ce paramètre établi, les paramètres L_∞ , t_0 et L_0 peuvent être calculés directement par le logiciel en utilisant les expressions (1) et (2).

I.2.7. Acquisition des données macrobenthiques historiques (Retière (1979))

Les données historiques sur les peuplements benthiques du golfe normano-breton ont été obtenues sur un total de 892 stations couvrant l'ensemble de la région (Figure I-5). L'espacement entre les stations de prélèvement variait entre 1 et 1,5 mille nautique pour la partie sud du golfe, et 2 milles au large. Un maillage plus resserré, voisin de 0,5 mille a été utilisé à proximité du littoral ou en présence de structures morphosédimentaires particulières (ex : dunes hydrauliques). Les échantillons ont été prélevés au cours de différentes campagnes océanographiques réalisées au printemps ou en été à bord des navires océanographiques 'Pluteus II' et 'Thalassa' entre 1970 et 1976. Dans le cadre de ces études prospectives, les scientifiques ont utilisé la drague RAILLIER du BATY, en raison de sa grande robustesse et de sa capacité à travailler sur tout type de substrat (Figure I-6). Cette drague est composée d'un cylindre métallique robuste de 45 cm de diamètre sur lequel est placé un filet qui permet

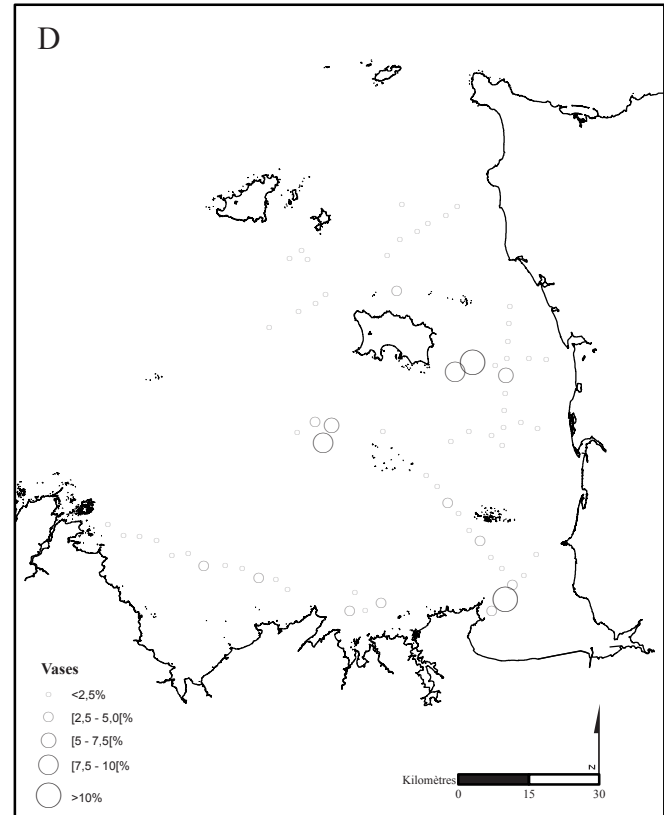
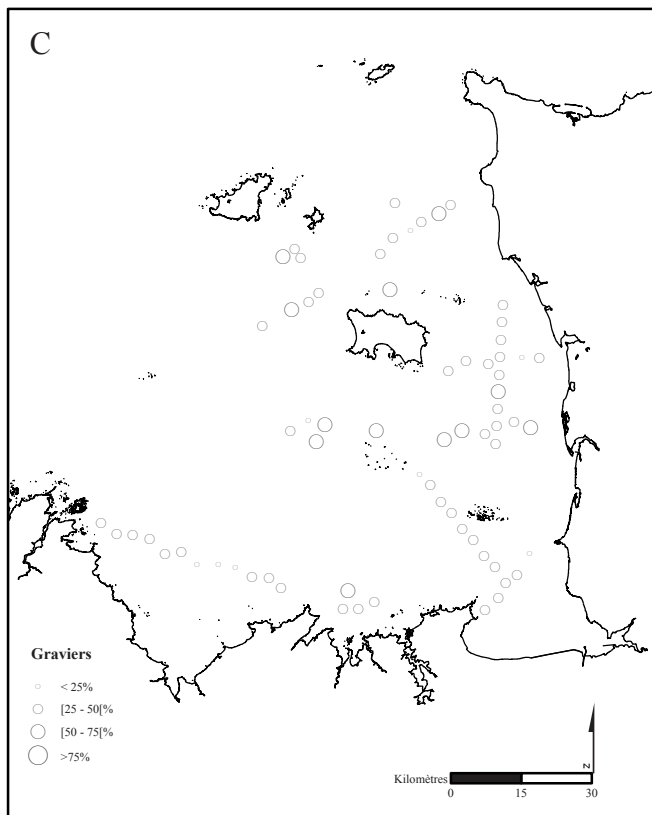
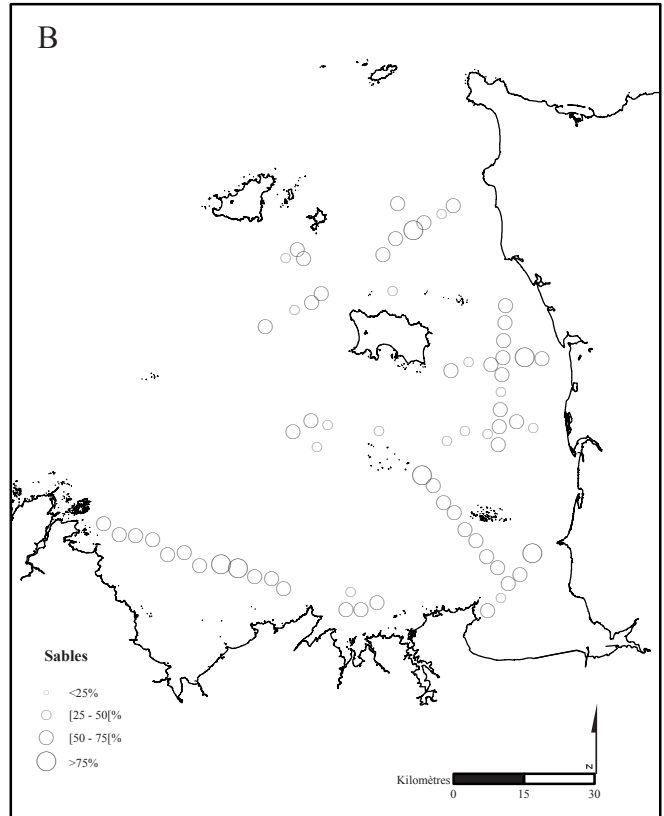
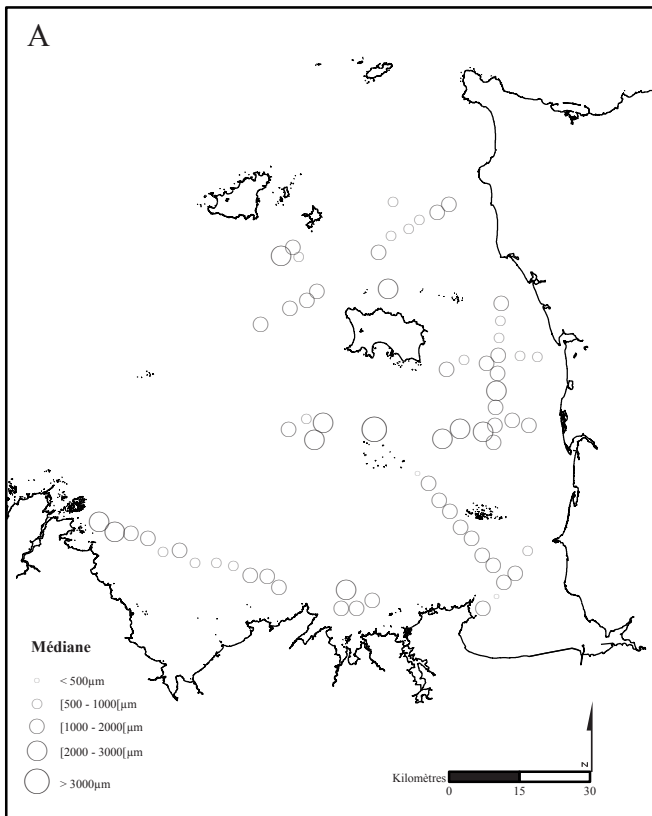


Figure I-7. Répartition spatiale des différents paramètres granulométriques: (A) la médiane, (B) les pourcentages de sables, (C) les pourcentages de graviers et enfin (D) les pourcentages de vases.

la récolte du sédiment. Le cylindre est relié par un axe central à un anneau métallique sur lequel est fixé le gréement.

A bord, un volume maximal de 30 l de sédiment a été tamisé sur une maille de 2 mm et directement trié. Dans la logique d'exploration de ces missions, les données ainsi acquises fournissent une excellente représentation qualitative de la distribution des espèces macrobenthiques du golfe normano-breton et au mieux des informations semi-quantitatives sur le niveau d'abondance des espèces les plus communes.

Eu égard aux différences de stratégie d'échantillonnage adoptée entre les deux périodes (i.e. nombre de stations, engins de prélèvement, méthode de tri), notre étude comparative n'a porté que sur les mollusques bivalves et inclut des données relatives à certaines grosses espèces d'annélides polychètes et de mollusques gastéropodes. Ce choix s'explique par le fait que (1) les bivalves sont une composante majeure du peuplement, (2) leur récolte est supposée être moins affectée par les différences d'échantillonnage que celle des petits polychètes de l'endofaune ou des crustacés de l'épifaune vagile. L'étude reposera ainsi sur une comparaison des cartes de distribution de ces quelques espèces exprimées en terme de présence/absence.

I.3. Résultats

I.3.1. Caractéristiques granulométriques des stations échantillonnées

Aux différentes stations échantillonnées, la médiane du sédiment varie fortement, entre 326,9 μm à la station Rb en baie du Mont-Saint-Michel et 3249 μm à la station Hd au nord du plateau des Minquiers (Figure I-7A). La majorité des stations possède une médiane comprise entre 1000 et 2000 μm . Les sédiments sont principalement composés de sables dont la proportion varie entre 84,3 (station Rd) et 33,3 % (station He) (Figure I-7B). Plus de 3/4 des stations (N = 53) possèdent une proportion de sables supérieure à 50 %. A l'inverse, 15 stations présentent des pourcentages de sables inférieurs à 50 %. Les graviers constituent 58,8 (station Ga) à 14,9 % (station Rd) des sédiments. Dans la majorité des stations (N = 48), les proportions de cette fraction graveleuse sont comprises entre 25 et 50 % (Figure I-7C). La teneur en vases fluctue entre un minimum de 0,83 % (stations Fa) et un maximum de 28,5 % (station Rb) (Figure I-7D) mais elle reste le plus souvent inférieure à 2,5 %. Aussi, elle est supérieure à 10 % uniquement en 2 stations (stations Rb et Lb) et comprise entre 5 et 10 % en

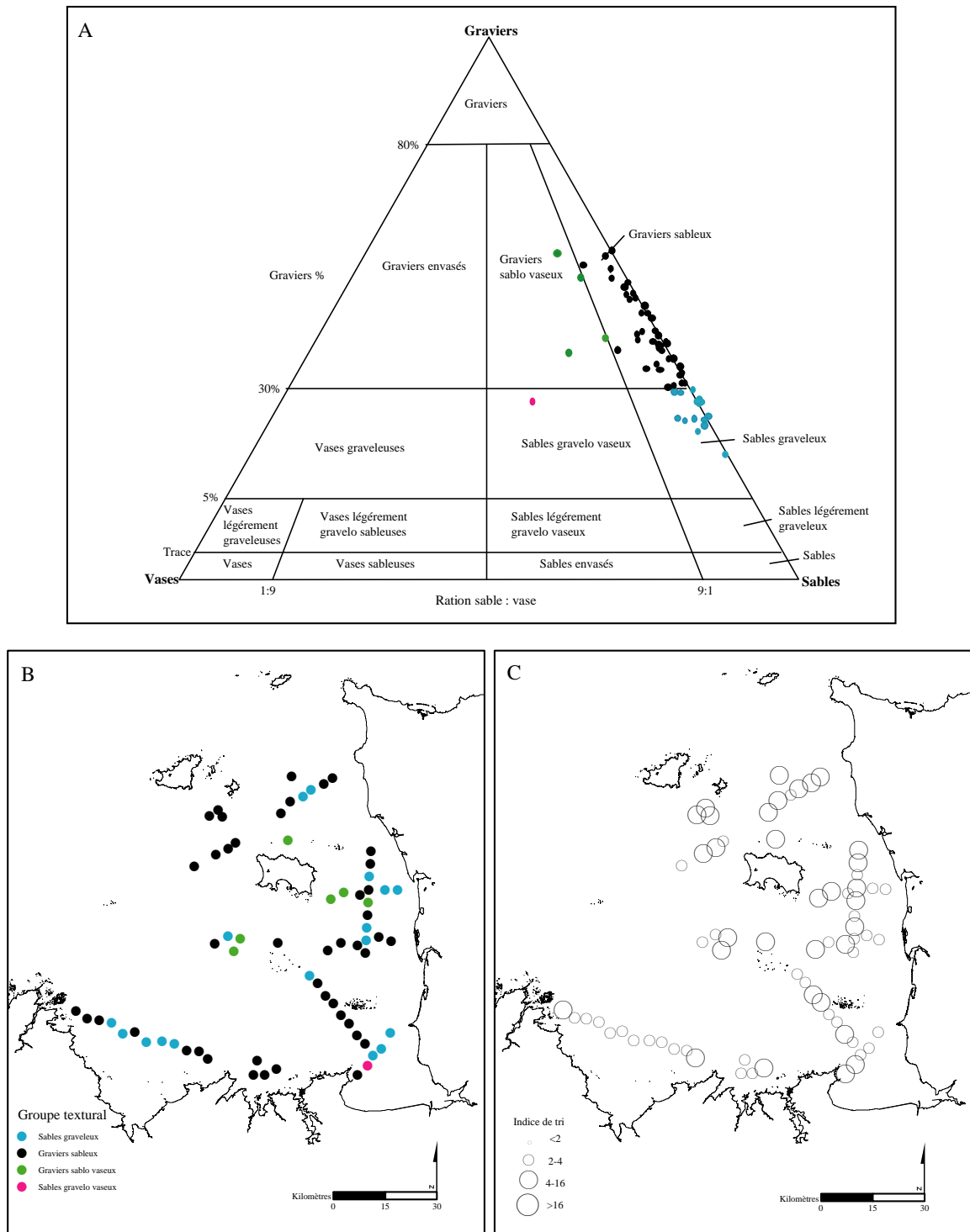


Figure I-8. Représentation graphique des stations échantillonnées lors de la mission Benthomont-I selon (A) le diagramme de Shepard réalisé sur la base de trois systèmes de coordonnées granulométriques : les graviers (> 2 mm), les sables (0,063 – 2 mm) et les vases (< 0,063 mm) ; une carte de distribution spatiale des différents groupes texturaux définis par le triangle de Shepard ; (C) une carte de distribution spatiale de l'indice de tri.

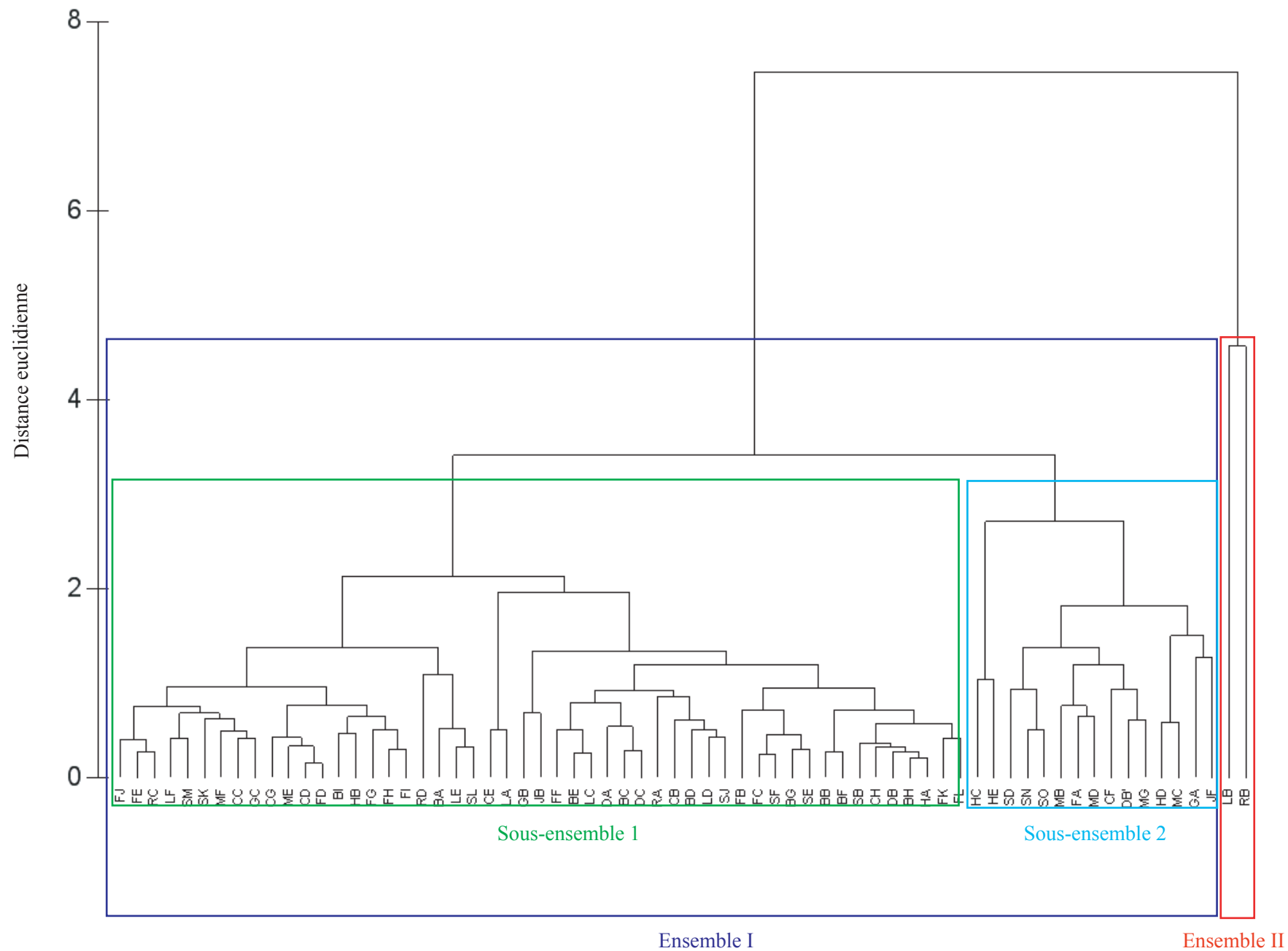


Figure I-9. Dendrogramme effectué à partir de la matrice des distances euclidiennes, calculée d'après les données granulométriques suivantes: la médiane (μm) l'indice de tri, et les pourcentages de graviers ($<2\text{mm}$), de sables ($0,063$ à 2mm) et de vases ($>0,063\text{mm}$). Deux principaux ensembles sont identifiés dont le plus important est subdivisé en deux sous-ensembles.

4 stations (stations Ce, Hc, Ba, Sl). La répartition spatiale de ces différentes fractions granulométriques n'indique aucun gradient de distribution.

En dépit de la variabilité des différentes fractions granulométriques, le diagramme triangulaire de Shepard indique une relative homogénéité des sédiments échantillonnés dans le golfe normano-breton (Figure I-8A). Ainsi, une grande majorité des stations (i.e. 44 stations) sont composées de graviers sableux retrouvés sur l'ensemble des transects prospectés (Figure I-8B). Des sédiments de type 'sables graveleux' ont été trouvés en 17 stations éparpillées dans le golfe. Six stations autour de Jersey se caractérisent par la présence de **graviers sablo-vaseux** en deux stations bien distinctes localisées au sud-est de Jersey (i.e. Lb) alors qu'une seule station à l'entrée de la baie du Mont-Saint-Michel est constituée de **sables graveleux-vaseux**. L'indice de tri du sédiment (σ) varie entre 2,13 à la station Cf et 15,3 à la station Rb, indiquant une hétérogénéité des sédiments qui sont pauvrement triés (i.e. 36 stations) à extrêmement pauvrement triés (i.e. 32 stations) (Figure I-8C).

Le dendrogramme réalisé d'après la matrice des distances euclidiennes calculées à partir des données granulométriques confirme la relative homogénéité des sédiments échantillonnés et isole deux ensembles distincts (Figure I-9) : un premier ensemble (i.e. ensemble I) constitué de la quasi-totalité des stations ($N = 66$) et un second ensemble (i.e. ensemble II) ne renfermant que deux stations (stations Rb et Lb).

En comparaison avec les stations de l'ensemble I, les stations de l'ensemble II se caractérisent par une valeur moyenne de la médiane faible de 571,6 μm et un fort taux moyen en vases excédant 22 % (Tableau I-2).

Tableau I-2. Caractéristiques moyennes des ensembles sédimentaires identifiés d'après le dendrogramme établi à partir des données granulométriques. Les écart-types sont indiqués pour les moyennes de la médiane.

Ensembles	Médiane (μm)	Graviers (%)	Sables (%)	Vases (%)
I-1	1192,6 \pm 366,5	33,7	64,8	1,5
I-2	2314,4 \pm 459,5	53,6	44,4	2,0
II	571,6 \pm 346,1	32,5	45,2	22,3

L'ensemble I se décompose en deux sous-ensembles inégaux en réponse aux proportions relatives de sables et de graviers (Tableau I-2). Le sous-ensemble **I-1** regroupe 51 stations caractérisées par un sédiment de nature plus sableuse (proportion moyenne de sables de 64,8 %) et une valeur moyenne de la médiane de 1192,6 μm . Le sous-ensemble **I-2**

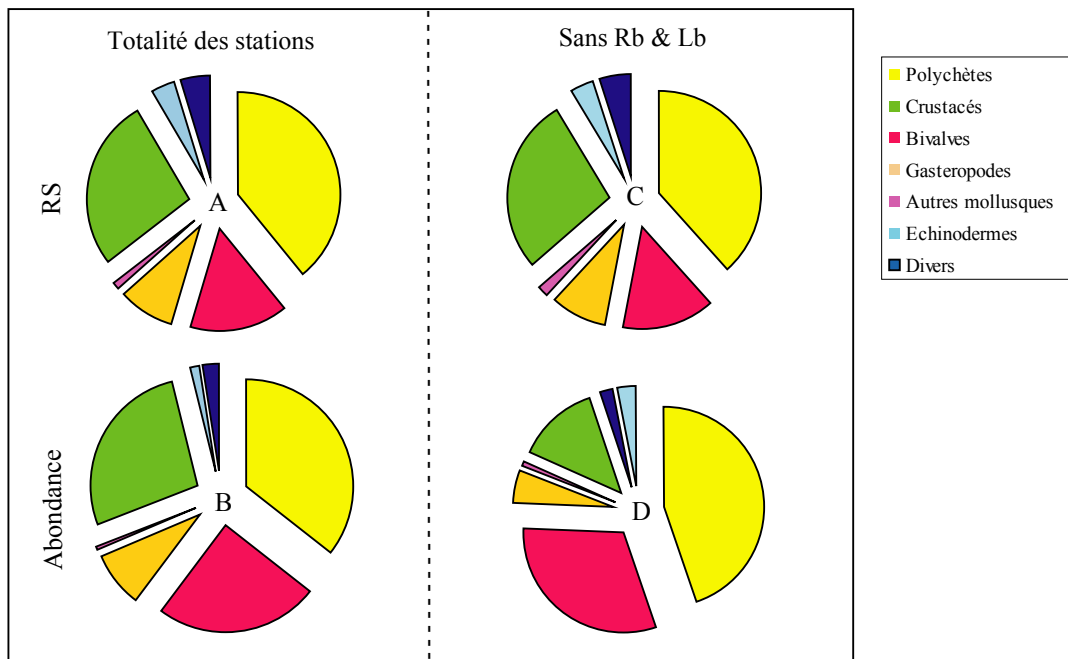


Figure I-10. Proportions des différents groupes zoologiques avec et sans les stations Rb et Lb en termes de richesse spécifique 'RS' (A, C), et d'abondances (B, D).

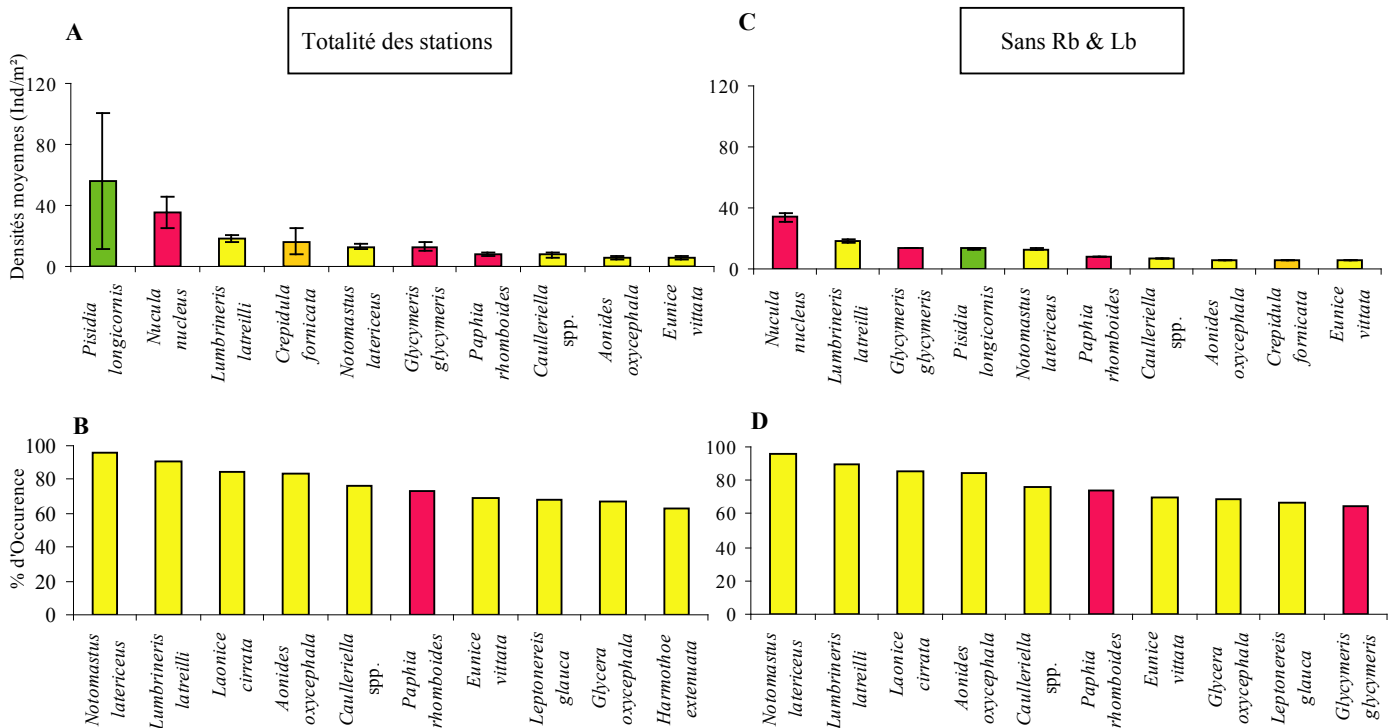


Figure I-11. Histogrammes des 10 principales espèces, avec et sans les stations Rb et Lb, classées selon leurs densités moyennes (A,C) et leurs pourcentages d'occurrence (B,D).

regroupe 15 stations dont le sédiment est plus graveleux (proportion moyenne de graviers de 53,6 %) et plus grossier (valeur moyenne de la médiane de 2314,4 μm).

Ces résultats indiquent que la quasi-totalité des stations échantillonnées sont associées à des fonds de sédiments grossiers de type graviers sableux ou sables graveleux avec une faible teneur en pélites. Ils confirment notre souci de limiter toute variabilité sédimentaire en considérant uniquement les sédiments grossiers subtidaux du Golfe et constituent un préalable indispensable à toute analyse des assemblages benthiques. Seules deux stations se distinguent de l'ensemble ; elles se caractérisent par des sédiments hétérogènes envasés.

I.3.2. Caractéristiques générales du peuplement benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton

I.3.2.1. Composition faunistique de la macrofaune benthique

Sur la base des échantillons macrobenthiques issus des 72 stations récoltées lors de la mission Benthomont-I, 19 508 individus ont été triés et identifiés, le plus souvent jusqu'au niveau spécifique. Un total de 250 taxons a été recensé (voir annexe I-2). Les annélides polychètes sont le groupe zoologique le plus diversifié (i.e. 98 espèces) et le plus abondant (i.e. 35,5% des effectifs globaux) (Figure I-10A et B). Dans une moindre mesure, les crustacés et les mollusques bivalves représentent 26,7 et 24,6 % des effectifs avec respectivement 68 et 37 espèces. En terme de richesse spécifique, les autres groupes dominants sont les gastéropodes (22 espèces), les échinodermes (9 espèces), les mollusques polyplacophores et scaphopodes (4 espèces). Les oligochètes, sipunculien, phoronidiens, plathyhelminthes et némerthes ne regroupent que 12 taxons qui représentent moins de 14 % des abondances totales.

En terme d'abondance, les fonds prospectés sont dominés par le crustacé *Pisidia longicornis*, les bivalves *Glycymeris glycymeris*, *Nucula nucleus* et *Paphia rhomboides*, le gastéropode *Crepidula fornicata* et les polychètes *Aonides oxycephala*, *Caulleriella* spp., *Eunice vittata*, *Lumbrineris latreilli* et *Notomastus latericeus* (Figure I-11A). Si les densités moyennes de *N. nucleus* et *P. longicornis* sont respectivement égales à $35,7 \pm 10,2$ et $56,3 \pm 44,4$ ind.m⁻², celles des autres huit espèces s'échelonnent entre 10 et 20 ind.m⁻². Ce classement est totalement modifié dès lors que l'on se réfère aux pourcentages d'occurrence (Figure I-11B). Ainsi, 9 des 10 espèces les plus communes sont des polychètes prélevées dans plus de 60% des stations bien que leur densités moyennes puissent être inférieures à 5 ind.m⁻²

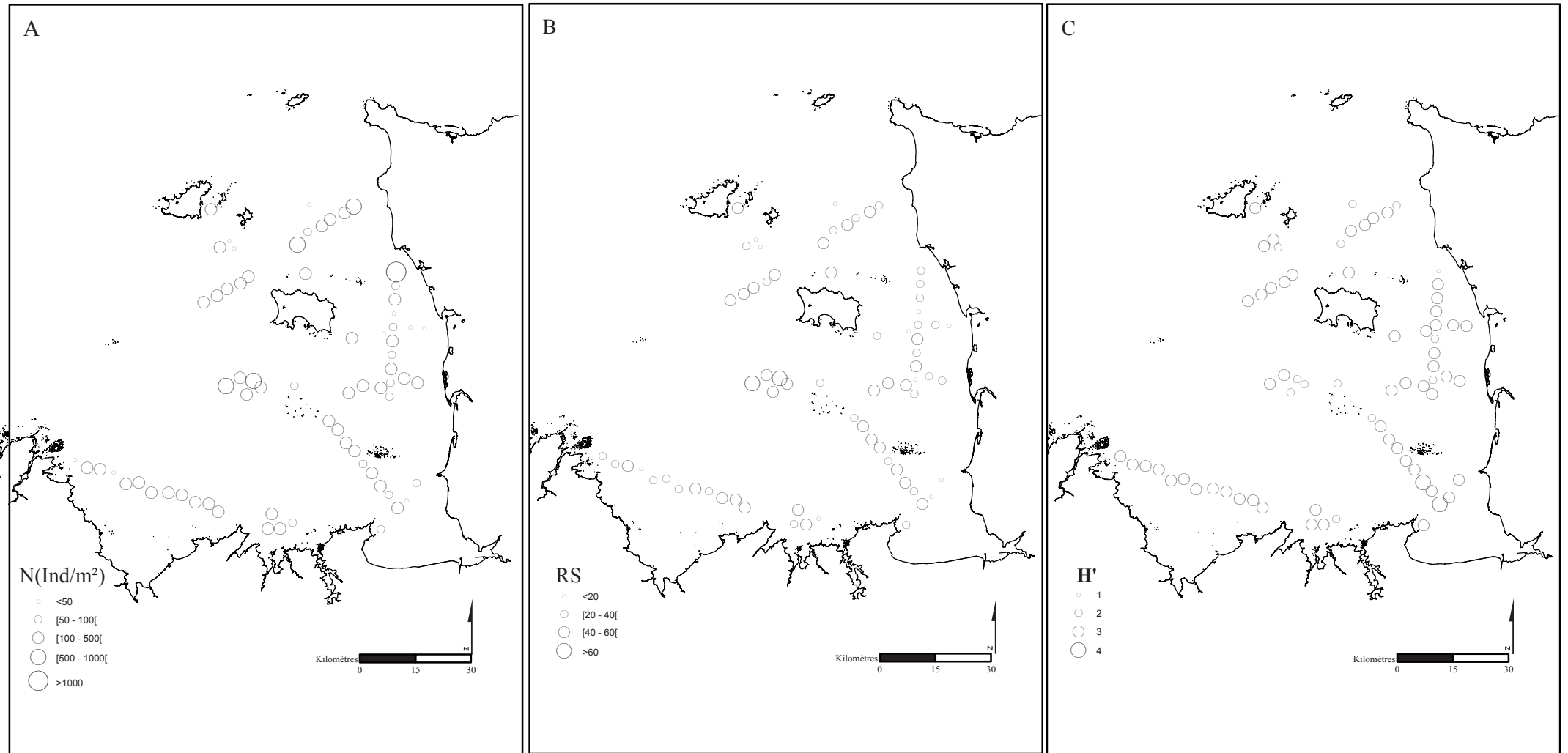


Figure I-12. Cartes de distribution spatiale des densités exprimées en individus par m^2 (A), de la richesse spécifique (B) et de la diversité H' (C) au sein du Golfe Normano-Breton.

(ex : *Glycera oxycephala*, *Harmothoe extenuata*, *Laonice cirrata* et *Leptonereis glauca*). Ces différences très marquées dès lors que l'on se penche sur les espèces *C. fornicata* et *P. longicornis* s'expliquent en grande partie par l'existence de noyaux d'abondances sur les stations Rb ($D_{C. fornicata} = 510 \text{ ind.m}^{-2}$) et/ou Lb ($D_{C. fornicata} = 277 \text{ ind.m}^{-2}$ et $D_{P. longicornis} = 3124 \text{ ind.m}^{-2}$) qui correspondent aux substrats hétérogènes envasés.

Compte tenu des objectifs de ce chapitre, à savoir appréhender au mieux l'influence des structures tourbillonnaires sur la structure des peuplements subtidiaux du golfe en évitant la superposition d'autres facteurs abiotiques ou biotiques (granulométrie, effet de *Crepidula*), les stations Rb et Lb ont donc été exclues pour la suite des analyses. Cette exclusion a pour conséquences d'éliminer 5 espèces de la matrice de données (*Abra alba*, *Capitella capitata*, *Cirriiformia* sp., *Euclymene orstedii* et *Eunereis longissima*) avec des modifications plus ou moins marquées sur la contribution relatives des groupes zoologiques en matière de richesse spécifique et d'abondance (Fig. I-10C et D). Les analyses ont donc été réalisées sur une matrice espèces-stations renfermant 245 espèces et 70 stations.

I.3.2.2. Distribution spatiale des densités et de la diversité

Bien que les distributions spatiales des densités, de la richesse spécifique ou de l'indice de diversité de Shannon soient très hétérogènes au sein des 11 transects échantillonnés (Figure I-12A), elles ne semblent pas correspondre à un gradient particulier.

Les densités moyennes par station varient entre un maximum de 1010 ind.m^{-2} à la station Ca, située au sud du Cap de Carteret, et un minimum de 22 ind.m^{-2} à la station Jb localisée à l'est de Guernesey, la densité moyenne sur l'ensemble des stations étant égale à $212 \pm 23 \text{ ind.m}^{-2}$. Ces densités sont significativement et positivement corrélées avec la teneur en vases, la teneur en graviers et la médiane du sédiment, et négativement corrélées avec la teneur en sables (Tableau I-3). Au regard des fortes corrélations, positives ou négatives, entre les variables granulométriques, ces résultats traduisent une tendance à de plus fortes densités dans les sédiments graveleux mélangés à des particules fines plutôt que dans les sédiments majoritairement sableux. Toutefois, les densités moyennes associées aux sables graveleux et graviers sableux ne sont pas significativement différentes (Figure I-13A) (test U de Mann-Whitney, $z = -1,383$, $p = 0,167$).

La richesse spécifique fluctue entre 74 espèces à la station Ha au nord ouest des Minquiers et 12 espèces à la station Jb au nord de Jersey (Figure I-12B). La richesse spécifique moyenne est de $36 \pm 1,6$ espèces. Fortement corrélée positivement à la densité, la

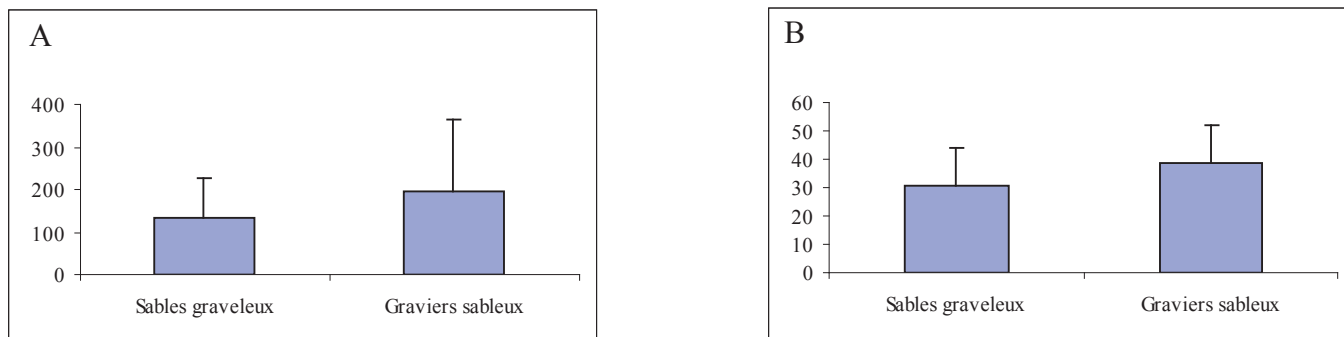


Figure I-13. Répartition des moyennes d'abondance (A) et de la richesse spécifique (B) au sein des graviers sableux et des sables graveleux.

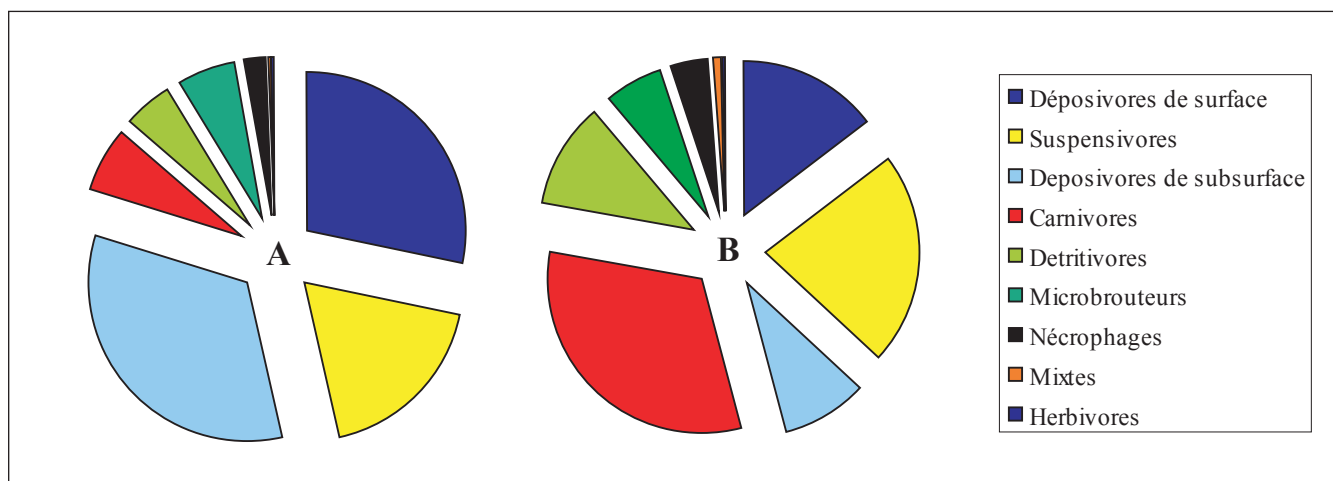


Figure I-14. Proportions des groupes trophiques en termes (A) d'abondances moyennes (ind.m⁻²) et (B) de richesse spécifique.

richesse spécifique est aussi corrélée significativement aux variables granulométriques (Tableau I-3). Cependant, le nombre moyen d'espèces ne diffère pas significativement entre les sables graveleux et les graviers sableux (Figure I-13B) (test U de Mann-Whitney, $z = -1,673$, $p = 0,094$).

L'indice de diversité de Shannon fluctue entre un maximum de 3,6 à la station Bi à l'entrée de la baie du Mont-Saint-Michel et, un minimum de 1,3 à la station Ca au sud de Barneville-Carteret, pour une valeur moyenne de $2,8 \pm 0,05$ (Figure I-12C). Cet indice de diversité n'est significativement corrélé qu'à la richesse spécifique.

Tableau I-3. Matrice des coefficients de corrélation du rang de Spearman entre les variables biologiques (richesse spécifique, abondance, indice de diversité de Shannon H') et les variables granulométriques (médiane, indice de tri, proportions de graviers, de sables et de vases). Les valeurs en rouges indiquent une valeur significative au seuil $\alpha=0,05$.

	RS	Abondance	H	Médiane	Indice de tri	Graviers	Sables	Vases
RS	1,000	0,857	0,548	0,335	0,107	0,253	-0,286	0,456
Abondance	0,857	1,000	0,204	0,348	0,236	0,314	-0,360	0,448
H	0,548	0,204	1,000	0,217	-0,198	0,132	-0,124	0,121
Médiane	0,335	0,348	0,217	1,000	0,259	0,905	-0,891	0,037
Indice de tri	0,107	0,236	-0,198	0,259	1,000	0,461	-0,492	0,119
Graviers	0,253	0,314	0,132	0,905	0,461	1,000	-0,991	0,002
Sables	-0,286	-0,360	-0,124	-0,891	-0,492	-0,991	1,000	-0,099
Vases	0,456	0,448	0,121	0,037	0,119	0,002	-0,099	1,000

I.3.2.3. Groupes trophiques

Du point de vue de son organisation trophique, le peuplement des sédiments grossiers à *G. glycymeris* du golfe normano-breton est numériquement dominé par les déposivores de subsurface puis de surface et par les suspensivores qui représentent respectivement 33,2, 28,4 et 18,0 % des effectifs totaux (Figure I-14A). Ce résultat s'explique aisément par la présence parmi les espèces les plus abondantes du peuplement des polychètes déposivores de subsurface *Lumbrineris latreilli* et *Notomastus latericeus*, du bivalve déposivore de surface *Nucula nucleus*, ainsi que des bivalves suspensivores *Glycymeris glycymeris* et *Paphia rhomboides*. Les carnivores, les détritivores et les brouteurs sont peu abondants et représentent chacun moins de 10 % des effectifs.

En terme de richesse spécifique, le peuplement est largement dominé par les carnivores qui regroupent 32 % des espèces échantillonnées (Figure I-14B). Les suspensivores et dans

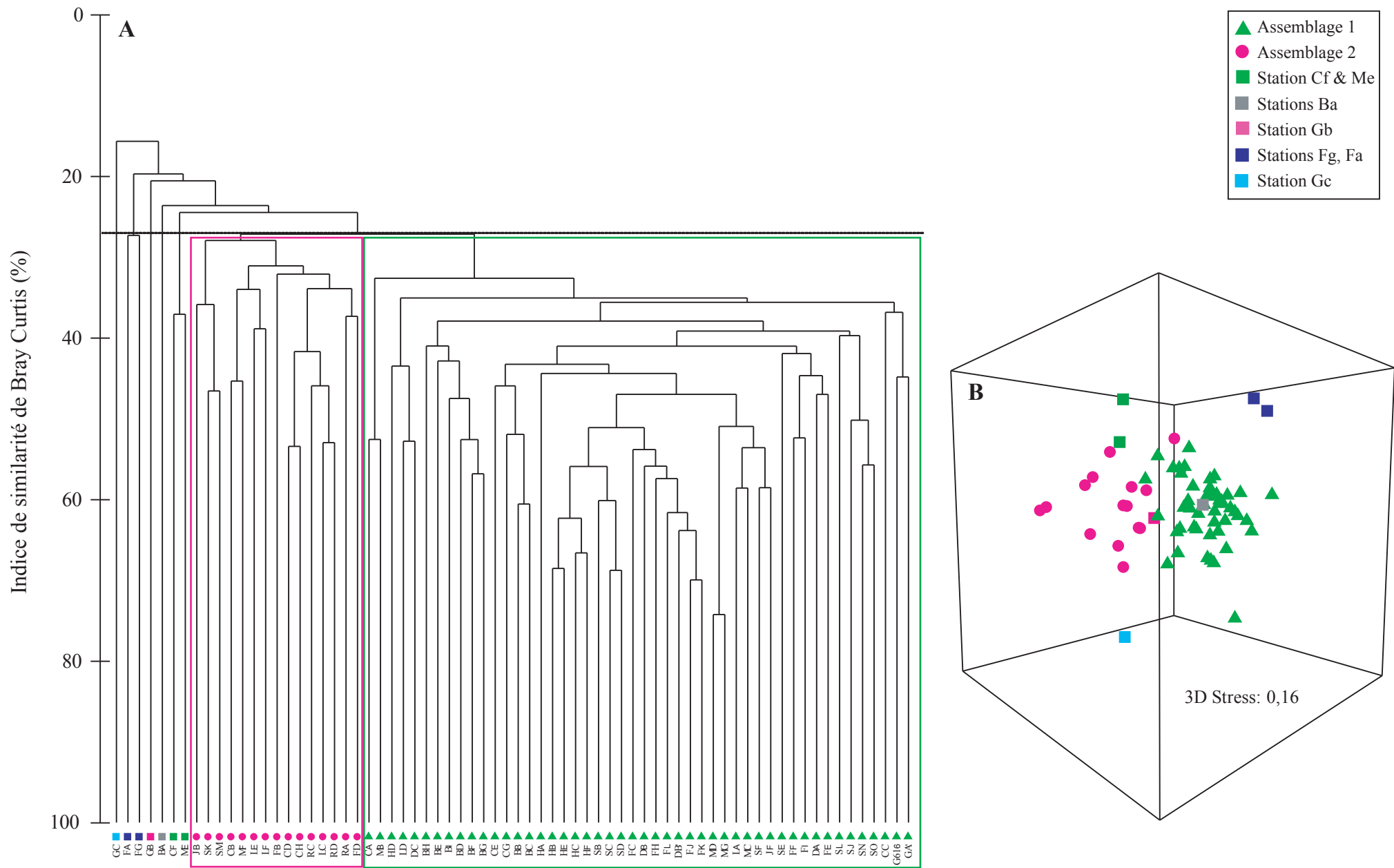


Figure I-15. Représentation (A) du dendrogramme effectué à partir de l'indice de similarité de Bray-Curtis, et (B) du MDS, sur l'ensemble de la macrofaune benthique du golfe Normand-Breton. Données transformées en $\log(x+1)$. Deux principaux assemblages faunistiques ont été identifiés, ainsi que cinq petits groupes de stations.

Tableau I-4. Classement des 5 espèces dominantes en termes d'abondance moyenne (Xmoy) et de pourcentage IndVal. Description des caractéristiques biotiques des divers ensembles à travers: l'abondance moyenne (Ind.m²), la richesse spécifique moyenne (RS moy), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'abondance totale au sein des 70 stations échantillonnées lors de la mission "Benthomont-I". Pour chaque paramètre, l'erreur type est calculée.

Caractéristiques biotiques	Genre & espèce	Xmoy	ET	IndVal (%)	
				Genre & espèce	Contribution
<u>Assemblage 1</u>					
N = 48 Xmoy = 278,0 (± 28,6) ind.m ⁻² Rsmoy = 43,0 (± 1,5) H' = 2,80 (± 0,06)	<i>Nucula nucleus</i>	47,4	14,3	<i>Galathea intermedia</i>	75,5
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	25,6	3,0	<i>Lumbrineris latreilli</i>	64,06
	<i>Pisidia longicornis</i>	19,0	15,1	<i>Maera othonis</i>	58,45
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	17,9	3,5	<i>Laonica cirrata</i>	58,25
	<i>Notomastus latericeus</i>	17,1	2,0	<i>Caulleriela</i> sp.	56,69
<u>Assemblage 2</u>					
N = 15 Xmoy = 64,1 (± 8,4) ind.m ⁻² Rsmoy = 22,7 (± 1,8) H'moy = 2,76 (± 0,06)	<i>Notomastus latericeus</i>	5,3	1,2	<i>Ensis ensis</i>	28,25
	<i>Aonides oxycephala</i>	3,7	1,1	<i>Polycirrus</i> sp.	25,79
	<i>Leptonereis glauca</i>	3,2	0,8	<i>Eurydice pulchra</i>	21,4
	<i>Glycera oxycephala</i>	3,1	0,8	<i>Ampelisca typica</i>	19,77
	<i>Harmothoe extenuata</i>	3,1	1,4	<i>Plathyhelminthes</i>	13,76
<u>Stations Cf & Me</u>					
N = 2 Xmoy = 65,5 (± 0,5) ind.m ⁻² RS = 22 (± 4) H' = 2,55 (± 0,26)	<i>Glycymeris glycymeris</i>	15,0	7,0	<i>Goodalia triangularis</i>	93,21
	<i>Goodallia triangularis</i>	9,5	6,5		
	<i>Leptonereis glauca</i>	4,0	4,0		
	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	4,0	4,0		
	<i>Syllis cornuta</i>	4,0	3,0		
<u>Station Ba</u>					
N = 1 Abondance = 141 ind.m ⁻² RS = 23 H' = 1,71	<i>Nucula nucleus</i>	89,3		<i>Lucinoma borealis</i>	100
	<i>Paphia rhomboides</i>	9,3		<i>Eurynome aspera</i>	92,76
	<i>Leptochiton</i> sp.	5,3		<i>Phoronis</i> sp.	92,74
	<i>Buccinum undatum</i>	4,0		<i>Buccinum undatum</i>	76,54
	<i>Calyptrea chinensis</i>	4,0		<i>Sthenelais boa</i>	74,96
<u>Station Gb</u>					
N = 1 Abondance = 38 ind.m ⁻² RS = 20 H' = 2,83	<i>Glycera oxycephala</i>	5,0		<i>Stylaroides</i> sp1.	100
	<i>Leptonereis glauca</i>	5,0		<i>Stylaroides</i> sp2.	100
	<i>Notomastus latericeus</i>	3,0		<i>Siphonoecetes kroyeranus</i>	100
	<i>Chone dumeri</i>	2,0		<i>Amphitholina cuniculus</i>	97,96
	<i>Euphrosine foliosa</i>	2,0		<i>Nephtys caeca</i>	85,52
<u>Station Fa & Fg</u>					
N = 2 Xmoy = 93,5 (± 45,5) ind.m ⁻² Rsmoy = 28 (± 7) H' = 2,67 (± 0,08)	<i>Glycymeris glycymeris</i>	19,0	19,0	<i>Glycera alba</i>	96
	<i>Lumbrineriopsis paradoxa</i>	15,5	13,5	<i>Harmothoe impar</i>	94,74
	<i>Paphia rhomboides</i>	9,0	9,0	<i>Eumida sanguinea</i>	94,49
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	6,5	3,5	<i>Glycera gigantea</i>	94,12
	<i>Amphicteis gunneri</i>	3,5	0,5	<i>Ampharete acutifrons</i>	88,89
<u>Station Gc</u>					
N = 1 Abondance = 25 ind.m ⁻² RS = 13 H' = 2,07	<i>Notomastus latericeus</i>	10,0		<i>Thia scutellata</i>	97,96
	<i>Pista cristata</i>	4,0		<i>Capsella variegata</i>	88,24
	<i>Laonice cirrata</i>	1,0		<i>Striarca lactea</i>	78,03
	<i>Scalibregma inflatum</i>	1,0		<i>Gari depressa</i>	77,42
	<i>Pherusa eruca</i>	1,0		<i>Venus verrucosa</i>	66,67

* Les espèces ayant une valeur IndVal inférieur à 60% au sein des groupes comprenant une ou deux stations n'ont pas été rajoutées.

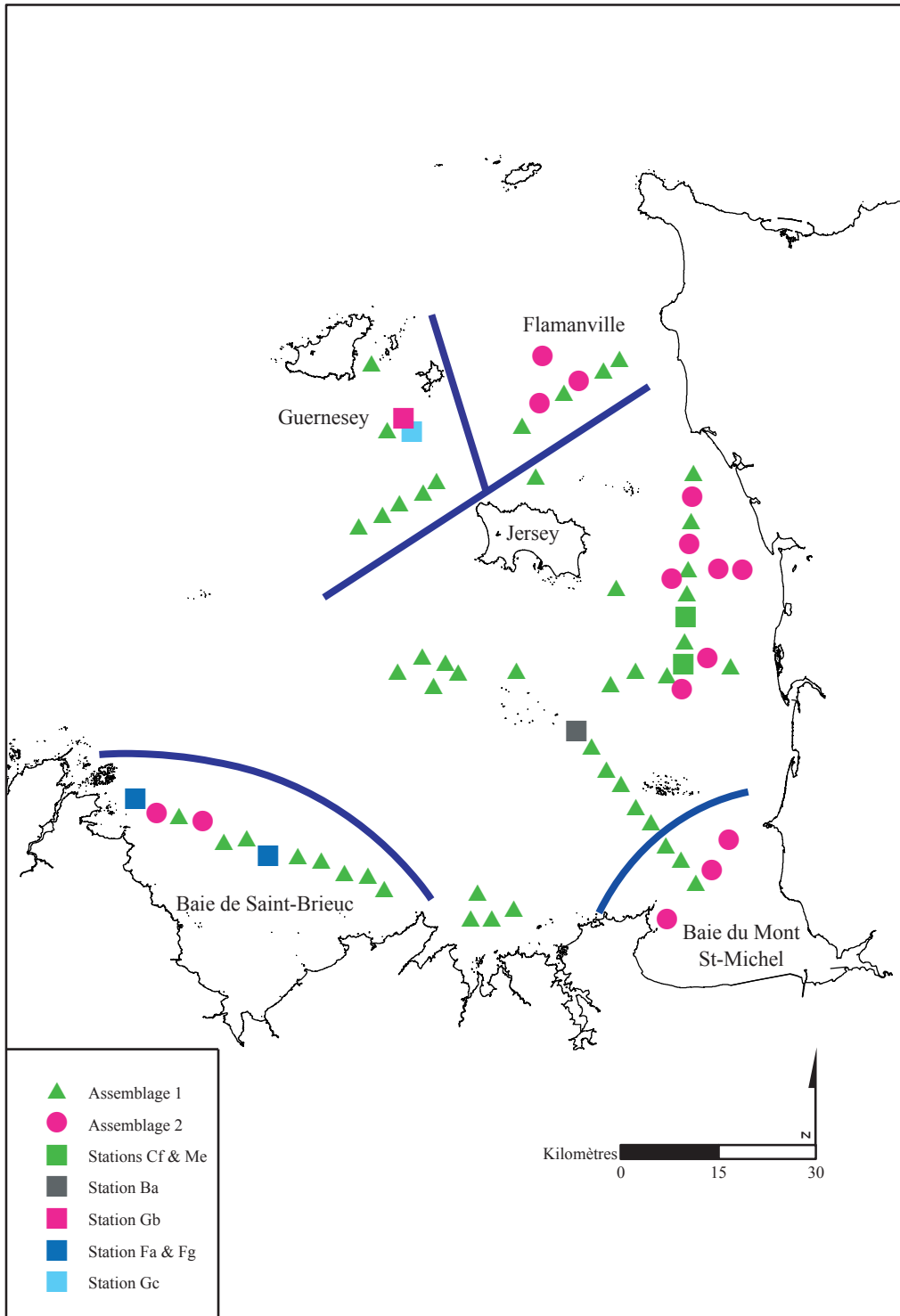


Figure I-16. Carte de distribution des assemblages faunistiques définis selon le dendrogramme, en fonction des cinq structures tourbillonnaires du golfe normano-breton.

une moindre mesure les dépositives de subsurface sont les deux autres groupes trophiques importants en nombre d'espèces avec respectivement 22,1 et 14,7 % des espèces. Bien qu'ils regroupent le plus grand nombre d'espèces (N = 78), les carnivores ne représentent que 6,7% des effectifs totaux avec principalement les polychètes *Eunice vittata* et *Harmothoe extenuata*.

I.3.3. Structure du peuplement benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton

I.3.3.1. Description des différents assemblages macrobenthiques

Le dendrogramme construit à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis entre stations fait apparaître deux principaux assemblages faunistiques au sein du peuplement benthique des sédiments grossiers à *G. glycymeris* qui se différencient à un niveau de similarité de 27 % (Figure I-15A). L'assemblage « 1 » est composé de 48 stations alors que le second comprend 15 stations. Les cinq autres 'groupes' faunistiques identifiés incluent seulement une ou deux stations. Le MDS tridimensionnel, dont la valeur de stress de 0,16 indique une bonne représentation graphique des similarités inter-stations, illustre bien le regroupement des stations en deux grands ensembles majeurs (Figure I-15B).

Une description synthétique de chacun de ces assemblages est fournie dans le Tableau I-4 alors que leur distribution spatiale est représentée sur la Figure I-16.

L'assemblage « 1 », constitué du plus grand nombre de stations, recouvre la totalité de la région du golfe normano-breton (Figure I-16). Il est caractérisé par des densités ($278,0 \pm 28,6 \text{ ind.m}^{-2}$) et richesses spécifiques moyennes ($43,0 \pm 1,5$ espèces) plus élevées que dans l'assemblage « 2 ». A l'inverse, l'indice de diversité de Shannon moyen (i.e. $2,8 \pm 0,06$) est équivalent dans les deux assemblages. Les cinq espèces les plus abondantes de l'assemblage « 1 » sont, par ordre d'importance, le bivalve *N. nucleus* ($47,4 \pm 14,3 \text{ ind.m}^{-2}$), le polychète *L. latreilli* ($25,6 \pm 3,0 \text{ ind.m}^{-2}$), le crustacé *P. longicornis* ($19,0 \pm 15,1 \text{ ind.m}^{-2}$), le bivalve *G. glycymeris* ($17,9 \pm 3,5 \text{ ind.m}^{-2}$) et le polychète *N. latericeus* ($17,1 \pm 2,0 \text{ ind.m}^{-2}$). Ces données sont néanmoins peu informatives pour discriminer l'assemblage « 1 » du reste des stations échantillonnées. Ainsi, parmi ces cinq espèces, seule *L. latreilli* se définit comme une espèce indicatrice avec une valeur moyenne de l'indice IndVal égale à 64,06 %. Les autres 'taxons indicateurs', dont les valeurs de l'indice IndVal sont comprises entre 56 et 75 %, sont les crustacés *Galathea intermedia* et *Maera othonis* et les polychètes *Laonice cirrata* et

Caulleriella spp. Il s'agit d'espèces possédant une fidélité comprise entre 60 et 100 % et une spécificité variant entre 59 et 97 %.

L'assemblage « 2 » est constitué uniquement de 15 stations situées préférentiellement à proximité des côtes, le long de la côte ouest du Cotentin, de Flamanville à Granville, et au nord-ouest de la baie de Saint-Brieuc (Figure I-16). Les densités moyennes de cet assemblage sont inférieures d'un facteur 4 à celles de l'assemblage « 1 » alors que la richesse spécifique moyenne est inférieure d'un facteur 2. Les cinq espèces les plus abondantes de cet assemblage, présentes à de faibles densités (i.e. $< 5,5 \text{ ind.m}^{-2}$), sont les polychètes *N. latericeus*, *Aonides oxycephala*, *Leptonereis glauca*, *Glycera oxycephala* et *Harmothoe extenuata*. Par ailleurs, aucune espèce n'est véritablement indicatrice de cet assemblage car les valeurs maximales de l'indice IndVal n'excèdent pas 30 % et correspondent au bivalve *Ensis ensis* ainsi qu'au polychète *Polycirrus* sp. et à l'isopode *Eurydice pulchra*. La comparaison de la composition faunistique générale des deux principaux assemblages indique que l'assemblage « 2 » n'est constitué que de 106 espèces, dont 9 sont exclusives, alors que l'assemblage « 1 » à *L. latreilli* inclue 229 espèces, dont 123 lui sont propres. L'assemblage « 2 » apparaît donc comme un faciès d'appauvrissement de l'assemblage « 1 ».

Les cinq autres 'groupes' faunistiques restants, composés d'une ou deux stations, sont répartis de manière très éparse au sein du golfe (Figure I-16). Deux 'groupes' comprenant chacun deux stations, « **Cf-Me** » et « **Fa-Fg** », sont respectivement présents le long de la côte ouest du Cotentin et en baie de Saint-Brieuc ; les groupes « **Ba** », « **Gb** » et « **Gc** » correspondent à des stations uniques, localisées à proximité du plateau des Minquiers et au sud de Guernesey. Ces différents groupes présentent des densités moyennes assez faibles, comprises entre 25 et 141 ind.m^{-2} , et des richesses spécifiques qui n'excèdent pas 28 espèces par station. L'individualisation de ces différents groupes s'explique par (1) la présence exclusive de quelques espèces rares en une ou deux stations, (2) la présence locale de fortes abondances d'espèces à distribution plus large et (3) une richesse spécifique peu élevée qui se traduit par l'absence ou de faibles densités d'espèces communes. Le groupe de stations « **Cf-Me** » s'individualise en grande partie en raison de la présence quasi-exclusive dans ces deux stations du bivalve *Goodalia triangularis*. En baie de Saint-Brieuc, le groupe composé des stations « **Fa-Fg** » se caractérise par la présence des polychètes *Glycera alba*, *Harmothoe impar*, *Eumida sanguinea*, *Glycera gigantea* et *Ampharete acutifrons*. La station « **Ba** » se démarque des autres par la présence exclusive du bivalve *Lucinoma borealis* et les fortes densités locales du bivalve *Nucula nucleus*. Les deux stations localisées à proximité de

Guernesey se distinguent par leurs très faibles densités moyennes. D'autre part, trois espèces sont exclusives de la station « **Gb** » : les polychètes *Stylarioides* sp1 et *Stylarioides* sp2 et l'amphipode *Siphonoecetes kroyeranus*.

Cette analyse met ainsi en avant une relative homogénéité de la composition faunistique du peuplement des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* qui se scinde en deux assemblages majeurs. L'assemblage « **1** » se définit comme le faciès type du peuplement des sables grossiers à *G. glycymeris* avec des densités moyennes et une richesse spécifique élevée alors que l'assemblage « **2** » correspond plutôt à un faciès d'appauvrissement vraisemblablement lié à une certaine instabilité sédimentaire (Retière com. Pers.). Les 'groupes' composés d'une ou deux stations sont anecdotiques et peu informatifs en terme de structuration spatiale du peuplement.

L'analyse BioEnv réalisée entre la matrice de données faunistiques et la matrice des données environnementales indique une absence de corrélation significative entre les patrons de distribution des assemblages macrobenthiques et les paramètres sédimentaires (i.e. pourcentages de sables, graviers et vases ainsi que l'indice de tri et la médiane) ($\rho = 0,032$; $p = 0,63$). *Elle corrobore a posteriori la stratégie d'échantillonnage qui visait à s'affranchir d'un éventuel effet du sédiment sur la distribution de la macrofaune.*

I.3.3.2. Effet des tourbillons sur la structure du peuplement

Afin de rechercher un éventuel effet des structures tourbillonnaires du golfe normano-breton sur la structure du peuplement de sédiments grossiers, seules les 48 stations se rapportant au faciès type du peuplement (assemblage « **1** ») ont été prises en considération. Ce choix permet de limiter au maximum toute interférence avec d'autres paramètres environnementaux pouvant être à l'origine du faciès d'appauvrissement. Les stations ont été réparties dans les cinq principaux tourbillons du golfe tel que définis dans le Tableau I-1 : le tourbillon de Flamanville (N = 4), le tourbillon de Guernesey (N = 7), le tourbillon de Jersey (N = 26), le tourbillon de la baie de Saint-Brieuc (N = 8) et enfin le tourbillon de la baie du Mont-Saint-Michel (N = 3). Les caractéristiques biologiques de chacune de ces zones sont présentées dans le tableau I-5. Les densités, les richesses spécifiques et les indices de diversité moyens sont très proches entre zones et ne sont pas significativement différents (test de Kruskal & Wallis ; $p > 0,05$). De plus, les espèces dominantes sont souvent très similaires entre les tourbillons : si l'on se focalise sur les 5 espèces les plus abondantes par tourbillon,

Tableau I-5. Caractéristiques biotiques des cinq principaux tourbillons au sein de l'assemblage type de sédiments grossiers. Description de valeurs moyennes de l'abondance, de la richesse spécifique et de l'indice de diversité H', avec leur erreurs types (ET). Classification des 5 espèces les plus abondantes et les plus discriminantes selon IndVal (i.e. valeur > 60%).

	<i>Genre & espèce</i>	Xmoy	ET	IndVal	Contribution
Tourbillon de Flamanville					
N=4 X moy=72,2 (± 4,4) ind.m ⁻² RSmoy=46,2 (± 4,03) H'moy=3,65 (± 0,07)	<i>Nucula nucleus</i>	266,9	79,3	<i>Nucula nucleus</i>	78,5
	<i>Timoclea ovata</i>	32,2	11,4	<i>Calyptra chinensis</i>	76,9
	<i>Notomastus latericeus</i>	26,3	7,7	<i>Arcopagia crassa</i>	72,8
	<i>Paphia rhomboides</i>	25,3	7,9	<i>Timoclea ovata</i>	68,6
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	23,3	13,8		
Tourbillon de Guernesey					
N=7 X moy=59,6 (± 5,01) ind.m ⁻² RSmoy=39,8 (± 3,82) H'moy=3,5 (± 0,1)	<i>Notomastus latericeus</i>	31,6	6,8		
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	30,2	10,2		
	<i>Nucula nucleus</i>	27,0	10,9		
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	25,5	2,7		
	<i>Timoclea ovata</i>	13,2	4,9		
Tourbillon de Jersey					
N=26 X moy=58,1 (± 3,67) ind.m ⁻² RSmoy=43,3 (± 2,41) H'moy=3,6 (± 0,06)	<i>Nucula nucleus</i>	36,0	10,8		
	<i>Pisidia longicornis</i>	32,4	23,3		
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	25,3	3,5		
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	15,7	4,2		
	<i>Notomastus latericeus</i>	15,3	1,7		
Tourbillon de la Baie du Mont-Saint-Michel					
N=3 X moy=54,7 (± 10,4) ind.m ⁻² RSmoy=42,7 (± 5,6) H'moy=3,6 (± 0,14)	<i>Notomastus latericeus</i>	10,3	1,0	<i>Cerianthus lloydii</i>	100,0
	<i>Laonice cirrata</i>	10,0	3,5	<i>Leptocheirus hirsutimanus</i>	86,1
	<i>Lumbrineris latreilli</i>	9,3	1,4	<i>Eupolymnia nebulosa</i>	61,0
	<i>Pisidia longicornis</i>	6,3	2,2		
	<i>Leptonereis glauca</i>	5,7	1,0		
Tourbillon de la baie de Saint-Brieuc					
N=8 X moy=57,4 (± 4,10) ind.m ⁻² RSmoy=43 (± 2,55) H'moy=3,6 (± 0,05)	<i>Lumbrineris latreilli</i>	33,9	6,9		
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	28,1	5,6		
	<i>Paphia rhomboides</i>	17,0	2,1		
	<i>Nucula nucleus</i>	10,3	3,1		
	<i>Eunice vittata</i>	9,9	3,1		

* Les espèces ayant une valeur IndVal inférieur à 60% au sein des groupes comprenant une ou deux stations n'ont pas été rajoutées.

Tableau I-6. Valeurs de la statistique R fournies par l'ANOSIM lors de la comparaison de la structure des communautés macrobenthiques entre les cinq structures tourbillonnaires prises deux à deux. Les valeurs de la probabilité associées au test sont fournies entre parenthèses. Les valeurs R significatives au seuil de 5% sont indiquées en rouge, et celles au seuil de 1% sont indiquées en bleu.

Tourbillons	Flamanville	Guernesey	Jersey	Baie du Mont Saint-Michel	Baie de Saint-Brieuc
Flamanville					
Guernesey	0,209 (0,085)				
Jersey	0,307 (0,048)	0,114 (0,018)			
Baie du Mont Saint-Michel	0,963 (0,029)	0,698 (0,008)	0,234 (0,012)		
Baie de Saint-Brieuc	0,693 (0,002)	0,360 (0,000)	(-0,041) (0,062)	0,89 (0,006)	

nous retrouvons (i) *L. Latreilli* (5 zones), (ii) *N. nucleus* et *N. latericeus* (4 zones), (iii) *G. glycymeris* (3 zones), (iv) *T. ovata*, *P. rhomboides* et *P. longicornis* (2 zones) et (v) *L. cirrata*, *L. glauca* et *E. vittata* (1 zone). Pour les espèces dominant plusieurs tourbillons, seul le rang occupé par l'espèce diffère entre les structures tourbillonnaires. A titre d'exemple, *N. latericeus* est l'espèce la plus abondante des tourbillons de Guernesey et de la Baie du Mont-Saint-Michel alors qu'elle occupe la 3^{ème} place dans le tourbillon de Flamanville et la 5^{ème} place dans le tourbillon de Jersey (Tableau I-5).

En dépit de cette relative homogénéité, les résultats issus de l'analyse des similarités mettent en avant une différence significative dans la structure du peuplement macrobenthique entre les tourbillons à l'échelle de l'ensemble du golfe (ANOSIM : $R = 0,166$, $p < 0,05$). Les analyses réalisées dans un second temps entre les tourbillons pris deux à deux suggèrent que les différences correspondent à un gradient nord-sud (Tableau I-6). Ainsi, les deux tourbillons du nord du golfe normano-breton, les tourbillons de Guernesey et de Flamanville, sont significativement différents des tourbillons du sud du golfe, i.e. dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel, au seuil de 5 %. Le tourbillon de Jersey, au centre de la zone d'étude, diffère significativement de celui de Flamanville mais pas de celui de Guernesey. Enfin, le long d'un axe est-ouest, il existe des différences significatives entre les baies de Saint-Brieuc et du Mont-Saint-Michel.

La répétition de tests de comparaison deux à deux tend à augmenter le risque d'erreur de type 1 et peut ainsi conduire à la formulation de conclusions incorrectes. Pour pallier cette lacune et avoir une approche plus conservative, les tests ont été répétés pour un seuil de 1 % (Tableau I-6). Ils confirment alors les résultats précédents même si, à un tel seuil, il n'existe plus de différences significatives entre le tourbillon de Flamanville et ceux de la baie du Mont-Saint-Michel et de Jersey.

L'indice IndVal calculé pour chacun des tourbillons ne permet pas de dégager d'espèces indicatrices propres à chaque structure tourbillonnaire dès lors que nous fixons arbitrairement une valeur seuil de l'indice à 60 % (Tableau I-6). Ainsi, il n'existe aucune espèce indicatrice pour les tourbillons de Guernesey, de Jersey ou de la Baie de Saint-Brieuc. Pour la Baie du Mont-Saint-Michel, les 3 espèces indicatrices identifiées (i.e. le cnidaire *Cerianthus lloydii*, l'amphipode *Leptocheirus pilosus* et la polychète *Eupolyornia nebulosa*) sont des espèces plutôt anecdotiques présentes en faibles abondances dans la baie. Seul le tourbillon de Flamanville peut être différencié du reste du golfe en raison de 4 espèces indicatrices de mollusques (i.e. *N. nucleus*, *Calyptrea chinensis*, *Arcopagia crassa* et *Timoclea ovata*). Si

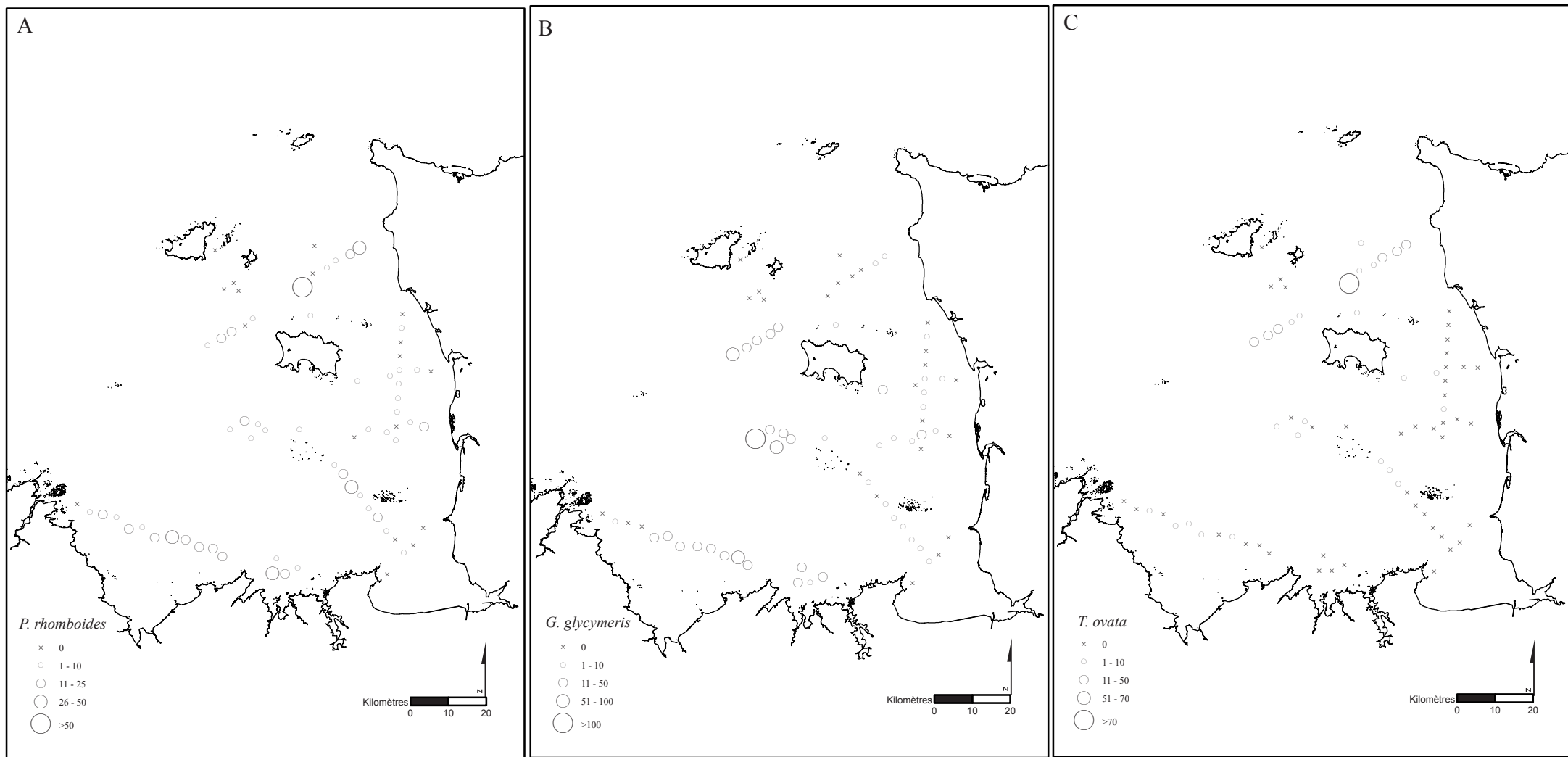


Figure I-17. Cartes de répartition spatiales en densités (Ind/m²) des trois populations de mollusques bivalves *P. rhomboides* (A), *G. glycymeris* (B) et (C) *T. ovata*, au sein du golfe Normano-Breton

ces espèces sont communes à l'échelle du golfe, elles présentent des densités remarquables dans la structure tourbillonnaire présente au large de Flamanville.

I.3.4. Etude démographique des populations des trois principales espèces de bivalves des sédiments grossiers du golfe normano-breton

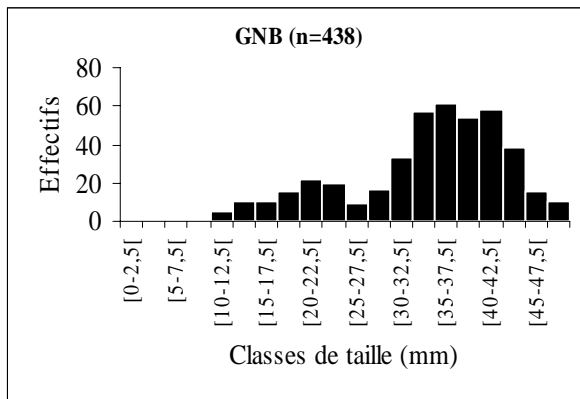
Au regard des résultats acquis précédemment, nous avons étudié la distribution, la structure démographique en taille et en âge et la croissance de *P. rhomboides*, *G. glycymeris* et *T. ovata*. Ces analyses ont été menées à l'échelle de l'ensemble du golfe ainsi qu'entre les différents tourbillons lorsque le nombre d'individus échantillonnés dans chaque tourbillon était suffisant ($N > 75$ individus). Il s'agit ainsi de déterminer dans quelle mesure les différentes structures tourbillonnaires du golfe peuvent influencer la démographie d'espèces à cycle benthopélagique en influençant les apports larvaires ou la nourriture disponible pour la croissance.

I.3.4.1. Démographie de la palourde rose *Paphia rhomboides*

I.3.4.1.1. Répartition spatiale

La palourde rose *P. rhomboides* a été observée en 52 stations à des densités comprises entre 1 et 51 ind.m⁻² pour une densité moyenne de $7,8 \pm 1,4$ ind.m⁻² (Figure I-17A). Répartie à l'échelle de l'ensemble du golfe, ses abondances moyennes varient assez nettement entre les structures tourbillonnaires avec des valeurs de $15,2 \pm 7,3$ ind.m⁻² dans le tourbillon de Flamanville, $13,6 \pm 2,6$ ind.m⁻² dans le tourbillon de Saint-Brieuc et $6,7 \pm 1,4$ ind.m⁻² dans le tourbillon de Jersey. Sa présence dans les tourbillons de Guernesey et de la Baie du Mont-Saint-Michel est réduite avec des densités moyennes de respectivement $3,9 \pm 1,9$ ind.m⁻² et $0,6 \pm 0,4$ ind.m⁻². Les abondances de palourde rose dans le tourbillon de Jersey sont significativement différentes de celles du tourbillon de Saint-Brieuc (test U de Mann & Whitney, $z = -2,512$, $p = 0,011$) et de celui du Mont-Saint-Michel (test U de Mann & Whitney, $z = 2,408$, $p = 0,016$). Des différences significatives sont également mises en évidence entre les abondances du tourbillon de Saint-Brieuc et de celles du Mont-Saint-Michel (test U de Mann & Whitney, $z = -2,997$, $p = 0,003$) et de Guernesey (test U de Mann & Whitney, $z = 2,629$, $p = 0,008$).

A



B

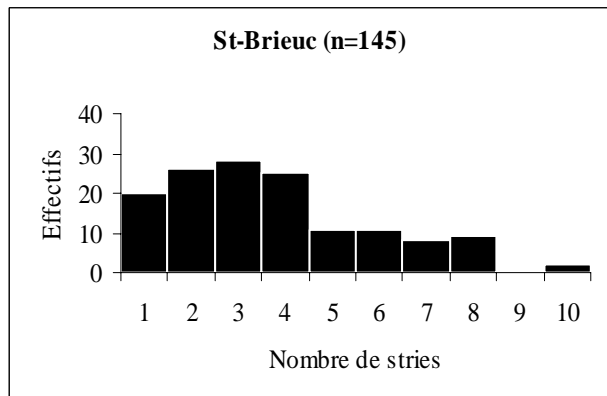
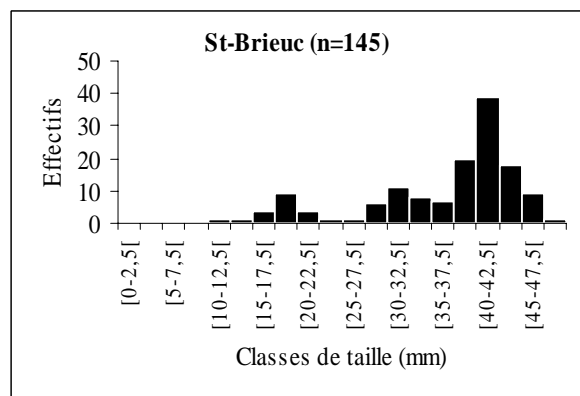
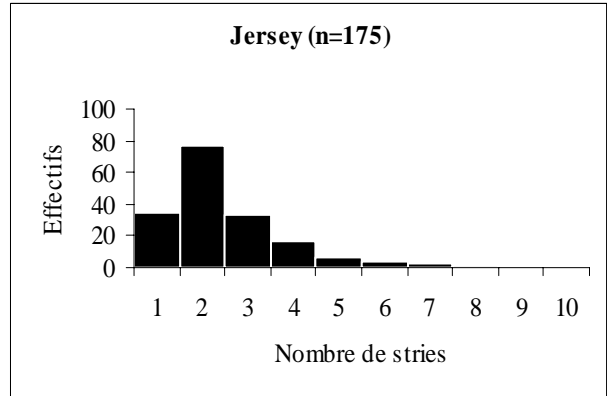
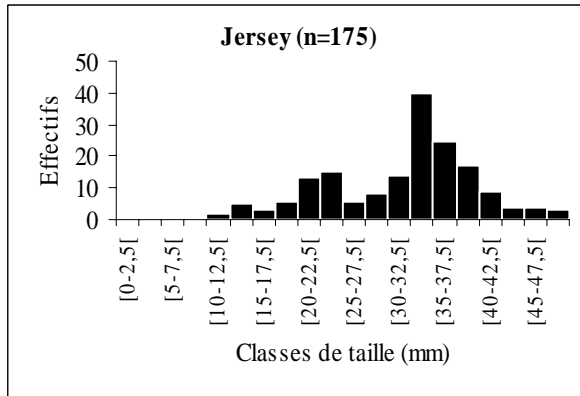
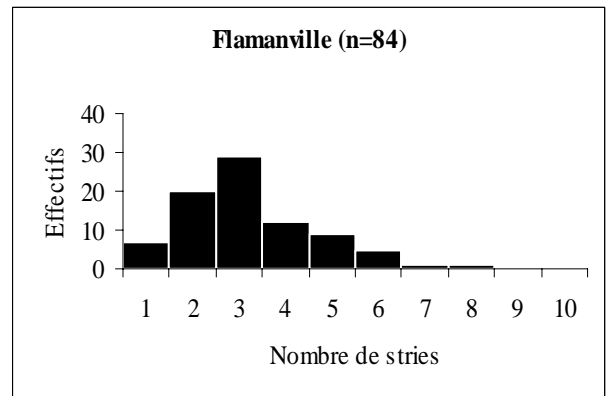
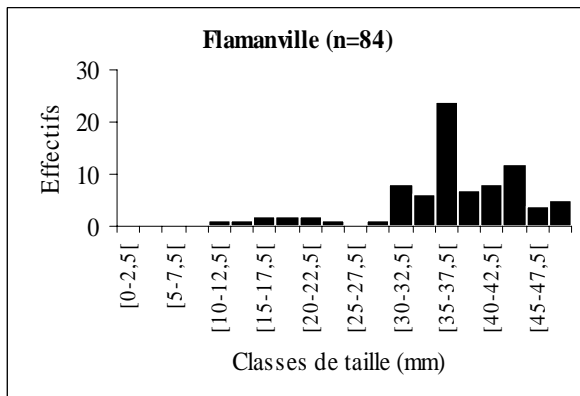
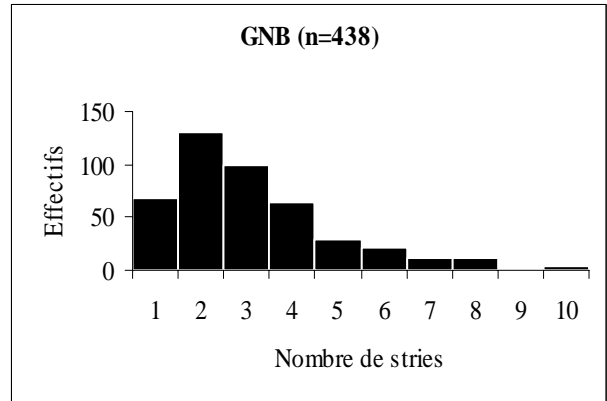


Figure I-18. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *P. rhomboides*.

I.3.4.1.2. Structure démographique

Les longueurs de l'axe antéropostérieur des coquilles de la palourde rose varient entre 9,8 et 49,5 mm pour une moyenne de $33,5 \pm 9,3$ mm (Figure I-18A). A l'échelle du golfe, les individus de taille comprise entre 30 et 45 mm sont les plus abondants. Ils représentent 66,3 % de la population totale alors que les individus de taille comprise entre 10 et 30 mm ne forment que 27,1 % de la population. Une structure démographique en taille relativement similaire à ce schéma général est retrouvée au sein des deux tourbillons de Jersey et de la baie de Saint-Brieuc. Toutefois, les distributions de taille observées entre ces deux zones diffèrent (test de Kolmogorov-Smirnov ; $p < 0,001$). Ces différences peuvent s'expliquer par le fait que les individus du tourbillon de Jersey couvrent une plus grande gamme de taille que ceux du tourbillon de Saint-Brieuc, ce dernier étant dominé par les individus de taille supérieure à 37,5 mm. Dans le tourbillon de Flamanville, seuls les individus de grande taille, entre 10 et 45 mm, sont largement dominants (89,3 % des individus de cette zone).

L'analyse des structures d'âge montre que la population de palourde rose du golfe est constituée d'individus âgés d'un à dix ans avec une nette dominance des individus âgés de moins de 5 ans (Figure I-18B). Les individus d'un an sont néanmoins moins abondants que ceux de deux ans suggérant qu'à l'échelle du golfe le recrutement de l'année 2001 a été plus faible que celui de 2000. D'autre part, il existe des disparités dans les structures démographiques en âge des populations associées aux différents tourbillons du golfe, en particulier entre celles de Jersey et celles de Flamanville et de Saint-Brieuc (test de Kolmogorov-Smirnov ; $p < 0,001$). Dans le tourbillon de Jersey, la population est dominée par des individus âgés d'un à trois ans avec un pic pour les individus de deux ans ; l'âge maximum est de 6 ans. Dans le tourbillon de Flamanville, ce sont les individus âgés de trois ans qui dominent la population. En baie de Saint-Brieuc, la répartition des différentes classes d'âge est beaucoup plus homogène avec des proportions voisines d'individus âgés d'un à 4 ans et la présence d'individus vivant jusqu'à 8 ans.

Les analyses effectuées ci-dessus entre les tourbillons reposent sur un postulat fort qui voudrait que l'échelle du tourbillon corresponde à celle d'une entité fonctionnelle. Autrement dit, les différences significatives inter-tourbillons décrites ne résultent pas d'effets locaux dus à une ou deux stations renfermant des effectifs plus importants de palourde rose et les différences intra-tourbillon sont peu importantes au regard des différences inter-tourbillons.

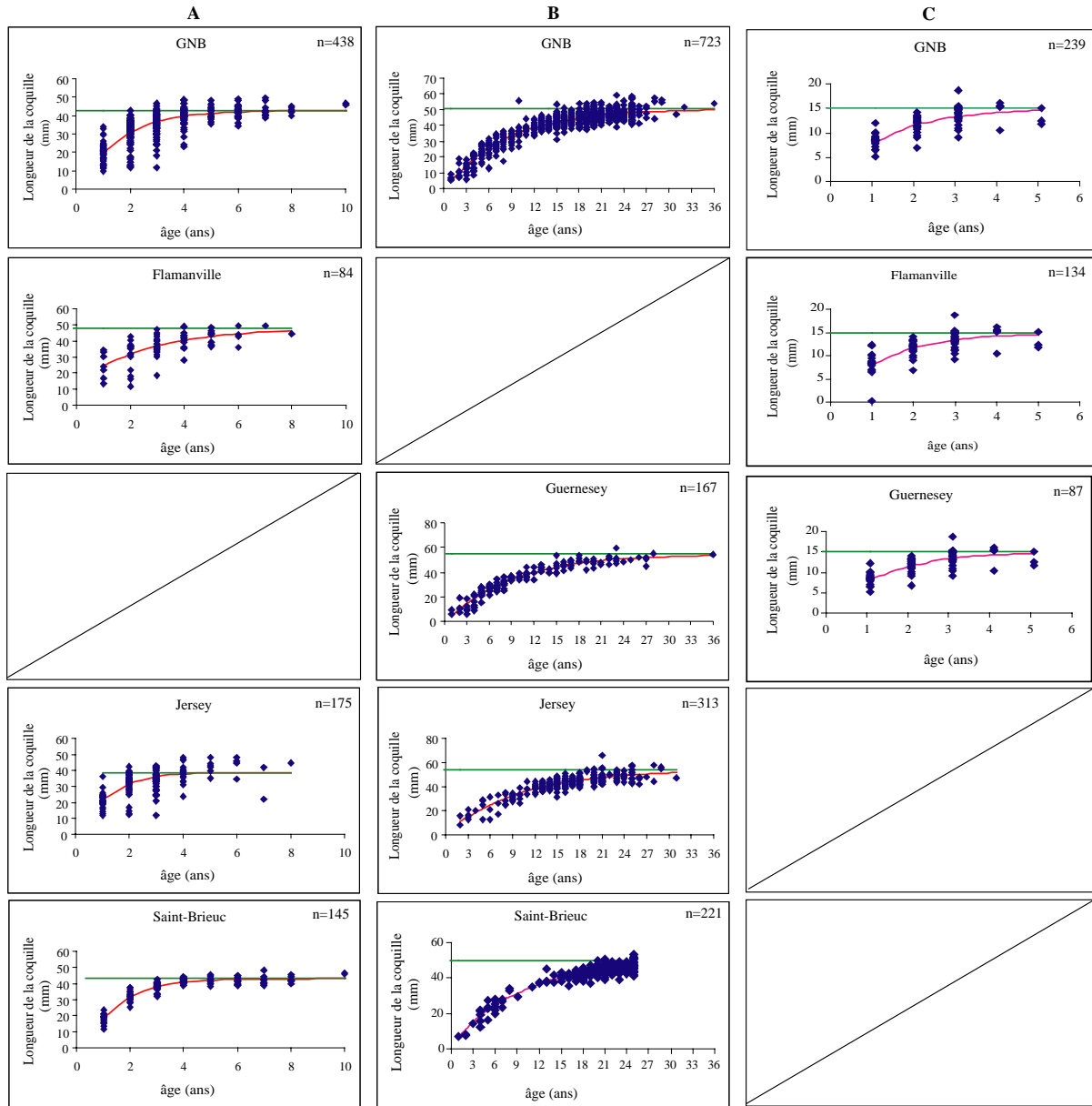


Figure I-19. Relation âge-longueur pour les trois espèces de bivalves du golfe Normano-breton : *P. rhomboides* (A), *G. glycymeris* (B) et *T. ovata* (C). La courbe de croissance suit le modèle de Von Bertalanffy (1938) et est représentée graphiquement en rouge, les valeurs observées en bleu, et la ligne verte représentant la longueur infinie atteinte par chacune des espèces au sein de chaque tourbillon.

Cette assertion a ainsi été vérifiée en comparant les structures de taille en 3 stations dans les tourbillons de Flamanville, Saint-Brieuc et Jersey (Annexe I-3A). Aucune différence significative n'a ainsi été décelée dans les structures de taille des palourdes de Saint-Brieuc ou de celles de Jersey (test de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$). A l'inverse, de telles différences existent entre les structures de taille des individus associés aux 3 stations du tourbillon de Flamanville, suggérant ainsi l'existence d'effets locaux sur la démographie. Il convient également de souligner que la faible taille des échantillons influe de manière notable sur la puissance des tests statistiques mis en œuvre.

Une démarche comparable réalisée sur la distribution en classes d'âge tend à confirmer la faible variabilité des structures démographiques entre stations voisines au sein de chaque tourbillon (Annexe I-3B). Les populations localisées dans le tourbillon de Jersey le long du transect B sont composées exclusivement d'individus âgés d'un à trois ans alors que toutes celles de la baie de Saint-Brieuc possèdent des individus âgés d'un à 8 ans. La variabilité intra-tourbillon semble forte pour le tourbillon de Flamanville bien qu'elle puisse s'expliquer en partie par les effectifs importants à la station Sj.

1.3.4.1.3. La croissance

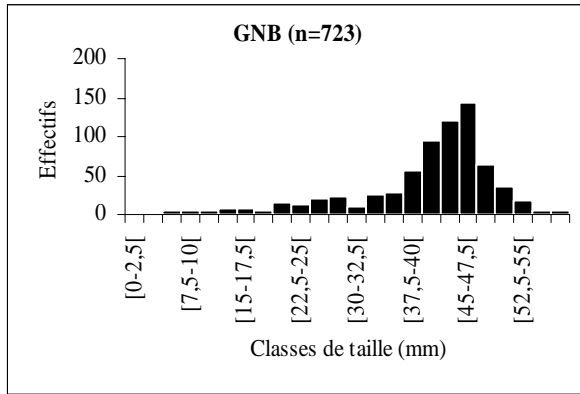
La courbe de croissance de *P rhomboides* à l'échelle du golfe a été réalisée sur un total de 438 individus (Figure I-19A). L'équation du modèle de croissance de Von Bertalanffy obtenue s'écrit comme suit :

$$L_t = 42,83 [1 - e^{-0,66(t-0,03)}]$$

Les paramètres du modèle de croissance calculés pour les différents tourbillons sont indiqués dans le tableau I-7. Au regard du modèle général de croissance établi à l'échelle régionale, des disparités dans la croissance des palourdes sont observées entre les tourbillons. La taille maximale calculée L_∞ est significativement supérieure pour les individus du tourbillon de Flamanville par rapport à ceux des tourbillons de Jersey et de la baie de Saint-Brieuc. A l'inverse, les individus provenant de ces deux dernières zones possèdent des taux de croissance relativement similaire de 0,91 et 0,83 an^{-1} , nettement inférieurs à ceux des individus du tourbillon de Flamanville ($k = 1,88$).

Il convient néanmoins de noter que la forte variabilité inter-individuelle de la taille pour un âge donné est susceptible de fortement influencer l'ajustement du modèle de croissance de Von Bertalanffy. Cette forte variabilité intraspécifique peut être attribuée à une

A



B

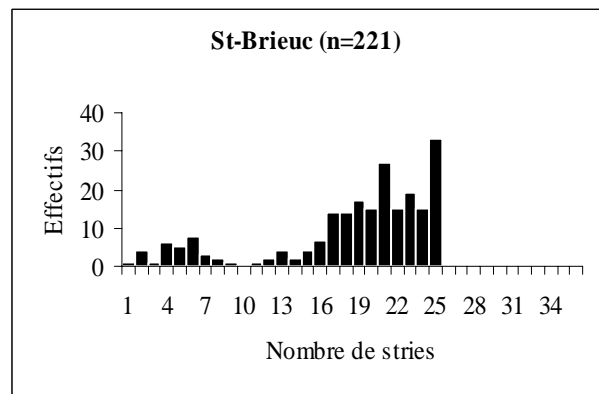
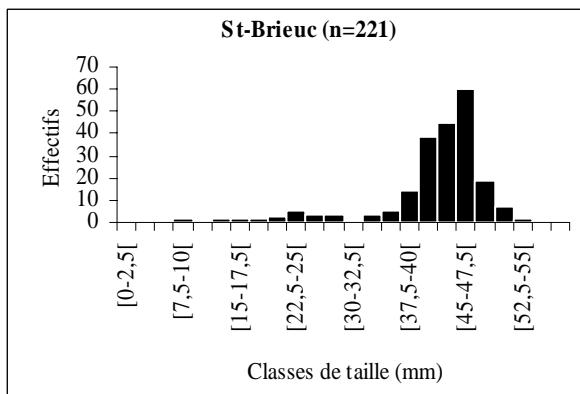
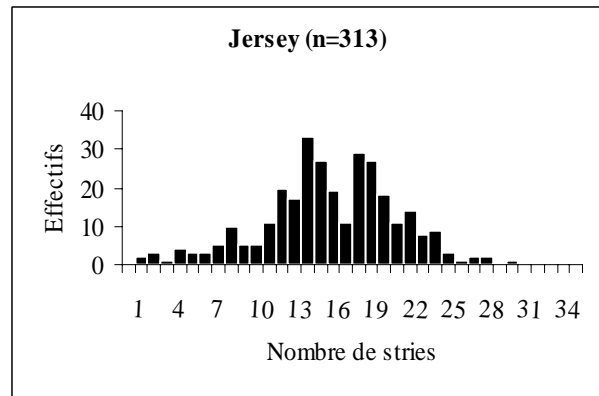
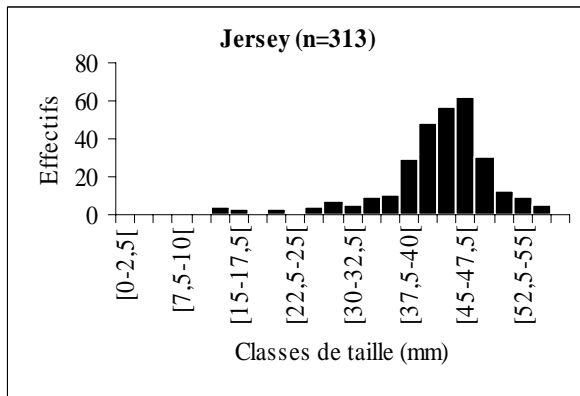
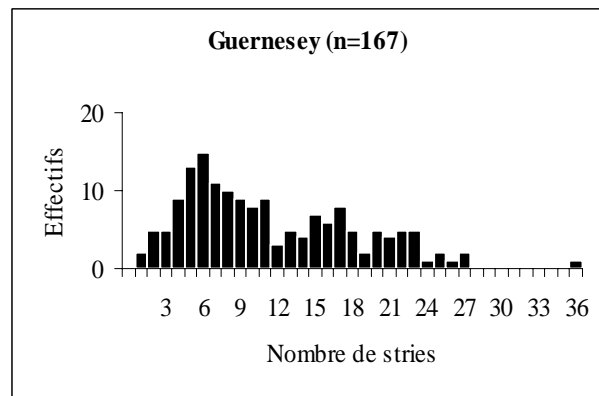
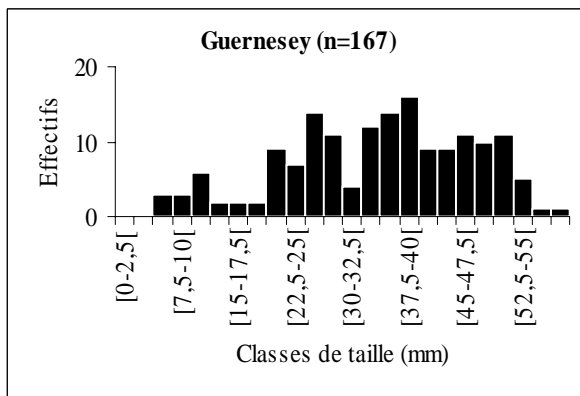
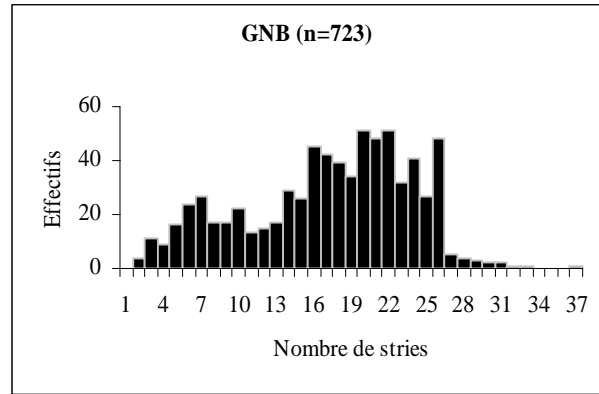


Figure I-20. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *G. glycymeris*.

caractéristique intrinsèque de l'espèce, à l'existence chez certains individus de stries non annuelles, ou à des erreurs de lecture de stries dues à l'observateur.

Tableau I-7. Résultats des divers paramètres de croissance K, L_∞ et T_0 , obtenus à partir des courbes de croissance de Von Bertalanffy en fonction des trois espèces de bivalve au sein de l'ensemble du Golfe Normano-Breton (GNB) et de chaque tourbillon.

		GNB	Guernesey	Flamanville	Jersey	Saint-Brieuc	Le Mont Saint Michel
<i>P. rhomboides</i>	L_∞	42,83	47,83	35,89	38,77	42,92	-
	T_0	0,03	0,95	0,74	0,01	0,32	-
	K	0,66	0,37	1,88	0,91	0,83	-
<i>G. glycymeris</i>	L_∞	50,53	-	54,9	53,7	59,52	-
	T_0	0,17	-	0,23	0,27	0,19	-
	K	0,12	-	0,11	0,11	0,11	-
<i>T. ovata</i>	L_∞	15,14	14,96	14,81	-	-	-
	T_0	-0,91	0,00	-0,09	-	-	-
	K	0,56	0,74	0,78	-	-	-

I.3.4.2. Démographie de l'amande de mer *Glycymeris glycymeris*

I.3.4.2.1. Répartition spatiale

Présente dans 45 des 72 stations échantillonnées dans le golfe, l'amande de mer possède des densités qui varient de 1 à 113 ind.m⁻² pour une moyenne de $13,3 \pm 3,3$ ind.m⁻² (Figure I-17B). Bien qu'étant une espèce commune du golfe, la répartition spatiale de cette espèce est très hétérogène avec 3 noyaux d'abondances maximales : l'ouest du plateau des Minquiers, l'ouest de Jersey et le nord de la baie de Saint-Brieuc. A l'inverse, les abondances n'excèdent généralement pas les 10 ind.m⁻² dans la partie orientale du golfe, le long de la façade ouest de la presqu'île du Cotentin. Les densités moyennes sont de $23,5 \pm 9,9$ ind. m⁻² dans le tourbillon de Guernesey, de $12,2 \pm 3,6$ ind. m⁻² dans celui de Jersey, et de $22,0 \pm 7,0$ ind. m⁻² celui de la baie de Saint-Brieuc. Pourtant, entre les 5 tourbillons, les densités moyennes ne sont pas significativement différentes (tests U de Mann & Whitney, $p > 0,05$).

I.3.4.2.2. Structures démographiques

La longueur de l'axe antéropostérieur des coquilles de *G. glycymeris* varie entre 5,3 et 59,1 mm pour une moyenne de $40,4 \pm 9,8$ mm (Figure I-20A). A l'échelle du golfe normano-breton, la structure de taille établie pour la population d'amande de mer indique que les 2/3 de la totalité des individus mesurent entre 37,5 et 50 mm. Des différences significatives dans les

structures démographiques sont détectées néanmoins entre les populations des trois tourbillons de Guernesey, Jersey et Saint-Brieuc (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,001$). En particulier, la répartition des classes de tailles des individus échantillonnés dans le tourbillon de Guernesey est bien plus étalée que celles des individus des deux autres tourbillons, avec une dominance pour les individus de taille comprise entre 20 et 55 mm.

Si l'amande de mer atteint dans le golfe normano-breton un âge maximal de 36 ans, la population est majoritairement composée d'individus âgés de 15 à 25 ans (i.e. 63 % de la population totale) (Figure I-20B). De manière surprenante, les individus les plus jeunes sont peu abondants, suggérant plusieurs recrutements successifs de faible intensité. A l'échelle des différents tourbillons, il existe cependant des différences notables dans les structures démographiques en classe d'âge, notamment entre les populations des trois tourbillons de Jersey, Guernesey et Saint-Brieuc (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,001$). Les individus les plus jeunes (< 12 ans) sont présents en forte proportion dans le tourbillon de Guernesey (58,1 % de la population locale) alors que la population de la baie de Saint-Brieuc est constituée essentiellement des individus âgés de plus de 18 ans. La population du tourbillon de Jersey occupe une situation intermédiaire avec une dominance d'individus dont l'âge fluctue entre 12 et 22 ans.

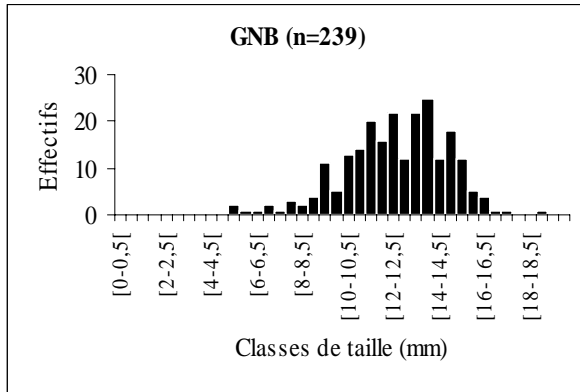
Comme dans le cas de la palourde rose, la variabilité des structures de tailles a également été examinée entre les trois stations d'un même tourbillon. En dépit de différences significatives dans les structures de taille entre les stations sélectionnées pour chacun des tourbillons (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$), l'examen visuel des graphiques obtenus tend à suggérer une variabilité intra-tourbillon nettement plus faible que la variabilité inter-tourbillon (Annexe I-4A). Ainsi, pour les trois stations issues du tourbillon de Guernesey, le spectre de taille est plus étendu que ceux des tourbillons de Jersey et de la baie de Saint-Brieuc. Des résultats similaires sont obtenus sur les distributions en classes d'âge, les individus âgés dominant la baie de Saint-Brieuc alors que l'on observe une plus grande diversité dans la population de Guernesey (Annexe I-4B).

1.3.4.2.3. La croissance

A l'échelle du golfe, la courbe de croissance de l'amande de mer établie selon le modèle de Von Bertalanffy sur 723 individus s'écrit comme suit (Figure I-19B):

$$L_t = 50,53 [1 - e^{-0,12(t-0,18)}]$$

A



B

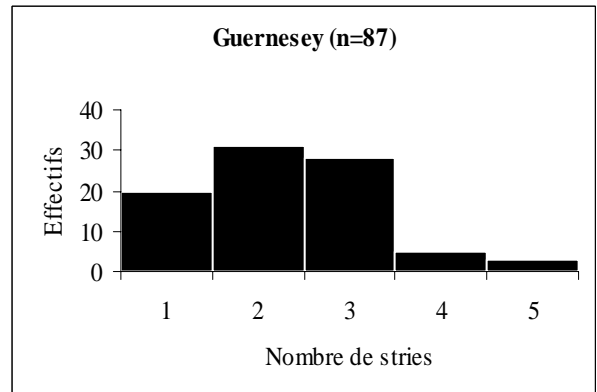
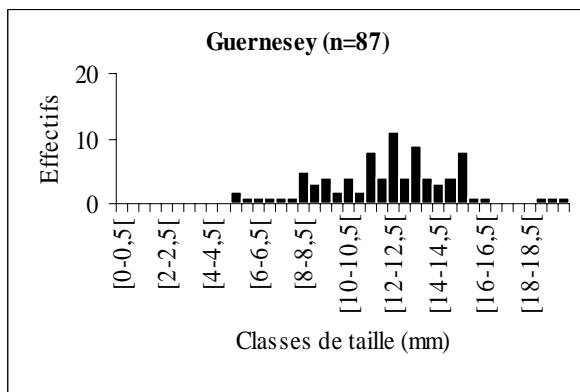
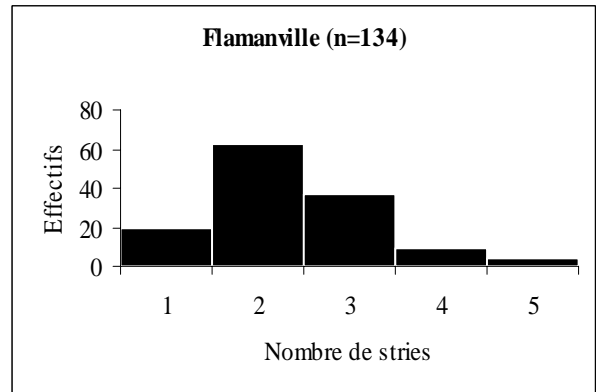
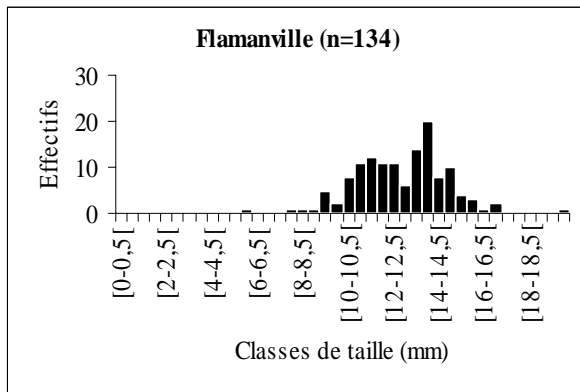
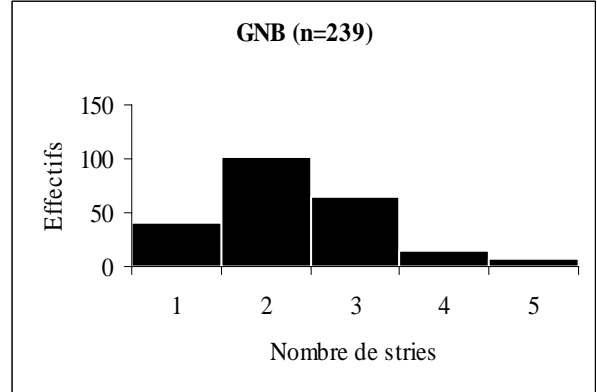


Figure I-21. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *T. ovata*.

La même analyse répétée pour chacun des tourbillons (i.e. Flamanville, Jersey, Saint-Brieuc) montre une absence de variabilité spatiale du taux de croissance qui est égal dans tous les cas à $0,11 \text{ an}^{-1}$ (Tableau I-7). A l'inverse, il existe de légères fluctuations des longueurs infinies comprises entre 53,7 mm dans le tourbillon de Jersey et 59,5 mm en baie de Saint-Brieuc.

I.3.4.3. Démographie de *Timoclea ovata*

I.3.4.3.1. Répartition spatiale

Bien que présente à l'échelle du golfe, *Timoclea ovata* est moins répandue que les deux espèces précédentes, signalée seulement dans 27 stations à des densités comprises entre 1 et 74 ind.m^{-2} (Figure I-17C). Ses densités se répartissent selon un gradient décroissant du Nord vers le Sud. Dans les tourbillons de Guernesey et de Flamanville, les densités moyennes, égales respectivement à $10,3 \pm 4,7$ et $22,6 \pm 9,80 \text{ ind.m}^{-2}$, ne sont pas significativement différentes (test U de Mann & Whitney, $z = -1,430$, $p = 0,153$). Au sud de Jersey, les densités moyennes stationnelles restent faibles, toujours inférieures à 10 ind.m^{-2} .

I.3.4.3.2. Structures démographiques

La longueur des coquilles de *T. ovata* est comprise entre 5,2 et 19,8 mm pour une moyenne de $12,3 \pm 2,4 \text{ mm}$ (Figure I-21 A). Très peu d'individus de taille inférieure à 8,5 mm sont observés et leur grande majorité (80,8 % de la population totale) a une taille comprise entre 10 et 16 mm. Au regard des faibles effectifs observés dans plusieurs zones du golfe, les structures démographiques n'ont pu être comparées qu'entre les tourbillons de Flamanville et de Guernesey : les structures de taille diffèrent significativement (test Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) en raison d'une proportion plus importante d'individus de petite taille dans le tourbillon de Guernesey.

Les individus échantillonnés possèdent une à cinq stries d'arrêt de croissance hivernale, suggérant un âge maximal de 5 ans (Figure I-21B). Les individus âgés de deux ans sont les plus abondants et représentent près de 45 % de la population totale. Cette structure démographique en classes d'âge est propre aux populations des tourbillons de Flamanville et de Guernesey (test de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$).

En outre, l'analyse des structures de taille de *T. ovata* au sein des tourbillons n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives (test de Kolmogorov-Smirnov, $p >$

0,05) (Annexe I-5A). A l'inverse, une relative variabilité des structures en âges est observée entre les stations d'un même tourbillon comme cela est le cas pour Flamanville (Annexe I-5B).

I.3.4.3.3. La croissance

La croissance de *Timoclea ovata* a été analysée à partir d'un ensemble de 239 individus à l'échelle du golfe normano-breton. Le modèle de croissance calculé selon l'équation de Von Bertalanffy s'écrit comme suit (Figure I-19C) :

$$L_t = 15,14 [1 - e^{-0,56(t+0,91)}]$$

Les modèles de croissance construits pour chacun des tourbillons diffèrent peu (Tableau I-7). En comparaison des individus échantillonnés dans le tourbillon de Guernesey, ceux provenant du tourbillon de Flamanville possèdent un taux de croissance légèrement supérieur ($0,78 \text{ an}^{-1}$ contre $0,74 \text{ an}^{-1}$) mais une longueur infinie plus faible (14,81 mm contre 14,96 mm).

I.3.5. Evolution spatio-temporelle des populations de bivalves du golfe normano-breton au cours des 40 dernières années

Alors que les analyses multivariées réalisées précédemment sur la structure du peuplement de sédiments grossiers du golfe normano-breton n'ont pas permis d'identifier d'espèces indicatrices des différentes structures tourbillonnaires, il s'agira dans cette dernière partie du premier chapitre de ma thèse de (1) rechercher des limites d'aire de distribution des espèces en relation avec des barrières thermiques ou hydrodynamiques et (2) de mettre en évidence d'éventuels changements de distribution des espèces au cours des 40 dernières années par comparaison entre nos données et celles acquises par Retière (1979) au cours des années 70.

I.3.5.1. Evolution des températures de l'eau de mer au cours des dernières décennies

Afin de rendre compte d'une éventuelle évolution des conditions climatiques du golfe normano-breton au cours des 25 dernières années, 3 séries d'observations des températures des eaux de surface, plus ou moins longues, ont été analysées :

(1) les températures mesurées dans le port de St Peter (Guernesey) sur une base hebdomadaire de 1980 à 2007 (données transmises par David Wilkinson du 'Guernsey Department Of Fisheries') ;

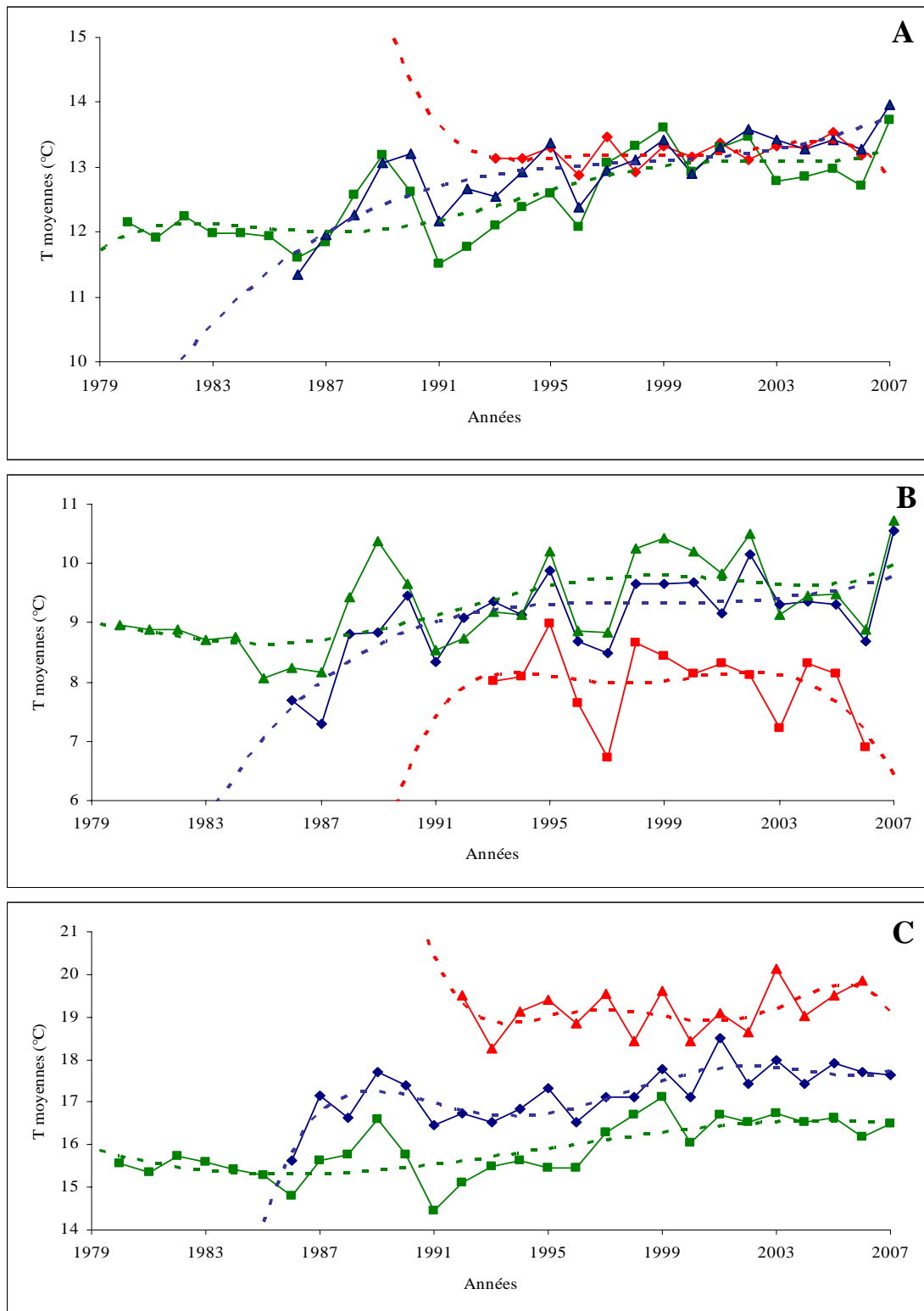


Figure I-22. Evolution Evolution des moyennes de température depuis 1979 de l'eau de surface (A) annuelles, (B) hivernales et (C) estivales. Les données de Cancale sont indiquées par un trait rouge (données ROCCH transmises par N. Desroy et A. Legendre, Ifremer, CRESCO-Dinard) ; celles de Flamanville sont indiquées par un trait bleu (données EDF-CNPE de Flamanville transmises par L. Drévès, Centre Ifremer de Brest) ; et par un trait vert sont indiquées les données de Guernesey (données transmises par David Wilkinson du 'Guernsey Department Of Fisheries').

(2) les températures mesurées au niveau de la centrale nucléaire de Flamanville (Nord-ouest Cotentin) sur une base journalière de 1986 à 2007 (données EDF-CNPE de Flamanville transmises par L. Drévès, Centre Ifremer de Brest) ;

(3) les températures mesurées dans le fond de la Baie du Mont-Saint-Michel à Cancale sur une base de 2 à 3 prélèvements par mois de 1993 à 2007 (données ROCCH transmises par N. Desroy et A. Legendre, Ifremer, CRESCO-Dinard).

De manière générale, les températures moyennes de l'eau de mer dans le golfe normano-breton ont augmenté d'environ 1°C depuis la fin des années 80 en dépit d'une relative variabilité inter-annuelle (Figure I-22A). A Guernesey, la température annuelle moyenne entre 1980 et 2007 était de 12,54 °C avec une valeur minimale de 11,51°C en 1991 et un maximum de 13,72 °C en 2007. Toutefois, avant 1990, cette température était généralement inférieure à 12 °C (excepté en 1980 et 1988) alors qu'elle est systématiquement supérieure à 12,7 °C depuis 1997. A Flamanville, une évolution très comparable des températures moyennes annuelles est observée entre 1986 et 2007 avec un minimum de 11,34 °C en 1986 et un maximum de 13,95 °C en 2007. Depuis 1998, elle est systématiquement supérieure à 13 °C. La relative stabilité des températures a Cancale ($T_{\text{moy}} = 13,1$ °C) s'explique largement par le manque de données acquises avant les années 90.

Par ailleurs, les évolutions à long terme des températures fluctuent selon les saisons et apparaissent nettement plus prononcées en périodes hivernale et estivale (Figure I-22B & C). Les températures moyennes enregistrées à Guernesey lors de l'hiver variaient entre 8,1 °C en 1985 et 10,7 °C en 2007. En dépit d'une très forte variabilité interannuelle due à une alternance d'hivers rigoureux (i.e. 1985-1987, 1991, 1996-1997, 2006) ou cléments (i.e. 1989, 1995, 1998-2002, 2007), il se dégage une tendance à long terme croissante qui correspond à un réchauffement voisin de 1 °C au cours des 20 dernières années. Une même cinétique temporelle est observée à Flamanville avec des températures hivernales moyennes comprises entre 7,3 °C en 1987 et 10,6 °C en 2007. La hausse de température est d'environ 1,5 °C depuis 1986. A Cancale, aucune tendance ne se dessine entre 1993 et 2006 avec des températures hivernales oscillant entre 6,7 et 9 °C.

Si la variabilité interannuelle des températures moyennes estivales aux trois stations suivies dans le golfe est moins prononcée que celles des températures hivernales, les tendances au réchauffement sont du même ordre de grandeur (Figure I-22C). A Guernesey,

Tableau I-8. Liste des bivalves inventoriés en 2002 et en 1976, et classés selon Holme (1966). Seules les espèces indiquées en gras ont été comparées entre les deux périodes de prélèvement.

Périodes de récolte	Genre & espèce	Classification selon Holme (1966)					
		1	2	3	4	5	6
Espèces communes aux deux périodes	<i>Aequipecten opercularis</i>	x					
	<i>Arcopagia crassa</i>	x					
	<i>Chlamys varia</i>					x	
	<i>Clausinella fasciata</i>			x			
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	x					
	<i>Goudalia triangularis</i>	x					
	<i>Gouldia minima</i>		x				
	<i>Laevicardium crassum</i>	x					
	<i>Lutraria angustior</i>	x					
	<i>Lyonsia norwegica</i>	x					
	<i>Nucula nucleus</i>					x	
	<i>Palliolum tigrinum</i>		x				
	<i>Paphia rhomboides</i>					x	
	<i>Parvicardium scabrum</i>	x					
	<i>Pecten maximus</i>	x					
	<i>Spisula elliptica</i>						x
	<i>Spisula ovalis</i>	x					
	<i>Striarca lactea</i>					x	
	<i>Tellina donacina</i>	x					
	<i>Timoclea ovata</i>	x					
	<i>Parvicardium vroomi</i>			x			
	<i>Sphenia binghami</i>			x			
	<i>Venus casina</i>			x			
<i>Venus verrucosa</i>					x		
<i>Cardium exiguum</i>	x						
<i>Dosinia exoleta</i>	x						
Espèces trouvées durant les années 70	<i>Gari tellinella</i>	x					
	<i>Lutraria magna</i>	x					
	<i>Montacuta substriata</i>	x					
	<i>Nucula hanleyi</i>	x					
	<i>Tellina pygmaea</i>		x				
Espèces trouvées en 2002	<i>Lepton squamosum</i>	x					
	<i>Limatula subauriculata</i>			x			
	<i>Thracia papyracea</i>			x			

Groupe 1 : espèces présentes dans toute la Manche

Groupe 2 : espèces de l'embouchure ouest de la Manche

Groupe 3 : espèces de la Manche Occidentale

Groupe 4 : espèces cornubiennes

Groupe 5 : espèces sarniennes

Groupe 6 : espèces de la Manche orientale

ces températures estivales étaient comprises entre 14,4 °C en 1991 et 17,1 °C en 1999. A Flamanville, elles fluctuent entre 15,6 °C en 1986 et 18,5 °C en 2001. L'augmentation observée depuis le milieu des années 80 est d'environ 1,5 °C à ces deux sites. A Cancale, la température estivale moyenne entre 1993 et 2007 est de 19,2 °C.

Ces 3 séries d'observations confirment au sein du golfe normano-breton 1) le réchauffement général des masses d'eau de plus d'1 °C en 25 ans et 2) l'existence d'un fort gradient thermique latitudinal, la partie septentrionale étant soumise à des températures hivernales plus rigoureuses et des températures estivales plus chaudes.

I.3.5.2. Evolution de la répartition spatiale des bivalves des sédiments grossiers

Au cours de la campagne Benthomont I menée en 2002, un total de 28 espèces de bivalves a été identifié dans les sédiments grossiers du peuplement à *G. glycymeris*, chiffre très proche des 31 espèces récoltées lors des campagnes réalisées au cours des années 70 par Retière (1979) (Tableau I-8). Parmi ces espèces, 24 étaient communes aux deux périodes. Trois ont été trouvées uniquement dans nos échantillons : *Lepton squamosum*, *Limatula subauriculata* et *Thracia papyracea* définies soit comme des espèces caractéristiques de l'ensemble de la Manche ou seulement de la Manche occidentale. Il s'agit d'espèces peu abondantes, mais à large distribution de la Norvège jusqu'en Mer Méditerranée (Tebble 1966 ; Hayward & Ryland 1995). Leur présence actuelle apparaît ainsi non indicatrice de fluctuations thermiques récentes. D'autre part, *L. squamosum* est le plus souvent associé à un habitat particulier que constituent les terriers des crustacés du genre *Upogebia* (Tebble 1966).

A l'inverse, sept espèces ont été uniquement trouvées dans les échantillons de Retière (1979) : *Parvicardium exiguum*, *Dosinia exoleta*, *Gari tellinella*, *Lutraria magna*, *Montacuta substriata*, *Nucula hanleyi* et *Tellina pygmaea*. Hormis *T. pygmaea* qui est une espèce présente à l'entrée de la Manche occidentale et dont la limite de distribution est l'île de Guernesey, les autres espèces colonisent toute la Manche et plus largement le plateau continental européen, de la Norvège à la Mer Méditerranée (Hayward & Ryland 1995). Leur absence dans notre jeu de données s'explique principalement par (1) une forte différence d'effort d'échantillonnage entre les campagnes des années 70 et la campagne benthomont I et (2) une distribution le plus souvent très littorale (Gentil, com. pers.).

Parmi les 25 espèces communes aux deux périodes d'échantillonnage, un certain nombre d'entre elles sont présentes dans un nombre réduit de stations de sorte qu'il est difficile d'en extraire une information pertinente en terme d'évolution potentielle des

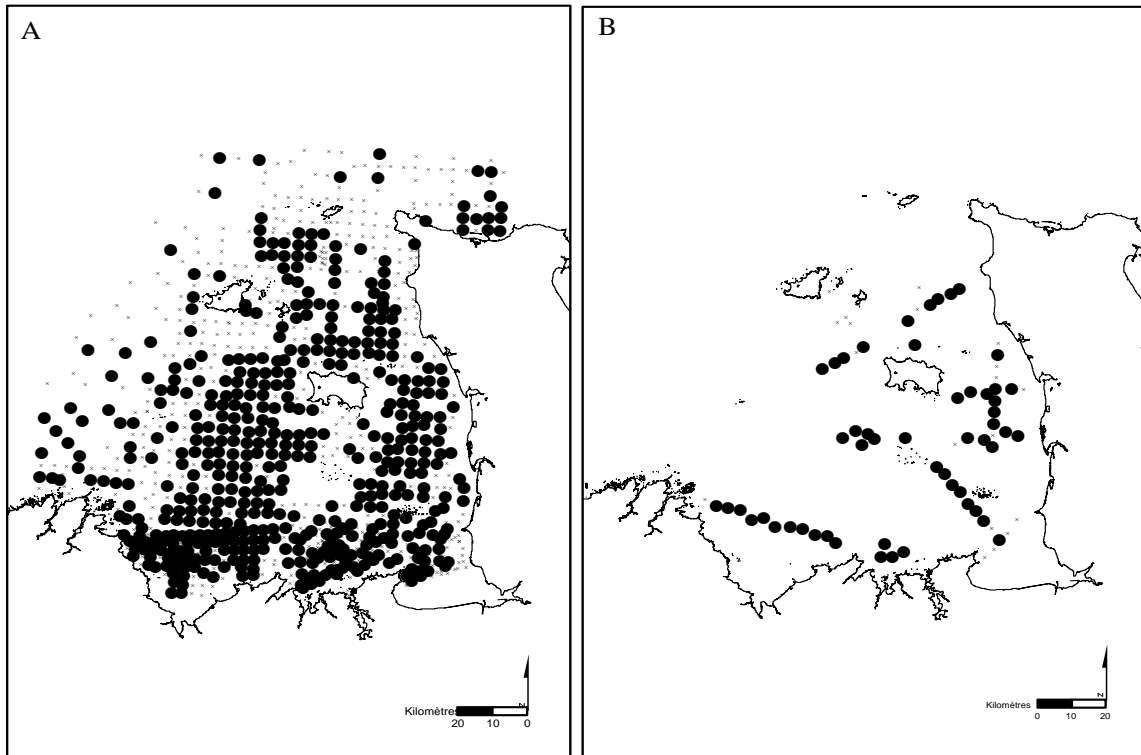


Figure I-23. Cas d'une distribution inchangée et ubiquiste d'une espèce de bivalve *P. rhomboides* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.

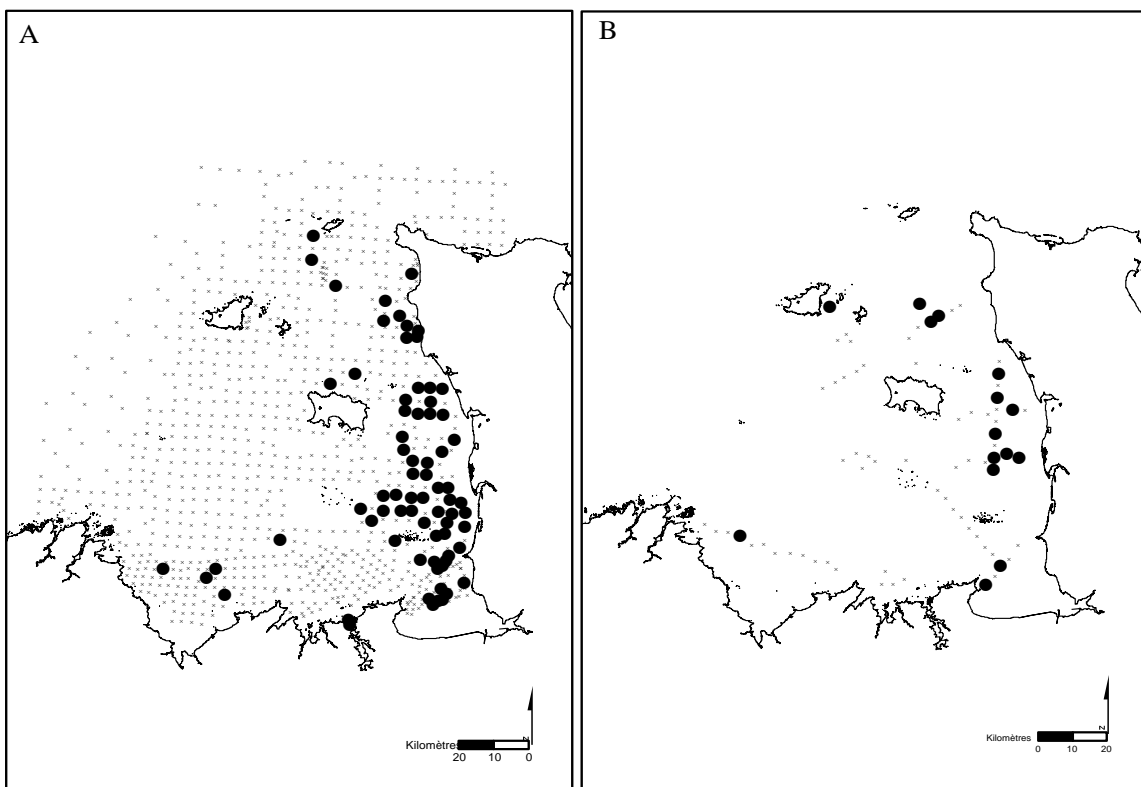


Figure I-24. Cas d'une distribution inchangée littorale d'une espèce de bivalve *S. ovalis* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.

distributions (ex : *Lyonsia norwegica*, *Tellina donacina*). D'autre part, certaines espèces communes lors de prélèvements à la drague sont mal échantillonnées à la benne de sorte que les données de 2002 sont non représentatives (ex : *Chlamys varia*, *Aequipecten opercularis*, *Pecten maximus*). En conséquence, seules 11 espèces feront l'objet d'une analyse comparative entre les deux périodes d'échantillonnage. Par ailleurs, en complément à ces données sur les bivalves, certaines espèces de polychètes et de gastéropodes et une espèce de scaphopode ont été ajoutées aux analyses : les polychètes *Armandia polyophtalma*, *Euthalenessa oculata*, *Notomastus latericeus* et *Lumbrineris latreilli* ; les gastéropodes *Buccinum undatum*, et *Calyptraea chinensis* ; le scaphopode *Antalis vulgaris*. Ce sont pour la plus part des espèces de taille suffisamment grande, peu mobiles, à même d'être relativement bien échantillonnées aussi bien à la benne qu'à la drague.

L'analyse de la répartition spatiale de ces différentes espèces dans le golfe normano-breton entre les années 70 et 2002, met en avant trois schémas différents d'évolution spatiotemporelle.

Espèces dont l'aire de répartition reste inchangée

Parmi ces espèces, quatre types de distribution peuvent être décrits :

(1) les espèces qui couvrent l'ensemble du golfe normano-breton telles que les bivalves *P. rhomboides* et *G. glycymeris* ou encore le gastéropode *B. undatum* (Figure I-23, Annexe I-6) ;

(2) les espèces à distribution plutôt côtière, plus ou moins continue de la baie de Saint-Brieuc à Flamanville telles que les bivalves *Spisula ovalis* et *Goodalia triangularis*, le gastéropode *C. chinensis* ou le polychète *A. polyophtalma* (Figure I-24, Annexe I-6) ;

(3) les espèces dont la limite de distribution dans le golfe se situent au niveau du front thermique entre Jersey et Guernesey telles que les bivalves *Gouldia minima* et *Clausinella fasciata* (Figure I-25, Annexe I-6) ; il s'agit de deux espèces typiques de la Manche occidentale ou de l'entrée de la Manche occidentale (Tableau I-8) dont la pénétration dans la partie méridionale du golfe pourrait être limitée par des températures estivales trop élevées ; dans ce contexte, il est donc intéressant de noter que le réchauffement d'environ 1°C observé à Guernesey au cours des trente dernières années n'a pas causé de repli de ces espèces ;

(4) les espèces dont la limite de répartition se positionne le long d'un axe est-ouest tel que le polychète *Euthalenessa oculata* (Figure I-26) ; cette espèce ne pénètre pas dans le golfe

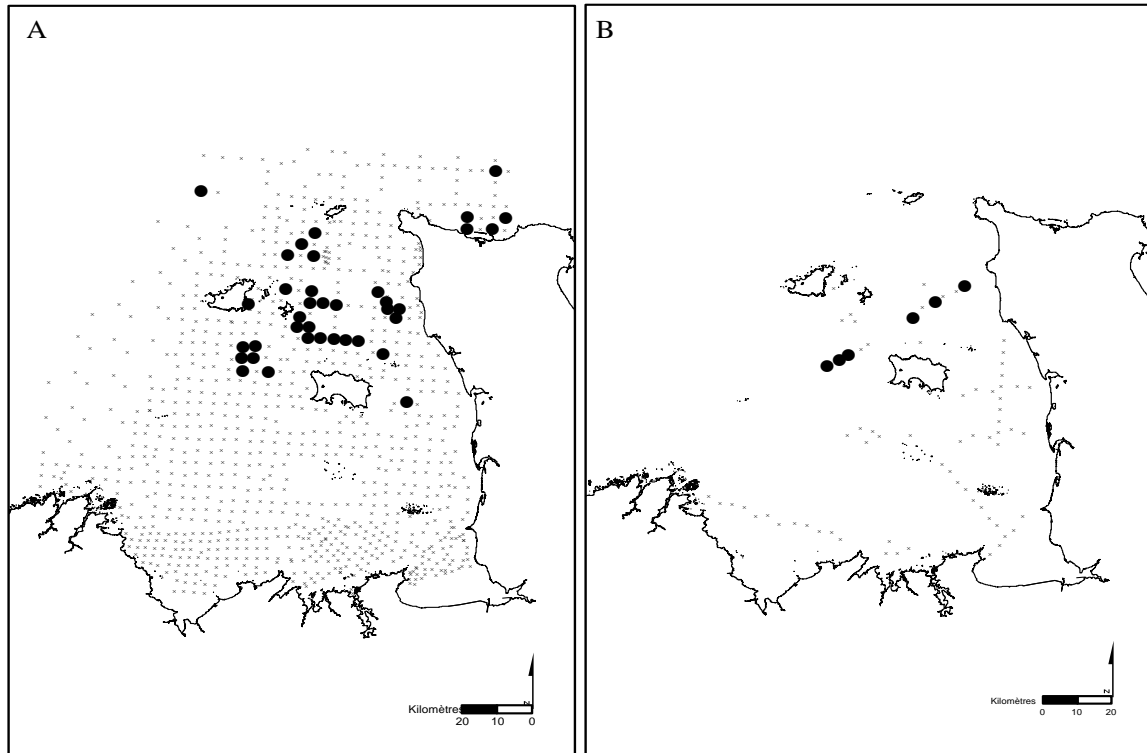


Figure I-25. Cas d'une distribution inchangée et ubiquiste et limitée au sud de Guernesey, d'une espèce de bivalve *G. minima* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.

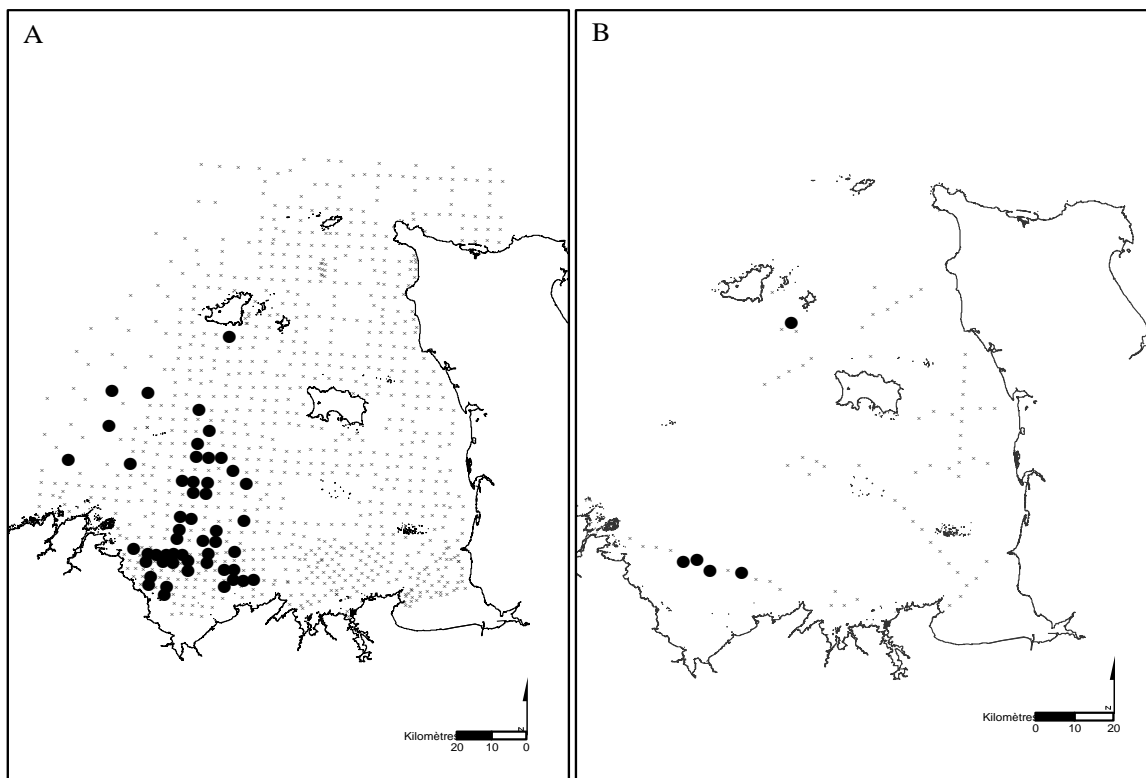


Figure I-26. Cas d'une distribution occidentale restée inchangée d'une espèce de polychète *E. oculata* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.

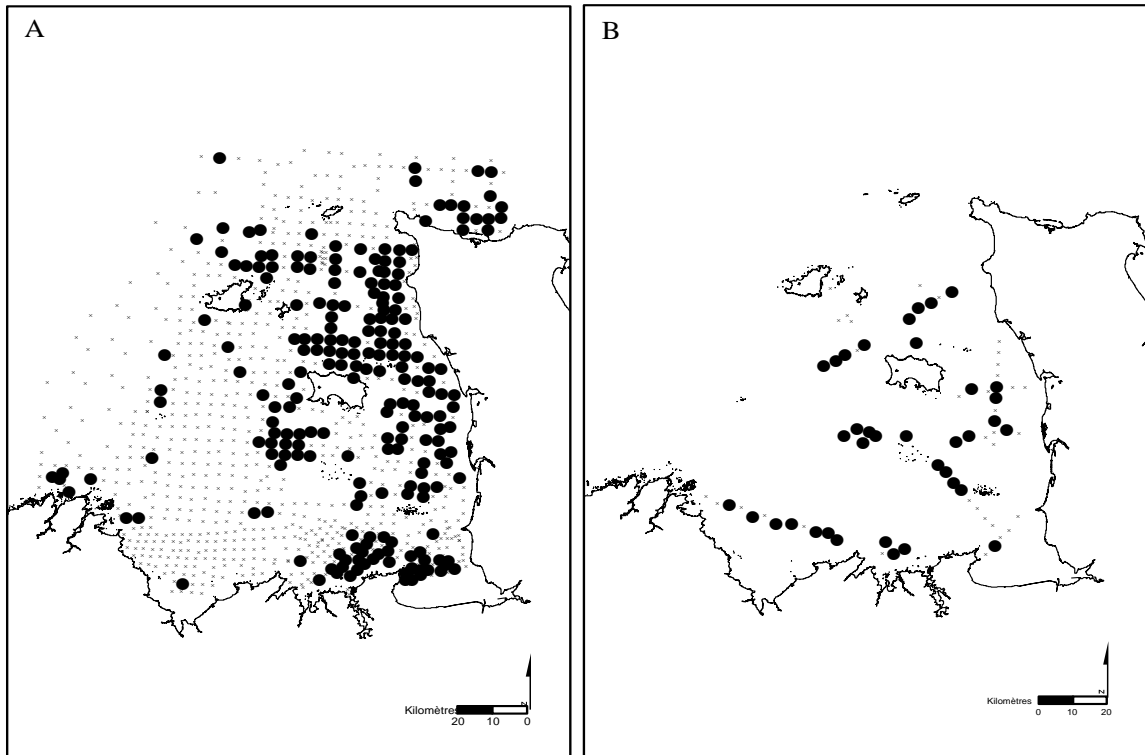


Figure I-27. Cas d'une distribution en progression du bivalve *N. nucleus* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.

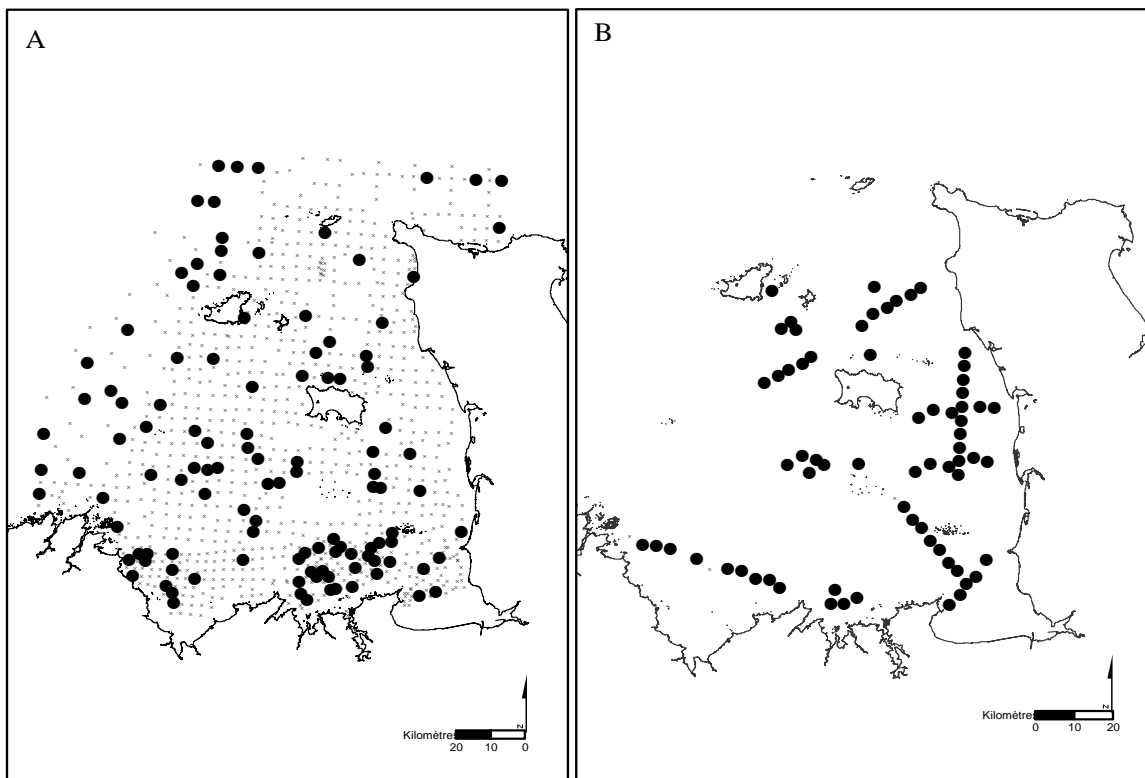


Figure I-28. Cas d'une distribution en progression du polychète *N. latericeus* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.

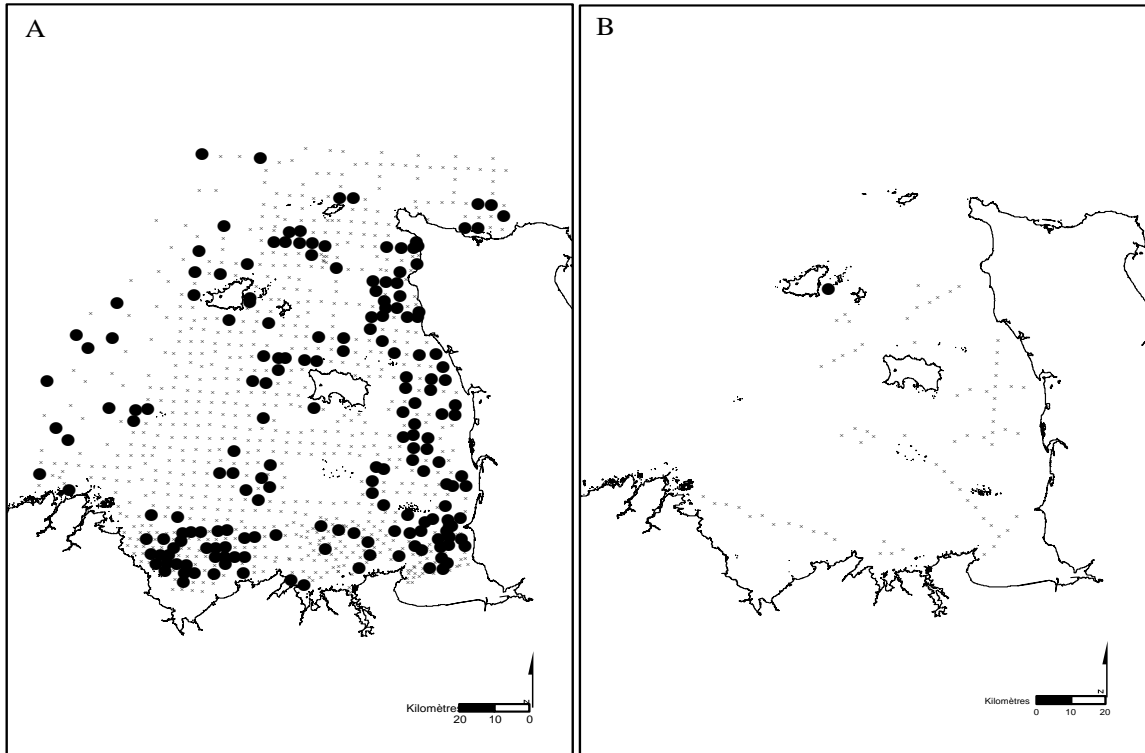


Figure I-29. Cas d'une distribution en régression du bivalve *S. elliptica* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.

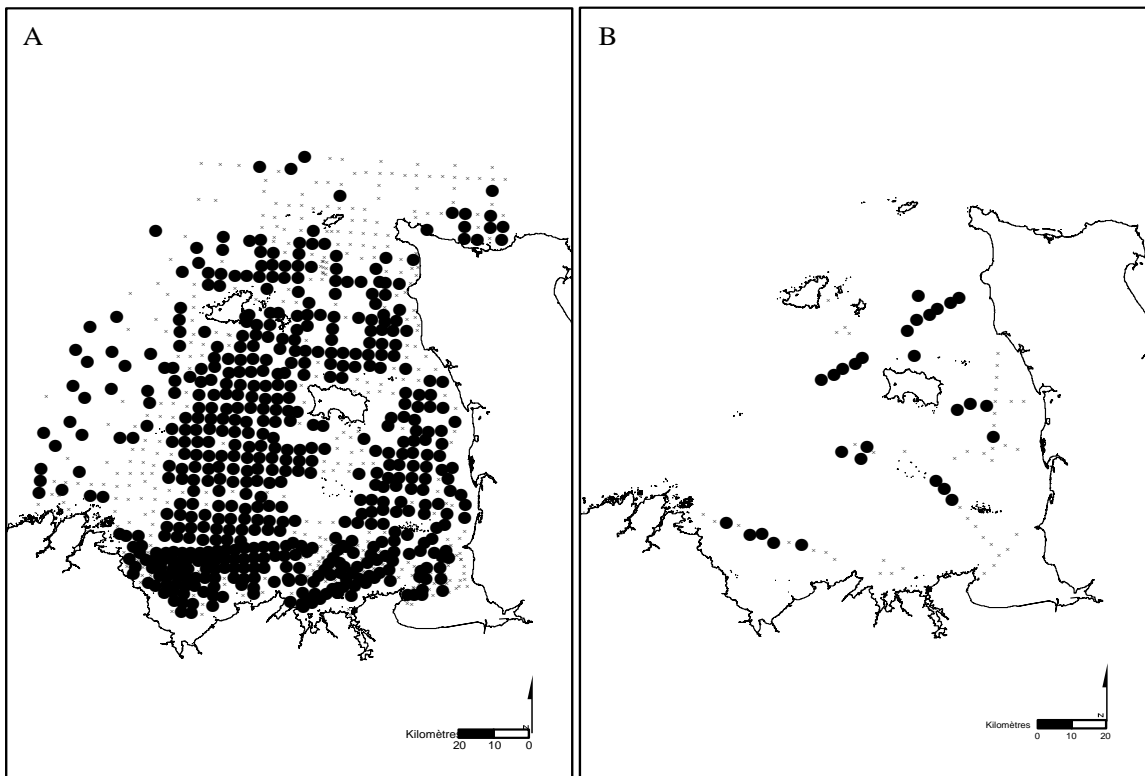


Figure I-30. Cas d'une distribution en régression du bivalve *T. ovata* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.

à l'est du cap Fréhel et est préférentiellement localisée en baie de Saint-Brieuc et au sud de Guernesey ; en Manche, son aire de répartition est limitée, en dehors du golfe normano-breton, à la région de Roscoff (Dauvin et al. 2003a) ; par ailleurs, elle a également été observée sur les côtes atlantiques (i.e. golfe de Gascogne) ainsi qu'en Méditerranée (Naples, golfe de Lion) (Fauvel 1923) et au niveau de monts sous-marins au large de la péninsule ibérique et du Maroc (Surugiu et al. 2008).

Espèces dont l'aire de répartition a progressé

Une seule espèce de bivalve, *Nucula nucleus*, est susceptible d'être classée dans cette catégorie (Figure I-27). Présente principalement le long des côtes occidentales du Cotentin dans les années 70, sa distribution semble s'être étendue dans la partie ouest du golfe et en baie de Saint-Brieuc, où on la retrouve plus fréquemment. Cette espèce sarnienne présente désormais une distribution que l'on peut qualifier d'ubiquiste dans le golfe comparable à celles de *P. rhomboides* ou de *G. glycymeris*.

Les deux polychètes *Notomastus latericeus* et *Lumbrineris latreilli* ont également une aire de répartition qui s'est nettement étendue (Figure I-28, Annexe I-6). Ces deux espèces ont la particularité d'être désormais présentes dans la quasi-totalité des stations prospectées en 2002, respectivement 95,7 et 90,0 %, alors qu'elles étaient réparties de manière assez éparse dans l'ensemble du golfe normano-breton au cours des années 70. Dans le cas de *Lumbrineris latreilli*, il convient également de noter une extension de l'espèce au nord de Jersey.

Espèces dont l'aire de répartition a régressé

La régression la plus spectaculaire est celle observée pour le bivalve *Spisula elliptica* (Figure I-29). Répertoire dans les années 70 sur l'ensemble du golfe normano-breton, cette espèce d'affinité boréale (Tebble 1976), caractéristique de la Manche orientale selon Holme (1966), semble avoir quasiment disparu du golfe ; elle n'a été retrouvée en 2004 qu'à une seule station localisée au sud-est de l'île de Guernesey (i.e. G616).

A des degrés moindres, les bivalves *Timoclea ovata*, *Venus verrucosa* et *Parvicardium scabrum* ainsi que le scaphopode *Antalis vulgaris* montrent une régression notable de leur aire de répartition et de leur fréquence d'occurrence depuis la fin des années 70 (Figure I-30, Annexe I-6). Alors que *T. ovata* était une espèce présente dans la quasi-totalité des stations de sédiments grossiers échantillonnées au cours des années 70, elle n'a été récoltée que dans un

peu moins de 50 % des stations échantillonnées en 2002. Elle semble en particulier avoir disparu de la partie sud-est du golfe, de l'archipel de Chausey à l'entrée de la baie de Saint-Brieuc et être en nette diminution le long des côtes de la presqu'île du Cotentin. De même, la praire *V. verrucosa* qui était une espèce commune à l'échelle de tout le golfe dans les années 70 n'est plus observée que de manière éparse en 11 stations en 2002. Pour leur part, *P. scabrum* et *A. vulgaris* qui sont deux espèces possédant une distribution plutôt côtière dans le golfe, de la baie de Saint-Brieuc à Flamanville, se sont raréfiées au cours des 30 dernières années. Hormis, *V. verrucosa* qui est une espèce sarnienne, les trois autres espèces sont considérées comme communes à l'ensemble de la Manche et avec une large distribution européenne (Hayward & Ryland 1995).

I.4. Discussion

I.4.1. Structuration des peuplements des sédiments grossiers subtidaux du golfe normano-breton

L'intensité décroissante des courants de marée, du large vers le fond du golfe normano-breton, est à l'origine d'une mosaïque d'habitats sédimentaires qui se trouve accentuée par l'irrégularité topographique des fonds qui caractérisent cette région (i.e. îles, plateaux rocheux) (Holme 1961, Retière 1979). Si la nature du sédiment tient alors un rôle central pour expliquer la distribution et la composition des différents peuplements macrobenthiques, il convient d'ajouter l'influence d'autres variables environnementales telles que la température, l'hydrodynamisme ou la turbidité (Retière 1979). A l'échelle de la Manche, comme à l'échelle du golfe normano-breton, la granulométrie joue un rôle très important dans la définition des peuplements benthiques, en totale conformité avec bon nombre de travaux sur la distribution des organismes benthiques (Sanders et al. 1962, Gray 1974, Rhoads 1974, Snelgrove & Butman 1994, Cosentino & Giacobbe 2008).

Dans ce contexte, notre étude s'est ainsi focalisée exclusivement sur des sédiments grossiers de type graviers sableux ou sables graveleux qui recouvrent la très grande majorité des fonds du golfe et sont occupés par le peuplement à *Glycymeris glycymeris*. Au sein de ce peuplement, Retière (1979) avait distingué 4 faciès majeurs : (i) le faciès type à *Amphioxus lanceolatus* - *Glycymeris glycymeris*, (ii) le faciès d'appauvrissement climatique à *Nucula nucleus*, (iii) le faciès d'appauvrissement climatique à *Lithothamnium corallioides*, (iv) le faciès d'appauvrissement climatique à *Lithothamnium corallioides* - *Nucula nucleus*. Si ce

peuplement est caractérisé par la présence de l'amande de mer, *G. glycymeris*, il renferme de nombreuses espèces présentes sur un large spectre édaphique allant des sables graveleux aux graviers caillouteux, ce qui peut expliquer la relative homogénéité de sa composition faunistique. Ainsi, selon Retière (1979), il est possible de retrouver en mélange dans ce peuplement (1) des espèces ubiquistes des sédiments grossiers telles que *Paphia rhomboides*, *Anomia ephippium*, *Nephtys caeca*, *Eunice vittata* ou *Lumbrineris spp.*, (2) des espèces d'affinité texturale préférentielle incluant des espèces gravelo-sabulicoles telles que *Phascolion strombi* ou *Antalis vulgaris*, des espèces gravelicoles telles que *Polygordius lacteus* et *Branchiostoma lanceolatus*, des espèces caillouticoles telles qu'*Euphrosine foliosa* et *Ocenebra erinacea*. L'instabilité relative du sédiment de ce peuplement limite le développement d'une riche épibiose sessile.

Le faciès type est caractérisé par la forte dominance des bivalves filtreurs *Glycymeris glycymeris*, *Timoclea ovata* et *Paphia rhomboides*. Il s'agit d'un faciès d'affinité 'Manche occidentale' avec certaines espèces caractéristiques de cette zone telle que *Clausinella fasciata*. A la périphérie de ce faciès type, au niveau de fonds où l'amplitude thermique annuel est plus prononcée, les faciès d'appauvrissement climatiques se caractérisent par la présence d'espèces plus eurythermes dont la distribution est contrôlée essentiellement par des différences dans la nature du substrat, notamment la proportion occupée par le maërl mort, et la turbidité des eaux. Les faciès d'appauvrissement à *Lithothamnium corallioides*, *Nucula nucleus*, et *L. corallioides-N. nucleus* sont ainsi essentiellement présent le long de la côte ouest du Cotentin dans des eaux turbides, la différence entre eux dépendant de la proportion relative de maërl. D'autre part, Retière (1979) mentionnait un autre faciès climatique, au nord de la baie de Saint Brieuc, dans une zone de très faible turbidité, qui s'individualisait par la présence des polychètes *Eunice vittata*, *Chaetopterus variopedatus* et *Euthalanessa dendrolepis*.

Le dépouillement des 72 stations échantillonnées dans les sédiments grossiers du golfe lors de la mission Benthomont 2 a permis l'identification de 250 espèces. Les densités et les richesses spécifiques présentaient une distribution spatiale très hétérogène sans qu'il soit possible de mettre en évidence de gradients décroissants du large vers la côte pour ces deux variables tel que décrits par Retière (1979). A l'inverse, celles-ci étaient corrélées positivement avec les fractions en graviers et en vases, et négativement avec la fraction en sables. Ceci pourrait refléter à la fois la plus grande complexité structurelle des sédiments graveleux et les plus forts apports trophiques dans les sédiments envasés. En zone intertidale,

Cusson & Bourget (1997) ont mis en évidence que l'hétérogénéité topographique à micro-échelle était susceptible d'influer sur la structure de certaines communautés de l'endofaune benthique de sorte que la diversité et de la richesse spécifique augmentaient des fonds sableux vers des fonds grossiers. La forte hétérogénéité spatiale des densités et de la richesse spécifique de la macrofaune dans les sédiments graveleux de la Manche a été récemment soulignée par Newell et al. (2001). Ces auteurs l'attribuent à un effort d'échantillonnage généralement insuffisant et conseillent de prélever dans un tel environnement un minimum de 10 répliqués de 0,2 m².

L'examen de la structure du peuplement a permis d'identifier deux assemblages benthiques majeurs sans qu'il soit aisé de distinguer d'espèces indicatrices pour chacun d'eux. Le premier assemblage se définit comme le faciès type et comprend la plupart des stations échantillonnées. Il renferme la grande majorité des espèces identifiées (i.e. 229 espèces contre 245 au total) avec de fortes abondances d'espèces caractéristiques des sédiments grossiers telles que *Glycymeris glycymeris*, *Nucula nucleus*, *Lumbrineris latreilli* ou *Pisidia longicornis* (Retière 1979). Le second assemblage correspond à un faciès d'appauvrissement présent de façon très éparse, essentiellement le long des côtes du Cotentin dans des petits fonds, mais également au large de Jersey et du Plateau des Minquiers. Sa localisation se rapproche ainsi des faciès d'appauvrissement climatiques décrits par Retière (1979). L'existence de faciès d'appauvrissement étant souvent liée à l'influence de facteurs écologiques qui agissent non pas sur la composition qualitative du peuplement mais sur son aspect quantitatif (Glémarec 1964), cela expliquerait l'absence d'espèces indicatrices de l'un ou l'autre des deux assemblages mis en évidence. D'autre part, Retière (1979) soulignait que les espèces les plus caractéristiques des faciès climatiques présents le long des côtes du Cotentin étaient essentiellement des espèces de l'épifaune vagile telles que *Liocarcinus pusillus* ou *Pagurus bernhardus*, mal échantillonnés dans notre cas.

La structure du peuplement en deux assemblages majeurs auxquels il convient d'ajouter cinq 'groupes' composés d'une ou deux stations apparaît indépendante du fait que nous ayons considéré l'ensemble des espèces récoltées, y compris les espèces rares, dans nos analyses. En effet, des analyses faites en parallèle qui ne prenaient en compte que les espèces présentes dans plus de 2 ou 5% des stations échantillonnées fournissaient des résultats relativement similaires sans améliorer véritablement la discrimination des différents assemblages ou leur interprétation écologique.

L'organisation spatiale du peuplement des sédiments grossiers du golfe normano-breton ne peut s'expliquer par de faibles variations de la texture sédimentaire. Si celle-ci est un paramètre crucial pour expliquer la distribution des principales communautés benthiques à l'échelle de la Manche (Cabioch et al. 1982), son rôle exact est plus délicat à mettre en évidence au sein d'un peuplement, comme cela a déjà été démontré pour les communautés de sables fins plus ou moins envasés en baie de Seine orientale (Thiébaud et al. 1997) ou en baie des Veys (Dauvin et al. 2004), et pour les communautés de sédiments grossiers en Manche orientale (Newell et al. 2001). Comme l'ont souligné Snelgrove & Butman (1994), les interactions entre les organismes benthiques et la nature du sédiment, souvent décrite exclusivement par la granulométrie, sont complexes et plus variables qu'il a été communément admis. Ainsi, la granulométrie covarie avec de nombreuses variables telles que le contenu en matière organique ou la géochimie de l'eau interstitielle. D'autre part, en interactions avec l'hydrodynamisme, la nature du sédiment ne sera qu'un indicateur de la disponibilité en ressource trophique ou du transport sédimentaire. La texture du sédiment ne décrit ainsi que partiellement l'environnement sédimentaire des organismes. La structure des peuplements pourra également grandement dépendre des apports larvaires à proximité du fond et des capacités de choix des larves pour un environnement donné, ou des interactions biotiques entre organismes.

Si nous nous focalisons exclusivement sur l'assemblage correspondant au faciès type du peuplement à *Glycymeris glycymeris* du golfe normano-breton, il existe de nombreuses similitudes dans les compositions faunistiques entre les cinq principales structures tourbillonnaires définies dans le golfe. Ainsi, les valeurs moyennes des densités des principales espèces, de la richesse spécifique ou de l'indice de diversité de Shannon présentent de faibles écarts entre ces structures. Toutefois, l'analyse de similarité a montré l'existence de différences significatives entre elles selon un double gradient, nord-sud et est-ouest. Ainsi, les peuplements macrobenthiques des structures tourbillonnaires de la partie septentrionale du golfe (i.e. Flamanville et Guernesey) sont significativement différents de ceux de la partie méridionale du golfe (i.e. baie de Saint-Brieuc et baie du Mont-Saint-Michel). Dans cette dernière zone, il existe également une différence significative dans la structure du peuplement entre la baie de Saint-Brieuc et la baie du Mont-Saint-Michel. Si le tourbillon de Flamanville se distingue par les fortes densités relatives des bivalves *Nucula*

nucleus et *Timoclea ovata*, il ne nous a pas été possible à travers la procédure IndVal d'identifier sans ambiguïté les espèces responsables de ces faibles niveaux de différenciation entre les tourbillons.

Les courants résiduels de marée, en agissant sur les phénomènes de dispersion des larves et donc l'apport de jeunes individus au niveau des populations adultes, sont à même de jouer un rôle important dans l'organisation spatiale des peuplements (Guichard et al. 2004). En Manche, Salomon (1990) considérait que la rétention locale des larves n'est possible que dans les zones où les courants résiduels de marée sont faibles (i.e. moins de 1 cm s^{-1}) ou dans les zones où les trajectoires résiduelles sont fermées telles que dans les structures tourbillonnaires du golfe. Ailleurs, dès lors que les vitesses des courants résiduels sont supérieures à 3 cm s^{-1} , l'export larvaire domine ; la pérennité des populations résulte pour l'essentiel d'apports larvaires allochtones, l'évolution de la structure des peuplements benthiques étant alors indépendante du peuplement en place. La variabilité spatiale de l'importance des apports larvaires autochtones ou allochtones pour les populations de différentes espèces de polychètes a d'ailleurs été récemment mise en évidence en Manche à travers le développement de modèles biophysiques de transport des larves (Barnay et al. 2003, Jolly et al. sous presse).

En baie de Saint-Brieuc, les faibles courants résiduels seraient ainsi favorables à la rétention locale des larves d'invertébrés benthiques (Salomon 1991). En baie du Mont-Saint-Michel, une forte rétention larvaire en relation avec la présence d'une structure tourbillonnaire a été mise en évidence à partir d'observations *in situ* ou de simulations du transport pour la polychète *Sabellaria alveolata*, espèce dont la durée de vie des larves peut atteindre deux mois (Dubois et al. 2007, Ayata et al. 2009). Néanmoins, les tourbillons sont également des zones de forts cisaillements et probablement d'intense mélange (Orbi & Salomon 1988, Salomon 1990). En s'appuyant sur la construction d'un modèle à l'équilibre de la distribution d'un traceur, Ménesguen et Gohin (2006) ont démontré que seules les structures tourbillonnaires engendrées par des effets de cap telle que celle présente en baie du Mont-Saint-Michel se comportent véritablement comme des structures rétentives. A l'inverse, les tourbillons permanents observés autour des îles anglo-normandes se comportent comme des zones de dissémination du matériel particulaire. En modélisant le transport des larves de crépidule pour 16 populations différentes réparties sur l'ensemble du golfe, Viard et al (2006) ont montré que la rétention larvaire locale était le processus dominant dans le renouvellement des populations bien qu'il existe une grande variabilité du taux de rétention entre les

populations. Néanmoins, il existe des échanges larvaires non négligeables entre populations qui peuvent expliquer le succès de l'introduction et de l'expansion de cette espèce dans tout le golfe et l'absence d'une différenciation génétique entre populations.

La perméabilité des structures tourbillonnaires, en particulier autour des îles anglo-normandes, permettrait d'expliquer l'absence d'effets clairs sur la structure des peuplements benthiques subtidaux des sédiments grossiers du golfe normano-breton et la relative homogénéité de leur composition faunistique. Salomon (1990) avait évoqué l'existence de zones de convergence des courants le long des côtes nord-bretonnes dans la région de Perros-Guirrec qui induiraient une discontinuité dans la répartition des organismes benthiques et favoriseraient l'isolement du golfe. Néanmoins, cet effet de l'hydrodynamisme sur la distribution des peuplements benthiques correspond davantage à une individualisation du golfe par rapport au reste de la Manche qu'à une structuration des peuplements internes au golfe. La faible différenciation nord-sud et est-ouest des peuplements mise en évidence dans notre travail est plutôt à mettre en relation avec les limites de répartition de certaines espèces emblématiques. Ainsi, le front thermique existant entre Jersey et Guernesey limite l'entrée d'espèces caractéristiques de la Manche occidentale telles que *Gouldia minima* ou *Clausinella fasciata*, conformément aux observations de Retière (1979). A l'inverse, les températures plus élevées dans la partie méridionale du golfe sont propices au développement des populations des espèces sarniennes telles que *Venus verrucosa* ou encore *Calyptra chinensis*. Les différences entre les peuplements benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel et la baie de Saint-Brieuc sont à rechercher dans l'existence d'une limite de distribution entre ces deux baies pour plusieurs espèces telle que la polychète *Euthalenessa oculata*.

La présence de tourbillons n'explique ainsi que très difficilement l'organisation du peuplement benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton qui résulte de la persistance de populations sur plusieurs générations. A l'inverse, sur des échelles de temps plus courtes, ces derniers pourraient influencer sur la dynamique des populations des espèces à cycle benthopélagique *via* un contrôle de la dispersion des larves.

I.4.2. Effets des structures tourbillonnaires sur la démographie des principales espèces de bivalves du golfe normano-breton

Les trois espèces de bivalves (i.e. *Glycymeris glycymeris*, *Paphia rhomboides* et *Timoclea ovata*) spécifiquement étudiées dans le cadre de ce chapitre sont parmi les espèces les plus communes du peuplement des sédiments grossiers du golfe normano-breton. En dépit

de différences dans leur distribution spatiale qui peuvent être reliées à une variabilité spatiale des facteurs édaphiques (texture sédimentaire), des différences en termes de structure démographique et de croissance ont également été mises en évidence entre les divers secteurs du golfe. En particulier, cette variabilité entre secteurs (i.e. inter-gyre) est très largement supérieure à la variabilité intra-gyre, suggérant que les mécanismes qui en sont responsables ne résultent pas de variations locales des paramètres environnementaux.

Les résultats les plus probants sont les suivants. Dans le cas de la palourde rose (*P. rhomboides*), des différences significatives des structures en taille et en âge ont été observées entre les tourbillons de Flamanville, de Jersey, et de la baie de Saint-Brieuc. La population du tourbillon de Flamanville était essentiellement composée d'individus de grande taille âgés de plus de trois ans alors que la population de Jersey comprenait essentiellement des individus jeunes. La population de la baie de Saint-Brieuc était pour sa part caractérisée par une répartition plus homogène des différentes classes de taille et d'âge. Dans le cas de l'amande de mer (*G. glycymeris*), les populations échantillonnées sont principalement composées d'individus âgés de plus de 15 ans. Néanmoins, l'analyse des structures de tailles fait ressortir des différences significatives entre certaines structures tourbillonnaires, principalement celles de la baie de Saint-Brieuc, de Jersey et de Guernesey. En particulier, les individus jeunes et de petite taille sont plus communs dans les stations échantillonnées autour de Guernesey alors qu'en baie de Saint-Brieuc ce sont des individus âgés et de grande taille qui prédominaient. Enfin, dans le cas de *Timoclea ovata* dont les fortes abondances étaient uniquement cantonnées au nord de la zone d'étude, des différences significatives des structures de taille ont été détectées entre les tourbillons de Guernesey et de Flamanville.

Les causes d'une telle variabilité démographique inter-gyre sont multiples et incluent (1) des différences d'intensité des apports larvaires en relation directe avec la cohérence spatiale du recrutement au sein de chaque structure tourbillonnaire, (2) des différences de survie des jeunes recrues, (3) des différences de survie des individus adultes en relation avec l'exploitation commerciale des espèces et/ou (4) des différences de croissance. Le premier point est ainsi à relier directement avec l'influence des tourbillons sur les schémas de transport des larves. Les résultats des simulations du transport des larves de crépidule déjà évoqués précédemment avaient ainsi démontré que la connectivité entre populations se limitait essentiellement à des sites voisins (i.e. intra-gyre) (Viard et al. 2006). Si des échanges sur de plus longues distances sont possibles et suffisants pour assurer une relative homogénéité de la structure du peuplement, ils peuvent être insuffisants pour considérer que

les populations des espèces de bivalves dans le golfe forment une seule population ouverte soumise à un apport larvaire homogène dans l'espace. Bien que cette hypothèse puisse être avancée pour expliquer les différences de démographie décrites chez *P. rhomboides* et *T. ovata*, elle est plus difficile à évoquer dans le cas de *G. glycymeris*. En effet, les populations étudiées se caractérisent par leur vieillesse, suggérant soit une alternance sur des cycles longs d'années de fort recrutement avec des années de faibles recrutements, soit une ségrégation dans l'espace de la distribution des jeunes individus et des individus adultes.

Au-delà de l'intensité de la connectivité entre les structures tourbillonnaires via la phase larvaire, la survie des jeunes individus benthiques est également à même d'influencer fortement la structure démographique des populations et le succès du recrutement, brouillant ainsi le signal initial imprimé par l'intensité des apports larvaires (Olafsson et al. 1994, Gosselin & Qian 1997). Chez *P. rhomboides*, la mortalité des individus est extrêmement forte durant les deux premières années de vie de cette espèce, atteignant 87 à 90 % des individus recrutés au cours de la première année, puis 79 à 81% des individus survivants au cours de la deuxième année (Savina 2004). Cette mortalité dépend principalement de mécanismes de compétition intra-spécifique pour la ressource trophique qui est tributaire de la densité en individus mais également de la disponibilité de la ressource. D'autre part, il n'est pas possible d'écarter une variabilité spatiale d'autres sources de mortalité qui ne peuvent être évaluées dans le cadre de ce travail telle que la prédation par l'épifaune vagile (Olafsson et al. 1994, Seitz et al. 2001).

L'exploitation dont fait l'objet la palourde rose et l'amande dans le golfe normanno-breton est également susceptible de modifier la structure démographique de ces deux espèces. Cela se produit par le prélèvement de manière privilégiée des individus de grande taille dans les zones soumises à une pression de pêche forte sachant que pour ces deux espèces, la taille minimale autorisée de première capture est ainsi de 38 mm pour la palourde et 40 mm pour l'amande (Savina 2004). En comparant l'évolution des structures démographiques des palourdes roses entre les années 80, les années 90 et 2002, Savina (2004) a pu mettre en évidence un rajeunissement des populations dans l'ouest Cotentin, zone soumise à une pression de pêche depuis la fin des années 80. Un tel rajeunissement a également été constaté dans la baie de Saint-Brieuc où l'exploitation de la palourde rose a pris de l'ampleur dans les années 2000 (Huet & Pitel-Roudaut 2006). Chez l'amande de mer *G. glycymeris*, l'effet de l'exploitation de cette espèce est à pondérer dans la mesure où la production est restée stable à environ 1500 t an⁻¹ depuis de nombreuses années, et est sans

doute très inférieure au potentiel biologique de son stock (Noël et al. 1995). Bien que la mise en place de décrets et de quotas de pêche a permis cette stabilité et évité le risque de surexploitation de l'espèce, le faible intérêt économique porté sur cette espèce est une des principales raisons qui expliqueraient son maintien.

La croissance chez les bivalves dépend de nombreux facteurs environnementaux parmi lesquels les plus importants sont la densité, la disponibilité en nourriture, la teneur en matériel en suspension dans la masse d'eau ou la température (Ménèsguen & Dreves 1987, Savina & Pouvreau 2004, Savina & Ménèsguen 2007). Pour la palourde rose *P. rhomboides*, la modélisation de la croissance réalisée selon la courbe de Von Bertalanffy indique ainsi une variabilité spatiale de la croissance avec un taux plus faible dans la structure tourbillonnaire de Flamanville. Savina (2004) avait déjà souligné une telle variabilité en montrant l'existence d'une croissance plus en plus rapide d'ouest en est de la baie en fonction de la concentration en phytoplancton et en matériel en suspension. Au regard des données sur la distribution moyenne de la biomasse phytoplanctonique dans le golfe (Ménèsguen et al. 2007), il apparaît difficile d'évoquer en premier lieu ce paramètre pour expliquer les résultats que nous avons obtenus. Définir la meilleure accessibilité à la ressource trophique implique ainsi de combiner des observations de biomasse du phytoplancton avec la vitesse des courants (Savina & Ménèsguen 2007).

Dans le cas de l'amande, une relative homogénéité de la croissance à l'échelle du golfe a été observée. Il convient cependant de noter que la croissance de cette espèce est nettement plus lente que celle de *P. rhomboides* ($k = 0,12$ vs. $k = 0,66$). Alors que chez la palourde l'alimentation est continue et le taux d'assimilation est fort (i.e. environ 90 %), l'amande de mer ne s'alimente que périodiquement et présente un taux d'assimilation moindre (i.e. environ 78 %) (Savina & Pouvreau 2004). La très longue durée de vie de l'amande confère une telle inertie à la population que cela lisse très probablement de manière importante la réponse des individus aux effets environnementaux. Toutefois, si la croissance est indépendante des concentrations en phytoplancton chez *G. glycymeris*, elle est fortement corrélée à la densité en individus (Savina 2004).

Cette analyse de la démographie et de la croissance des principales espèces de bivalves du peuplement des sédiments grossiers du golfe normano-breton suggère un rôle possible des structures tourbillonnaires sur la dynamique des populations. Elle amène cependant à un certain nombre de remarques d'ordre méthodologique.

Premièrement, le regroupement des stations s'est effectué selon un critère subjectif,

présupposant initialement une influence des tourbillons. Ce choix se justifie pleinement de par (1) la faible variabilité des structures démographiques entre stations voisines et (2) la nécessité de disposer d'un nombre suffisant d'individus pour construire des courbes de croissance ou des histogrammes de distribution de fréquence de taille suffisamment robustes. *A contrario*, l'effet de facteurs environnementaux locaux indépendants de la présence des structures tourbillonnaires (ex : phénomènes de densité dépendance, température) est masqué.

Deuxièmement, les structures en âge et donc la croissance estimées à partir du comptage des stries d'arrêt de croissance annuel peuvent être assez difficiles à interpréter en raison de (1) l'incertitude qui réside dans l'identification de la première strie et (2) l'existence de stries supplémentaires. Chez *P. rhomboides*, des stries additionnelles peuvent s'ajouter suite à une modification de l'état physiologique des individus face à un stress extérieur (ex. chute de la disponibilité de la ressource trophique) (Berthou et al. 1986, Blanchard et al. 1986). Chez l'amande de mer, (Guichardiere 2004) a comparé deux méthodes d'âgeage des individus selon le comptage des stries externes visibles sur la coquille (i.e. méthode employée dans le cas présent) ou le comptage des stries internes sur une coupe transversale de la coquille. Ces deux méthodes peuvent alors fournir des estimations relativement divergentes de l'âge des individus lorsque celui-ci dépasse les 20 ans. La méthode de comptage des stries externes conduit ainsi à une forte sous estimation de l'âge du fait du resserrement des stries qui rend leur lecture quasi-impossible. Dans le cas des individus les plus âgés, les estimations fournies ont pu être très largement biaisées sachant que certains auteurs ont avancé que cette espèce avait une espérance de vie qui pouvait atteindre 98 ans (Ramsay et al. 2000).

I.4.3. Evolution temporelle des distributions de quelques espèces d'invertébrés benthiques du golfe Normano-Breton

Depuis la seconde moitié du 19^{ème} siècle, des suivis des températures moyennes de l'eau de mer en différentes zones du plateau continental du nord-ouest de l'Europe (i.e. Golfe de Gascogne, Manche occidentale, Mer du Nord, Mer Baltique) ont montré une alternance de périodes de réchauffement et de périodes de refroidissement (Hawkins et al. 2003, McKenzie & Schiedek 2007, de Castro et al. 2009). A titre d'exemple, dans le Golfe de Gascogne, quatre périodes majeures ont été distinguées : (1) un refroidissement de 1867 à 1910, (2) un réchauffement de 1910 à 1945, (3) un refroidissement de 1945 à 1974 et (4) un réchauffement de 1974 à aujourd'hui (de Castro et al. 2009). Le réchauffement observé, en particulier au cours des deux dernières décennies, apparaît sans précédent depuis la mise en place de

l'instrumentation océanographique, aussi bien en termes de valeurs relevées que de taux de changement. Ainsi, dans les eaux océaniques du Golfe de Gascogne, le réchauffement rapporté de 1985 à 2006 variait entre 0,15 °C par décennie au nord-ouest de l'Espagne et 0,45 °C par décennie au sud de la Bretagne (de Castro et al. 2009). En mer du Nord et en mer Baltique, l'augmentation de la température moyenne de l'eau de surface était d'environ 0,6 °C entre 1985 et le début des années 2000 (McKenzie & Schiedek 2007). Dans des systèmes plus côtiers, la température a augmenté d'environ 1°C au cours de la décennie 1990-2000 au large de Plymouth (Hawkins et al. 2003) alors qu'une élévation de 1,5°C a été enregistrée en mer de Wadden au cours des 25 dernières années (van Aken 2008). Dans le golfe normano-breton, les suivis réalisés depuis les années 80 au niveau de Guernesey ou de Flamanville confirment ces observations avec une augmentation de l'ordre de 1°C depuis 1990. A l'inverse, à Cancale, site pour lequel les relevés de température n'ont été réalisés que depuis 1993, aucune tendance claire ne se dégage. Deux hypothèses non exclusives peuvent ainsi être avancées pour expliquer cette différence : (1) les variabilités interannuelles des températures ne permettent pas de détecter une évolution significative des températures sur une série n'excédant pas 15 ans ; (2) le réchauffement des températures des eaux de surface n'est pas un phénomène homogène dans l'espace de sorte que des variations dans l'amplitude du phénomène ont été observées à une échelle régionale (Gomez-Gesteira et al. 2008).

Par ailleurs, le réchauffement climatique décrit pour les deux dernières décennies n'est pas nécessairement constant au cours de l'année. Le long des côtes françaises du Golfe de Gascogne un réchauffement significatif des eaux de surface n'est observé que pour les périodes printanières et estivales entre 1985 et 2005 (Gomez-Gesteira et al. 2008, de Castro et al. 2009). En mer du Nord, une élévation significative des températures est détectée pour toutes les saisons entre 1985 et le début des années 2000 mais celle-ci est de bien plus grande amplitude en été que lors des autres saisons (McKenzie & Schiedek 2007). S'il existe également une variabilité saisonnière de l'ampleur du réchauffement dans le golfe normano-breton, l'été et l'hiver apparaissent comme les deux saisons pour lesquels la hausse de la température est la plus prononcée.

L'impact du réchauffement climatique sur le compartiment biologique, plus précisément sur la composition, la structure et la dynamique des communautés marines a fait l'objet de nombreux travaux au cours des dernières années, illustrant la complexité des réponses des organismes (Southward 1995, Hiscock et al. 2004, Harley et al. 2006). En

agissant sur les taux de survie des différents stades de développement des organismes, la durée du développement larvaire ou la période de reproduction, la température est à même de fortement influencer la distribution de nombreuses espèces marines dont les limites suivent généralement les isothermes estivales ou hivernales (Hiscock et al. 2004). Dans une région donnée, le réchauffement se répercuterait négativement sur les espèces boréales dont les aires de distribution se réduiraient et aurait à l'inverse un effet favorable pour l'installation de nouvelles espèces méridionales. De telles évolutions de la répartition des espèces ont déjà été observées pour plusieurs groupes fonctionnels dans différentes régions d'Europe occidentale. Par exemple, sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, l'accroissement des températures s'est traduit depuis les années 80 par un déclin et une quasi-disparition d'espèces nordiques tels que le carrelet ou la limande et une augmentation des stocks d'espèces méridionales tel que le cèteau (Désauney et al. 2006). Dans l'Atlantique nord-est et les mers européennes, de profonds bouleversements dans la diversité des copépodes calanoides ont été observés avec une modification des limites biogéographiques des distributions des assemblages d'espèces au cours des 30 dernières années : la limite de distribution des espèces des eaux tempérées chaudes a progressé vers le nord d'environ 10°C en latitude parallèlement au déclin des espèces d'eaux tempérées froides ou d'espèces subarctiques (Beaugrand et al. 2002). Autour des îles britanniques, la distribution et l'abondance de plusieurs espèces d'invertébrés benthiques intertidaux caractéristiques des eaux chaudes telles que *Patella depressa* ou *Osilinus lineatus* ont augmenté au cours des dernières années (Hawkins et al. 2003, Mieszkowska et al. 2007).

Au-delà d'un effet direct sur les organismes en relation avec leurs tolérances physiologiques, l'augmentation des températures peut également influencer le niveau d'abondance et la dynamique de populations des organismes benthiques et pélagiques. En mer de Wadden, l'effort de reproduction du bivalve *Macoma balthica* a diminué significativement au cours des dernières années à la suite de la hausse des températures hivernales (Honkoop & van der Meer 1997). Néanmoins, cette baisse de la quantité d'œufs produits ne semble pas être la cause première des mauvais recrutements induits par des hivers doux qui seraient plutôt causés par une reproduction plus précoce et un taux de prédation par les crevettes accru sur les individus nouvellement sédentarisés (Philippart et al. 2003). Le cirripède boréal *Semibalanus balanoides* requiert de faibles températures hivernales pour se reproduire avec succès ce qui pourrait expliquer la relation exponentielle négative observée sur la côte ouest du Cotentin entre le recrutement printanier et les écarts thermiques hivernaux (Drévès 2001).

A l'inverse l'augmentation des températures hivernales et printanières en Mer du Nord semble avoir favorisé depuis 1987 la reproduction, la survie larvaire et le développement de la population adulte de l'oursin *Echinocardium cordatum* (Kirby et al. 2007).

De par ces caractéristiques hydrologiques particulières qui permettent la présence sur une zone restreinte d'espèces avec des affinités thermiques différentes, le golfe normano-breton constitue un site atelier original en Manche pour appréhender les effets du réchauffement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique. Par ailleurs, la comparaison d'observations à près de 30 ans d'intervalle nous a permis de couvrir la fin de la période froide du début des années 70 et la période chaude actuelle. Néanmoins, les biais engendrés par l'usage de différents engins de prélèvement aux deux périodes d'échantillonnage nous ont amené à limiter notre analyse à certains organismes de grande taille et peu mobiles, supposés être correctement échantillonnés aux deux périodes (i.e. 11 bivalves, 4 polychètes, 2 gastéropodes et un scaphopode).

Au regard des origines biogéographiques des différentes espèces telles que décrites par Holme (1966), les attendus de cette comparaison étaient les suivants :

(1) un déclin ou une disparition des espèces boréales qui devrait être plus prononcé pour les espèces de la Manche occidentale considérées comme sténothermes que pour les espèces de la Manche orientale décrites comme étant plus eurythermes ;

(2) un développement des espèces sarniennes ;

(3) l'apparition d'espèces cornubiennes, méridionales, non récoltées dans les années 70 ;

(4) des réponses contrastées des espèces présentes dans toute la Manche en fonction des conséquences de la température sur la dynamique des populations.

Pour une majorité d'espèces (i.e. 10 espèces sur 18), les distributions sont restées relativement inchangées depuis ces 30 dernières années qu'il s'agisse d'espèces présentes dans toute la Manche comme *Glycymeris glycymeris* ou d'espèces sarniennes comme *Calyptrea chinensis*. De manière plus surprenante, les deux seules espèces du jeu de données classées comme des espèces de la Manche occidentale et pour lesquelles la température est considérée comme un facteur limitant à la pénétration dans la Manche (i.e. *Gouldia minima* et *Clausinella fasciata*) demeurent cantonnées en périphérie du golfe normano-breton. Le réchauffement pourtant observé dans la partie nord du golfe ne semble pas avoir affecté leur distribution et entraîné un retrait plus à l'ouest. Ces résultats confirment en partie les

observations réalisées par Kaiser & Spence (2002) qui ont comparé la structure de la mégafaune benthique (i.e. faune tamisée sur une maille de 10 mm) en 5 stations du golfe normano-breton entre les années 50 et 1998. Ainsi, la présence et le niveau d'abondances des bivalves de grande taille et à longue durée de vie était restée quasi inchangée dans la plupart des stations échantillonnées à 40 ans d'intervalle. Parmi les quatre espèces majeures qui caractérisaient le peuplement benthique aux deux périodes (i.e. *Glycymeris glycymeris*, *Paphia rhomboides*, *Timoclea ovata* et *Venus verrucosa*), les deux premières demeurent encore aujourd'hui abondantes alors que les deux autres ont régressé.

Au total, la distribution de cinq espèces a régressé de manière significative depuis les années 70. Le cas le plus spectaculaire est celui de la spisule, *Spisula elliptica*, espèce typique des eaux boréales dont la limite sud de distribution se situe en Manche. Commune durant les années 70, elle a quasiment disparu aujourd'hui du golfe, n'ayant été recensé qu'en une seule station en 2004 à l'entrée du golfe, à proximité de Guernesey. Pour cette espèce, un effet direct de l'élévation des températures n'est pas à exclure pour justifier cette très nette régression dans la mesure où les conditions climatiques ont été évoquées comme une cause importante de mortalité de plusieurs espèces de spisule. Le long des côtes N-E des Etats-Unis, la répartition bathymétrique de la population de *Spisula solidissima solidissima* a été modifiée en raison d'une élévation importante des températures de l'eau entre 1999 et 2002 (i.e. approximativement 4 °C au dessus des moyennes obtenues sur une série temporelle de 1978 à 2002) : présente préférentiellement entre 25 et 35 m entre 1982 et 1997, elle est désormais plus abondante vers des zones plus profondes, entre 35 et 40 m (Weinberg 2005). Les stress thermiques associés au réchauffement seraient ainsi la cause de mortalités importantes des individus dans les zones les moins profondes. Sur les côtes hollandaises, d'importantes mortalités en raison d'hivers rigoureux lors des années 95/96 et 96/97 ont été reportées chez *Spisula subtruncata* (Cardoso et al. 2007, Baptist & Leopold sous presse).

Les 4 autres espèces en régression sont soit des espèces présentes dans toute la Manche (i.e. *Venus verrucosa*, *Parvicardium scabrum* et *Antalis vulgaris*), soit des espèces sarniennes (i.e. *Timoclea ovata*) pour lesquelles un effet direct de la température sur le taux de survie est peu vraisemblable. Si un effet indirect de la température comparable à celui décrit précédemment pour *Macoma balthica* en mer de Wadden ne peut être écarté, d'autres perturbations environnementales peuvent être avancées pour expliquer cette dynamique, en particulier les effets dus à la pêche. Dans le cas d'organismes benthiques, ces effets sont soit

direct en raison d'une mortalité par exploitation pour les espèces cibles ou accessoires d'une pêcherie, soit indirect en raison des perturbations qu'entraînent les engins de pêche (Jennings & Kaiser 1998). Les principaux effets indirects induits par les engins traînants (dragues à coquilles, chalut à perche) sont ainsi (1) une modification de la structure physique des sédiments qui peut se répercuter sur la composition faunistique des peuplements (Hily et al. 2008), (2) une mortalité accrue des espèces de l'épifaune sessile de forme arborescente (Kaiser et al. 2000), (3) une hausse de la mortalité des espèces de l'endofaune à coquilles et tests calcaires fragiles (i.e. certains bivalves et échinodermes) (Rumohr & Kujawski 2000, Callaway et al. 2007) et (4) le développement d'espèces carnivores, nécrophages ou opportunistes (Frid et al. 2000, Rumohr & Kujawski 2000).

Dans ce contexte, le déclin de la praire *V. verrucosa* peut être vraisemblablement attribué à un effet direct de la pêche. Si l'exploitation des gisements de praire dans le golfe normano-breton a été initiée par les pêcheurs de la baie de Saint-Brieuc dès le début des années 1950 avant de rapidement s'étendre à la baie de Saint Malo (1956) et à la région de Granville (1958), un déclin des captures a été observé dès le milieu des années 1980 suite à une succession de mauvais recrutements conjuguée à un développement excessif de l'activité (Noël et al. 1995, Savina 2004). Dans le port de Granville, les quantités débarquées de praire sont ainsi passées de plus de 3000 t entre 1975 et 1980 à quelques centaines de tonnes au début des années 2000 (Savina 2004). Un tel effet de l'exploitation aurait également pu affecter l'évolution des densités de spisules.

Pour *P. scabrum*, *T. ovata* et *A. vulgaris*, la régression dans les secteurs est et sud du golfe normano-breton est plus probablement liée à un effet indirect de la pêche. En effet, à l'exploitation de la praire déjà évoquée, d'autres pêcheries importantes de bivalves existent dans le golfe (Savina 2004). Le gisement actuel de coquilles Saint Jacques est exploitée en baie de Saint-Brieuc depuis 1961 et a connu un fort développement dès le début des années 70. Dans cette même baie, la pêche à la palourde rose et à l'amande de mer s'est développée dans les années 1980 pour répondre au déclin des captures de praire. A Granville, la mise en place d'une pêcherie pour ces deux espèces a été plus tardive et date du début des années 1990. Si l'absence de données précises et spatialisées de l'effort de pêche aux bivalves dans le golfe ne permet pas de corréliser l'intensité de la perturbation avec l'intensité du déclin, des pêches expérimentales avec une drague à praire ont montré une mortalité accrue de 5 à 20 % des organismes benthiques (Pitel et al. 2001). D'autre part, en mer du Nord, le déclin du taux d'occurrence de nombreuses espèces de bivalves au cours du 20^{ème} siècle a été attribué à une intensification de l'effort de pêche (Rumohr & Kujawski 2000).

A l'inverse, l'activité de pêche pourrait être la cause de la progression des polychètes *Lumbrineris latreilli* et *Notomastus latericeus*. Classées comme des espèces indifférentes ou tolérantes aux perturbations (Borja et al. 2000), ces deux espèces dépositives de subsurface auraient pu profiter d'un accroissement en matière organique du sédiment lié à la pêche. Néanmoins, un biais dû à des différences d'échantillonnage entre les années 70 et 2002 ne peut être totalement écarté.

La troisième espèce ayant montré une progression au cours des 30 dernières années dans le golfe est le bivalve *Nucula nucleus*. Il s'agit alors de la seule espèce sarnienne pour laquelle l'élévation de température peut être évoquée comme étant la cause première de l'évolution spatio-temporelle de sa distribution. Il convient également de mentionner que le déclin d'autres espèces de bivalves suspensives ait pu profiter aux nucules en réduisant la compétition interspécifique pour la ressource trophique.

Comme l'a souligné récemment Cloern (2001), l'évolution temporelle de la structure et de la dynamique des écosystèmes côtiers résulte de l'interaction de multiples facteurs de stress incluant en particulier l'eutrophisation, les pollutions, l'introduction d'espèces exotiques, l'exploitation des ressources et les changements climatiques. Dans le golfe normano-breton, les deux premières causes de perturbation semblent relativement anecdotiques. A l'inverse, l'introduction de la crépidule, *Crepidula fornicata*, dans les baies du Mont-Saint-Michel et de Saint-Brieuc dans les années 70, puis la prolifération de cette espèce ont sensiblement modifiées la texture sédimentaire et la structure des communautés benthiques des zones fortement colonisées (Dupouy & Latrouite 1979, Hamon & Blanchard 1994, Blanchard 1997, Blanchard & Ehrhold 1999, Blanchard 2009). Par ailleurs, cette espèce étant localement le suspensivore dominant dans le golfe, elle joue un rôle clef dans le contrôle de la production primaire et sa disponibilité pour les autres filtreurs (Arbach Leloup et al. 2008, Cugier et al. soumis). L'impact direct de cette espèce sur l'évolution des communautés benthiques de sédiments grossiers du golfe ne peut être évoqué dans notre cas dans la mesure où les zones fortement colonisées par la crépidule ont été volontairement exclues de notre plan d'échantillonnage. En revanche, l'hypothèse d'un effet indirect de la crépidule sur certaines populations de bivalves à travers une limitation de l'accès à la ressource ne peut être totalement éliminée. Elle demeure difficile à vérifier en l'état actuel de par l'absence de données à long terme sur l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans le golfe. D'autre part, il est difficile d'expliquer que seules certaines espèces de bivalves seraient affectées.

De manière plus vraisemblable, les changements décrits pour certaines espèces du golfe normano-breton résultent de l'effet couplé de la pêche et de l'élévation récente des températures tel que cela a pu être observé pour les populations de poissons démersaux de l'Atlantique nord-ouest (Halliday & Pinhorn 2009) ou les peuplements macrobenthiques du golfe de Gascogne (Hily et al. 2008) et de la mer du Nord (Callaway et al. 2007). En Manche occidentale, les travaux de Southward (1995) ainsi que ceux, plus récents, de Hawkins et al (2003) ont montré que l'élévation récente des températures était à l'origine de grands bouleversements en termes d'abondance et de structure spatiale de certaines communautés marines, notamment les communautés planctoniques ou les communautés benthiques intertidales. Lors de nos travaux, les effets du changement climatique n'ont été détectés de manière vraisemblable que sur un nombre réduit d'espèces : l'espèce boréale *Spisula elliptica* et l'espèce sarnienne *Nucula nucleus*. Aucune introduction récente d'espèce méridionale n'a été mise en évidence. Plusieurs raisons peuvent être avancées pour tenter d'expliquer nos résultats au regard des études déjà réalisées sur la réponse des espèces marines en Manche occidentale :

(1) Les espèces analysées au cours de notre étude sont des espèces à durée de vie longue dont le temps de réponse à une perturbation est nettement plus lent que celui des espèces planctoniques. Dans le cas où le réchauffement affecterait en premier lieu la réussite à la reproduction et l'intensité du recrutement des espèces boréales, plusieurs années voire dizaines d'années peuvent s'écouler avant que des effets significatifs sur les abondances et une éventuelle extinction de l'espèce soient détectés (Hiscock et al. 2004). D'autre part, selon Mieszkowska et al (2005), il est moins évident d'observer un effet dû au réchauffement climatique sur les espèces boréales dont la limite sud de distribution se situe généralement dans le Golfe de Gascogne que sur les espèces tempérées chaudes dont les phénomènes de progression ont été marqués.

(2) Les espèces intertidales qui vivent à l'interface entre les milieux marins et terrestres sont soumises à de fortes contraintes liées au changement climatique propres aux deux environnements (température de l'air, température de l'eau, dessiccation, exposition) qui expliqueraient l'extrême sensibilité de ces organismes (Helmuth et al. 2006). A titre de comparaison, dans le golfe normano-breton, des populations de la polychète intertidale *Sabellaria alveolata* qui se trouve en limite nord de distribution en baie du Mont-Saint-Michel se développent depuis quelques années le long des côtes ouest du Cotentin (Le Mao, comm. pers.).

(3) Les spécificités hydrodynamiques du golfe pourraient influencer l'installation des espèces méridionales. L'extension de l'aire de répartition de la majorité des invertébrés benthiques dépend non seulement de la présence d'un milieu propice à l'installation et à la survie des organismes mais également d'apports larvaires extérieurs depuis des populations sources plus ou moins éloignées (Zacherl et al. 2003, Dunstan & Bax 2007, Ling et al. 2009). Si nous avons pu démontrer que les structures tourbillonnaires présentes dans le golfe ne se comportent pas comme des barrières imperméables aux flux larvaires et ne contribuent que très faiblement à la différenciation spatiale des communautés benthiques sur le long terme, l'emboîtement des tourbillons pourrait contribuer à l'isolement relatif des eaux du golfe (Salomon & Breton 1993) et ainsi réduire le taux de progression d'espèces méridionales dans cette région.

La compréhension des causes des changements des communautés marines, dont ceux liés au réchauffement climatique, nécessite de longues séries temporelles d'observations qui permettent de comparer les dynamiques jointes des paramètres environnementaux et des composantes biologiques des écosystèmes (Southward 1995). Notre approche qui a consisté à comparer deux images de la distribution de quelques espèces à 30 ans d'intervalle a le mérite de permettre une mise en évidence rapide des changements majeurs mais elle renseigne peu sur leur cinétique et les facteurs qui en sont responsables (Grémare et al. 1998). D'autre part, les différences d'effort d'échantillonnage et de techniques de prélèvement aux deux périodes étudiées nous ont amené à traiter les données en termes de présence/absence alors qu'un examen de l'évolution temporelle des densités nous aurait davantage renseignés sur d'éventuelles modifications des abondances relatives des principales espèces.

Notre étude n'a porté que sur une zone géographique restreinte qui a ainsi limité notre perception de l'évolution des aires de distribution biogéographiques des espèces. A l'avenir, il serait souhaitable de travailler à une échelle d'espace bien plus importante (i.e. la Manche) afin de tester l'hypothèse du rôle de barrière hydrodynamique jouer par les tourbillons pour les espèces méridionales ou de confirmer le déclin de *Spisula elliptica* dans les zones les plus chaudes du littoral. D'autre part, l'analyse de la structure et de la dynamique de populations de quelques espèces emblématiques telles que la spicule *S. elliptica*, *Nucula nucleus* ou *Timoclea ovata* en différentes stations en Manche aiderait à mieux comprendre les effets du réchauffement sur la biologie de la reproduction de ces espèces et la réussite de leur recrutement.

CHAPITRE II

L'environnement naturel vs. la conchyliculture : Quels impacts sur le benthos intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel ?

II.1. Introduction

Les pressions environnementales naturelles qui s'exercent sur le domaine intertidal ont une influence majeure sur la structuration spatiale de la macrofaune benthique qui lui est associée (Dankers & Beukema 1983, Peterson 1991). L'organisation spatiale des communautés benthiques intertidales dépend des fortes interactions entre des variables physico-chimiques (action des courants de marée et/ou des vagues, distribution des particules sédimentaires, morphologie de l'estran, temps d'immersion, stress dus aux écarts thermiques et halins) et des processus biologiques tels que le recrutement ou encore les interactions entre espèces (compétition, prédation...) (Gaines & Roughgarden 1985, Raffaelli & Hawkins 1999, Brazeiro 2001, Fujii 2007). Selon les travaux de Peterson (1991), la distribution des organismes benthiques en réponse à un stress environnemental reflète le seuil de tolérance des espèces aux différents facteurs. Il en résulte (1) la nécessité d'un temps d'immersion au cours d'un cycle de marée, plus ou moins long selon les invertébrés benthiques et fonction de leurs exigences nutritionnelles et énergétiques ; (2) une incapacité de certaines espèces à supporter des expositions prolongées à l'air de sorte que celles-ci vont se positionner préférentiellement dans la partie inférieure de l'estran beaucoup moins soumise à ce type de stress physique et chimique (dessiccation, choc osmotique) ; (3) un choix de la nature du substrat qui est directement tributaire de l'action forte ou modérée de l'hydrodynamisme (courants, vagues, houle) sur l'estran ; (4) un positionnement fonction du potentiel d'évitement de certains prédateurs, qu'il s'agisse de l'avifaune en haut d'estran ou de l'ichthyofaune et de certains invertébrés benthiques en bas d'estran ; (5) une survie des individus fonction des interactions multiples entre organismes benthiques telles que la compétition pour la ressource trophique entre filtreurs par exemple ou les modifications par bioturbation de la texture sédimentaire susceptible de faciliter ou d'inhiber la sédentarisation des larves.

L'action de ces multiples contraintes s'exprime par l'étagement des communautés benthiques qui a été décrit aussi bien en milieu rocheux (Stephenson & Stephenson 1949) qu'en substrats meubles (Dahl 1952, Salvat 1964, Brown & McLachlan 1990, McLachlan & Turner 1994). A priori plus délicate à mettre en évidence en milieu sédimentaire par rapport au milieu rocheux, les systèmes de zonation proposés mettent ainsi l'accent sur la présence d'espèces caractéristiques (Dahl 1952), sur la circulation interstitielle de l'eau des sédiments (Salvat 1964) et sur l'exposition au forçage hydrodynamique (Brown & McLachlan 1990).

Dans ces différents ensembles, les interactions biologiques conduiraient ainsi à une mosaïque de micro-habitats.

En baie du Mont-Saint-Michel, les études réalisées sur la structure des peuplements macrozoobenthiques ont fait l'objet d'un nombre réduit de travaux jusqu'à ces dernières années, tant en domaine subtidal (Retière 1979, Bouyé 2004) qu'en domaine intertidal (Mézière 1997, Mézière & Retière 2001, Thorin et al. 2001). Les résultats obtenus par ces différents auteurs ont permis de mettre en exergue une dominance numérique et pondérale des organismes suspensivores, lesquels sont susceptibles d'entrer en concurrence pour la ressource trophique avec les trois principales espèces de mollusques bivalves cultivées (i.e. *C. gigas*, *M. edulis* et *O. edulis*). Ces mêmes auteurs ont également observé une forte structuration spatiale de la faune benthique selon un double gradient, horizontal (i.e. est-ouest) et bien évidemment vertical (i.e. haut-bas d'estran). Les principaux facteurs environnementaux mis en avant pour expliquer les patrons de distribution observés de la macrofaune étaient la nature du sédiment, la dynamique hydrosédimentaire et les apports trophiques. Ces derniers sont fortement variables entre les secteurs occidental et oriental de la baie en raison des apports continentaux par les fleuves côtiers et de ceux de la matière organique issue des marais salés dans l'unique partie est de la baie.

Néanmoins, ces différentes études reposaient sur un effort d'échantillonnage limité à quelques stations de prélèvement : une radiale perpendiculaire au trait de côte dans la partie occidentale de la baie lors des travaux de Mézière & Retière (2001), 6 transects répartis dans l'ensemble de la baie de manière irrégulière et excluant la partie inférieure de l'estran dans les travaux de Thorin et al. (2001). **Elles ne permettent donc pas de produire une description détaillée des peuplements benthiques intertidaux de la baie du Mont-Saint-Michel ni d'évaluer les multiples impacts potentiels de la conchyliculture.**

Ainsi, alors que la baie est un site d'importance nationale pour la conchyliculture, l'impact réel de ses activités mytilicoles et ostréicoles demeure méconnu. Pourtant, la conchyliculture peut structurer directement ou indirectement le compartiment benthique par des modifications de l'habitat et de la dynamique des populations dominantes des peuplements macrofauniques.

La présence des bouchots à moules et des tables à huîtres entraîne globalement un ralentissement des courants qui favorise le dépôt des particules fines (Nicodic 1981, Sornin 1981). Cet envasement est par ailleurs accentué par la sédimentation des biodépôts (fécès et pseudofécès) produits par les espèces cultivées (Dankers & Zuidema 1995, Grant et al. 1995). Ces différents apports provoquent localement un enrichissement en carbone organique et une modification du rapport C/N du sédiment, induisant un changement de sa valeur nutritive (Stenton-Dozey et al. 1999). La décomposition de la matière organique par les bactéries et la méiofaune conduit également à des perturbations de la biogéochimie sédimentaire dont les principales manifestations sont une hausse de la demande en oxygène du sédiment, une augmentation de l'importance relative des processus anaérobies dans la reminéralisation de la matière organique (ex: accumulation de sulfures), et une modification des flux de sels nutritifs (ammonium, silicates, phosphates) à l'interface eau-sédiment (Hatcher et al. 1994, Grant et al. 1995, Kirby et al. 2007). Par ailleurs, Hatcher et al. (1994) ont souligné que le détachement d'individus des installations conchylicoles peut contribuer à l'enrichissement organique du sédiment et induire une accumulation de débris coquilliers - et par conséquent la création de micro-habitats.

En raison de leur régime alimentaire suspensivore, les organismes cultivés peuvent être responsables d'une diminution de la biomasse du phytoplancton dans la colonne d'eau et d'une altération de la structure de la communauté pélagique au profit des cellules phytoplanctoniques de petite taille, contrôlant de ce fait la disponibilité de la ressource trophique pour certaines espèces de la macrofaune sauvage (Butman et al. 1994, Dankers & Zuidema 1995, Norén et al. 1999). Ainsi, l'effet négatif de la présence de moules sur la croissance des coques a été mis en évidence aussi bien expérimentalement qu'en milieu naturel, en réponse à une compétition trophique (Kamermans 1993, Ramon 1996, Williams et al. 2004). D'autre part, plusieurs auteurs ont montré que les bivalves filtreurs étaient capables d'ingérer des larves et par conséquent de diminuer les apports de postlarves au niveau des peuplements benthiques (André et al. 1993, Hewitt et al. 1997). Dans le cas des moules, Davenport et al. (2000) et Lehane & Davenport (2004) ont indiqué, à partir de l'observation de contenus stomacaux, que les individus ingéraient non seulement du matériel végétal, mais également des organismes mésozooplanctoniques dont des larves de mollusques et de polychètes.

De par leurs effets sur les caractéristiques de l'habitat sédimentaire et la dynamique des populations, les installations conchylicoles engendrent des modifications plus ou moins

prononcées de la structure des peuplements benthiques. Dans la baie de Saldana (Afrique du Sud), Stenton-Dozey et al. (1999) ont constaté que la présence d'installations conchylicoles entraînait, en réponse à l'enrichissement en matière organique et à l'élévation du taux de sédimentation, une diminution des espèces suspensivores au profit des dépositivores et l'apparition d'espèces opportunistes. De tels changements sont alors à l'origine d'une dynamique temporelle instable du peuplement macrobenthique. A l'inverse, en Nouvelle Ecosse - Canada, Grant et al. (1995) n'ont constaté que des effets mineurs de la mytiliculture qui se limitent à des changements des abondances relatives de quelques espèces dominantes et à l'augmentation des abondances des gastéropodes nécrophages profitant des cadavres de moules. La variabilité des réponses est à mettre en relation avec la variabilité des conditions environnementales (ex: nature du sédiment, hydrodynamisme) rencontrées et des pratiques de cultures des bivalves (Chamberlain et al. 2001, Hartstein & Rowden 2004, Miron et al. 2005). A titre d'exemple, en comparant 3 sites voisins d'un détroit néo-zélandais, Hartstein & Rowden (2004) ont montré que l'impact des activités conchylicoles était négligeable dans les zones à fort hydrodynamisme en raison de la faible accumulation des biodépôts produits.

Dans le cadre de l'anthroposystème « baie du Mont-Saint-Michel », la problématique centrale de ce chapitre est de décrire l'évolution spatiale de la structure des communautés benthiques sous l'action jumelée de phénomènes naturels et anthropiques dans le but de pouvoir évaluer les conséquences possibles d'une intensification des activités conchylicoles. Plus spécifiquement, nos objectifs seront de :

(1) Définir l'influence relative des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure des peuplements benthiques de l'ensemble du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel à travers l'analyse de la distribution de la diversité et des différents assemblages biocénétiques macrobenthiques associés à tout l'estran de la baie ;

(2) Définir l'influence relative des facteurs environnementaux et anthropiques sur la distribution et la démographie des populations des quatre principaux bivalves échantillonnés sur l'estran de la baie (i.e. *M. balthica*, *C. edule*, *S. ovalis* et *A. alba*) considérant que ces espèces sont les plus à même de rentrer en compétition avec les bivalves cultivés.

Afin de donner une dimension fonctionnelle supplémentaire à notre travail, une estimation des stocks et de la production secondaire de ces espèces sera également développée.

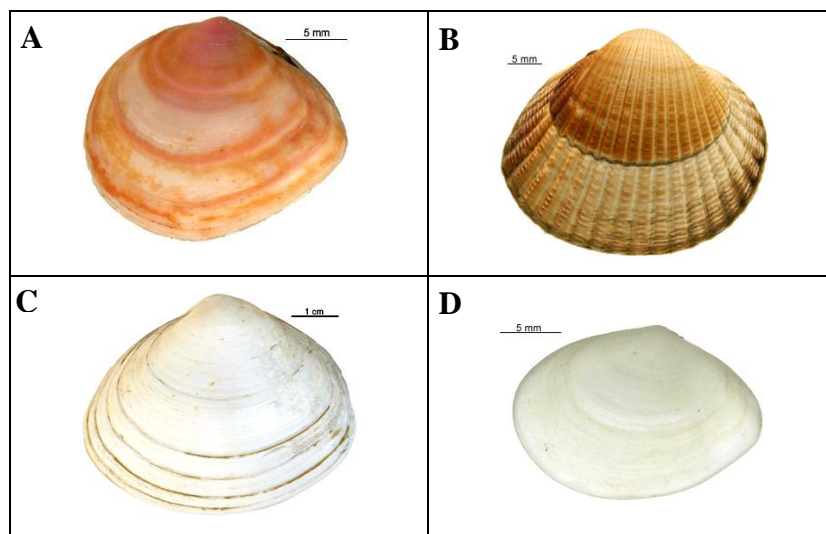


Figure II-1. Photographies des quatre modèles biologiques : *Macoma balthica* (A), *Cerastoderma edule* (B), *Spisula ovalis* (C) et (D) *Abra alba*.

II.2. Matériels & méthodes

II.2.1. Modèles biologiques

II.2.1.1. *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)

Dans tout l'Atlantique nord, des côtes de la mer Blanche ou de la mer Baltique jusqu'à la péninsule ibérique, *Macoma balthica* Linné (Bivalve, Tellinidae) est une espèce commune à de nombreux peuplements intertidaux et infralittoraux dans des sédiments sableux à vaseux (Hayward & Ryland 1995) (Figure II-1A). Son régime alimentaire est mixte, suspensivore et dépositivore de surface (Hummel 1985, Olafson 1989). Pouvant atteindre une longueur maximale de 25 à 35 mm, sa durée de vie est variable selon les régions et est généralement comprise entre 3 et 30 ans (Azouzi et al. 2002). Atteignant sa maturité sexuelle à un âge de 1 ou 2 ans pour une taille moyenne de 6 mm, son cycle reproducteur évolue selon le gradient latitudinal (Desprez et al. 1991). Alors qu'une seule période de reproduction en mai-juin est mentionnée en mer de Wadden (Lammens 1967), Bachelet (1980, 1986) rapporte l'existence de deux périodes de ponte au printemps (mai-juillet) et en automne (septembre-novembre) dans l'estuaire de la Gironde. Ce bivalve possède des sexes séparés ; il émet ses gamètes dans la colonne d'eau où a lieu la fécondation. Son cycle de vie benthopélagique passe par une phase larvaire planctonique estimée à environ 3 à 4 semaines. Plusieurs études réalisées en Mer du Nord ont montré une stratégie de recrutement complexe : (1) la sédentarisation initiale des postlarves a souvent lieu dans le bas d'estran dans des zones de plus faible hydrodynamisme, (2) les jeunes recrues migrent en été vers le haut d'estran afin d'échapper aux prédateurs épibenthiques tels que les crabes et les crevettes, (3) au cours du premier hiver les individus migrent de nouveau vers le bas de l'estran pour échapper aux rigueurs hivernales et être dans des conditions trophiques plus propices (Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Beukema 1993, Hiddink et al. 2002).

II.2.1.2. La coque *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758)

La coque *Cerastoderma edule* Linné (Bivalve, Cardiidae) est distribuée autour des îles Britanniques, le long du littoral de la Mer de Norvège et de la Mer du Nord et sur la côte atlantique de la péninsule Ibérique jusqu'au Sénégal (Hayward & Ryland 1995) (Figure II-1B). Répartie essentiellement en domaine intertidal, la coque est largement répandue dans les sédiments sableux et sablo-vaseux (Bachelet 1986, Desprez et al. 1986, Bachelet 1993, Lindergarth et al. 1995). Suspensivore stricte, cette espèce possède une grande capacité

d'adaptation qui lui permet de supporter les fortes fluctuations thermiques et/ou halines qui caractérisent l'estran (Bachelet et al. 1992b). Sa durée de vie maximale est de 10 ans pour une taille n'excédant pas 50 mm (Ducrotoy et al. 1991). Elle est mature à une taille de 15-20 mm ce qui correspond à un âge d'environ 18 mois (Seed & Brown 1977). En fonction des sites, la période de ponte se produit au début de l'été et/ou à la fin de l'été-début de l'automne (Ducrotoy et al. 1991, Cardoso et al. 2007). La fécondation des gamètes se fait dans la colonne d'eau et les larves ainsi émises passent par un développement pélagique planctotrophe de 3 à 4 semaines.

II.2.1.3. *Spisula ovalis* (Sowerby, 1817)

Spisula ovalis Linné (Bivalve, Mactridae) est largement répandue sur la côte est de l'atlantique, depuis le sud de l'Islande et en Norvège, jusqu'à la péninsule Ibérique et le Maroc (Figure II-1C) (Tebble 1976, Hayward & Ryland 1995). Cette espèce a été depuis longtemps confondue avec *S. solida*, mais les travaux de Glémarec (1968) ont permis de distinguer ces deux espèces sur les côtes Atlantique européennes. Cette distinction reposant principalement sur des critères morphologiques (Glémarec 1968, David 1996), il convient d'être prudent tant que des recherches basées sur les outils génétiques ne sont pas menées. La spisule vit enfouie préférentiellement dans des sédiments sableux soumis à un fort hydrodynamisme qui permet un renouvellement continu de l'eau interstitielle et empêche le dépôt des particules fines (Glémarec 1968). Elle colonise occasionnellement la partie inférieure de l'étage médio-littoral, mais elle est plus fréquente en domaine subtidal (i.e. jusqu'à 50 m) ses abondances étant maximales entre 5 et 13 m de profondeur (Hayward & Ryland 1995, David 1996). Elle possède un régime alimentaire suspensivore strict (Dame 1996). Sa longueur maximale n'excède pas 50 mm pour une longévité qui peut atteindre 10 ans (Hayward & Ryland 1995, David 1996). Elle acquiert sa maturité sexuelle dès sa première année de vie, indépendamment de sa taille (Noël et al. 1995). Les sexes sont séparés et la fécondation des gamètes se fait dans la colonne d'eau. La ponte a lieu dès les premiers signes du réchauffement printanier, entre février et mai. Elle possède un cycle de vie benthopélagique, comprenant une phase larvaire planctonique de 3 à 4 semaines.

II.2.1.4. *Abra alba* (Wood, 1802)

Abra alba Wood (Bivalve, Tellinidae) est largement répandue autour des îles britanniques et le long des côtes atlantiques de la Norvège jusqu'au Sénégal (Hayward & Ryland, 1995) (Figure II-1D). Elle est rencontrée sur des fonds de nature sédimentaire variée

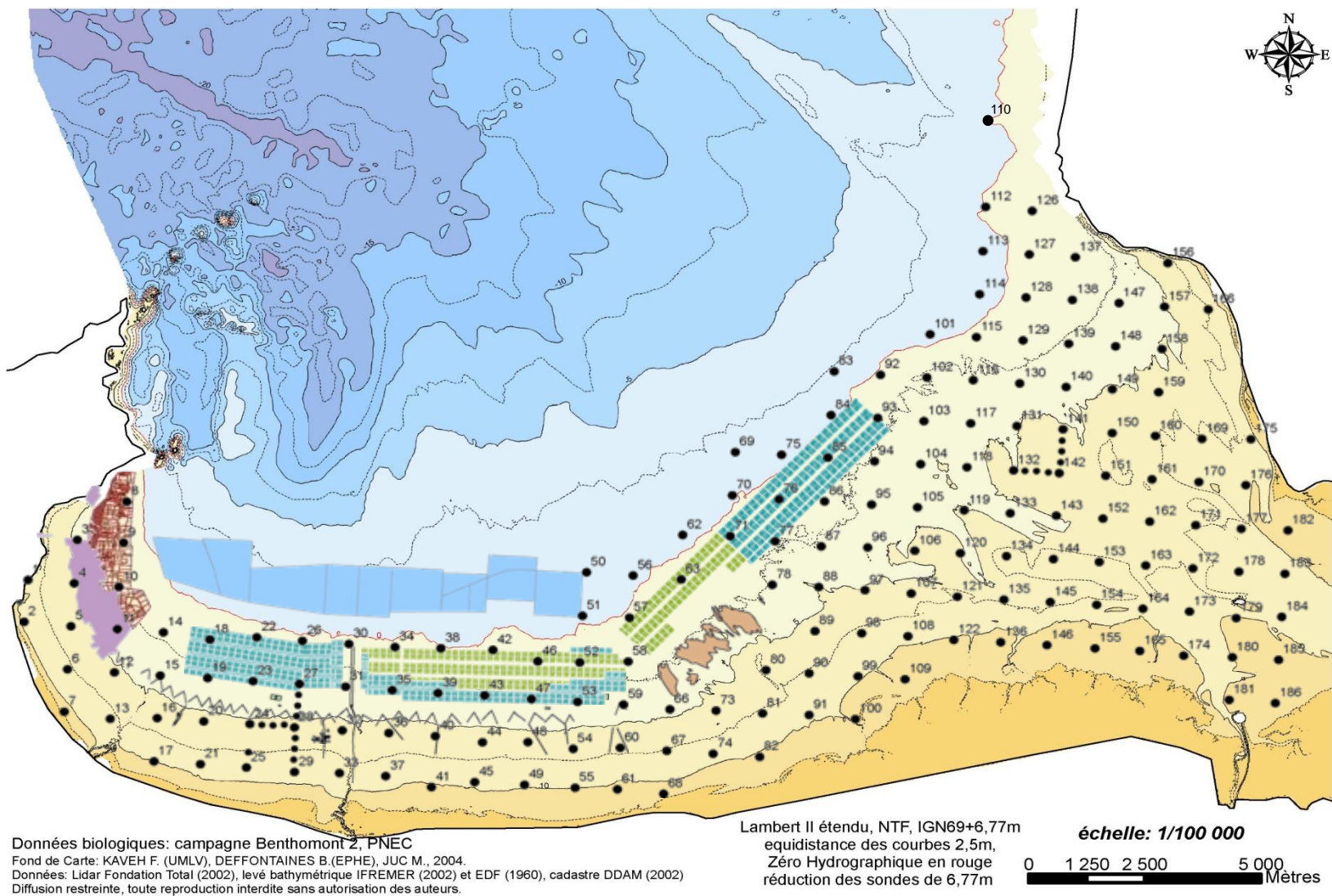


Figure II-2. Grille d'échantillonnage des 175 stations prospectées sur l'ensemble du domaine intertidal de la baie du Mont Saint-Michel, lors de la mission Benthomont III.

incluant des sables fins, des sables envasés et des vases, depuis le bas de l'estran des estuaires et des baies côtières jusqu'à des profondeurs d'environ 60 m (Hayward & Ryland 1995). Espèce à régime alimentaire mixte, tantôt suspensivore, tantôt déposivore de surface (Dame 1996), elle est considérée comme opportuniste, bonne indicatrice de conditions environnementales perturbées (Dauvin 1997a). Sa longueur maximale n'excède pas 25 mm pour une longévité comprise entre 12 et 18 mois en Manche (Dauvin et al. 1986) et 4 ans dans les eaux danoises et écossaises (Muus 1973). Mature dès l'âge de 6 mois pour une taille voisine de 15 à 20 mm, cette espèce présente une période de ponte plus ou moins étalée dans le temps suivant un gradient latitudinal : en juin-juillet en Mer du Nord, de mai à novembre en Manche orientale et de mars à novembre en Manche occidentale (Dauvin et al. 1986). Son cycle de vie est benthopélagique.

II.2.2. Stratégie d'échantillonnage

L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été réalisé selon une grille régulière de 175 stations espacées d'un km couvrant l'ensemble du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel. Cet échantillonnage a été réalisé lors de la mission Benthomont-III qui s'est déroulée du 7 au 22 avril 2003 (Figure II-2). A chaque station, trois prélèvements de 0,1 m² répartis aléatoirement sur une zone de 25 à 50 m² ont été réalisés. Le sédiment ainsi récolté a été tamisé sur un tamis de vide de maille circulaire d'un mm et le refus a été fixé dans une solution de formol salé à 4,5 % tamponnée au tétraborate de sodium avant le tri, l'identification et le comptage au laboratoire. Un quatrième prélèvement de sédiment superficiel a été effectué en vue d'analyses granulométriques.

Selon la localisation des stations, deux modes de prélèvements ont été employés. Les stations situées en haut de l'estran ou au niveau des installations conchylicoles ont été échantillonnées à pied à l'aide d'un carottier à main métallique de 0,1 m² sur une profondeur d'environ 10 à 15 cm (Figure II-3A). Les stations localisées dans les bas niveaux de l'estran ont été échantillonnées au moyen d'une benne Smith Mc-Intyre à bord du Navire de Station « Louis Fage ». Cette benne permet également de prélever le sédiment sur une surface de 0,1 m² mais à une profondeur n'excédant pas 5 à 10 cm (Figure II-3B). Si cette stratégie d'échantillonnage est à même de générer une relative hétérogénéité dans l'efficacité de la récolte, elle est pleinement justifiée par l'étendue de la zone d'étude, l'accès impossible à certaines stations en bateau ou l'extrême dangerosité de quelques zones à pied.

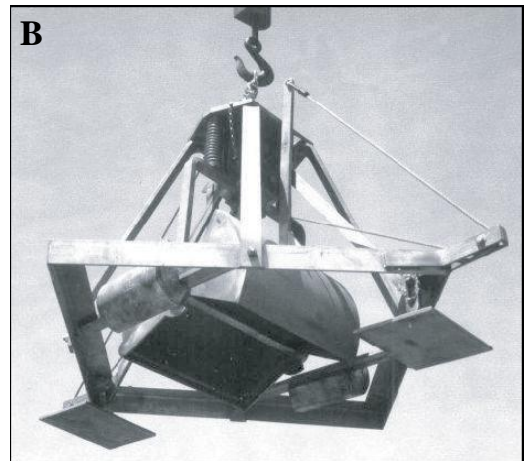


Figure II-3. Photos du quadrat (A) et de la benne Smith Mc-Intyre (B) utilisés pour les prélèvements des 176 stations couvrant l'ensemble de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel lors de la mission Benthomont-III. Ces deux types d'échantillonneurs ont une surface de récolte de 0,1 m² de sédiment chacun.

II.2.3. Traitement des échantillons

II.2.3.1. Traitement des échantillons granulométriques

Les échantillons granulométriques ont été traités par le Dr. Chantal Bonnot-Courtois (EPHE- Laboratoire de Géomorphologie de Dinard) et les résultats ont été mis à notre disposition. Le protocole d'acquisition de données reposait sur deux méthodes distinctes : (1) la granulométrie Laser dans le cas de sédiments composés uniquement de vase et de sable (i.e. particules comprises entre 0,04 μm et 2 mm (LS 230 Beckman Coulter), (2) le tamisage électrique et la pesée des différentes fractions granulométriques en cas de présence de particules sédimentaires de taille supérieure à 2 mm. Les données brutes acquises selon ces deux méthodes ont été calibrées et homogénéisées grâce au logiciel Gradistat (Version 4.1) (Blott & Pye 2001, modifié par Fournier 2004). Les variables retenues pour caractériser le sédiment dans nos analyses sont : la médiane, l'indice de tri, les pourcentages de pélites (i.e. <0,063 mm), de graviers (i.e. >2 mm), et des différentes fractions sableuses - les sables très grossiers (i.e. [1-2[mm), les sables grossiers (i.e. [0,5-1[mm), les sables moyens (i.e. [250-500[μm), les sables fins (i.e. [125-250[μm), et les sables très fins (i.e. [63-125[μm).

II.2.3.2. Traitement des échantillons biologiques

La totalité des échantillons a été trié au laboratoire deux fois, la dernière après coloration au rose Bengale, les organismes prélevés ont été identifiés, le plus souvent jusqu'au niveau spécifique, à l'aide de plusieurs ouvrages de systématique, et nommés selon la norme ERMS (i.e. European Register of Marine Species).

Seules les 4 principales espèces majeures de bivalves (i.e. *Abra alba*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* et *Spisula ovalis*) ont fait par la suite l'objet d'analyses plus approfondies. Pour chacune d'entre elles, la structure démographique en taille a été établie par la mesure de la longueur de l'axe antéro-postérieur de la coquille. Ces mesures ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse pour les individus de taille supérieure à 3 mm (précision : 0,1 mm) ou à l'aide d'une loupe binoculaire muni d'un micromètre oculaire pour les individus de taille inférieure à 3 mm (précision : 0,07 mm). Les distributions de fréquence de tailles ont été construites avec un pas de 1 mm pour *C. edule*, *M. balthica* et *S. ovalis* et de 0,5 mm pour *A. alba*.

La détermination de l'âge des individus de *M. balthica*, et de *S. ovalis* a été réalisé selon la méthode du comptage des stries d'arrêt de croissance hivernal ou 'stries d'hiver' présentes à la surface de la coquille (Lammens 1967, Bachelet 1980). Ces stries sont

considérées comme des marqueurs annuels de croissance dont l'intensité peut toutefois varier d'une année sur l'autre en fonction des conditions environnementales (Gaspar et al. 1995). Bien que cette méthode ait été contestée par Ankar (1980) en raison de la difficulté éventuelle à distinguer ces stries d'autres stries de perturbations, les espèces étudiées ne sont pas connues pour 'marquer' suite aux stress liés à la reproduction ou à la manipulation à l'inverse d'autres espèces comme *Ruditapes philipinarum* (Calvez 2003).

L'âge des *A. alba* et des coques récoltées a été déterminé indirectement par la décomposition modale des histogrammes de distributions de fréquences de taille. Celle-ci a été réalisée grâce au logiciel NORMSEP (Tomlinson 1971) adapté par Gros & Cochard (1978). Il permet l'identification des composantes gaussiennes d'un histogramme plurimodal, assimilées par la suite à des cohortes selon la méthode de Bhattacharya (1967), et le calcul de leurs paramètres (i.e. moyenne, écart-type, proportion au sein de la population) selon la méthode d'Hasselblad (1966). Le meilleur ajustement est obtenu par calcul itératif et est vérifié à l'aide d'un test de χ^2 de conformité.

Pour ces quatre espèces, des relations allométriques taille-poids ont été établies à partir de 50 individus sélectionnés aléatoirement sur l'ensemble de la gamme de taille observée afin de pouvoir estimer leurs biomasses. Le poids a été exprimé en deux unités distinctes :

(1) le poids frais avec coquille afin d'estimer les stocks de mollusques sauvages dans une unité comparable à celle employée par les halieutes dans le calcul des stocks des espèces cultivées ;

(2) le poids sec libre de cendre (PSLC) établi après passage à l'étuve à 60°C pendant 48 h puis au four à 520 °C pendant 6h ; ce poids permet d'avoir une valeur de biomasse représentative du rôle fonctionnel de l'espèce dans le réseau trophique.

Les relations d'allométrie ainsi obtenues pour chacune des espèces sont fournies en Annexe II-1.

II.2.4. Le traitement des données

II.2.4.1. Analyses univariées

II.2.4.1.1. Description de la faune benthique

A chaque station, les paramètres utilisés pour décrire l'ensemble de la macrofaune benthique intertidale de la baie du Mont-Saint-Michel sont : les abondances totales (ind.m⁻²), la richesse spécifique (S), l'indice de diversité de Shannon-Weaver H'(log₂) et l'indice de diversité de Simpson.

L'indice de Shannon-Weaver est calculé selon la formulation suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=S} p_i \log_2 p_i$$

avec p_i , la proportion de l'espèce i dans l'échantillon ; S , le nombre d'espèces dans l'échantillon.

$p_i = n_i/N$ avec N , le nombre total d'individus dans l'échantillon et n_i , le nombre d'individus dans l'espèce i .

La valeur de H' augmente avec le nombre d'espèces ; pour une richesse spécifique donnée, elle est maximale lorsque le nombre d'individus de chaque espèce est identique. H' varie ainsi de 0 lorsque tous les individus appartiennent à la même espèce, à un nombre positif plus ou moins grand selon la valeur de la richesse spécifique et de la régularité.

L'indice de Simpson repose initialement sur la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard dans un échantillon appartiennent à la même espèce i de sorte que :

$$\lambda' = \sum [n_i (n_i - 1)] / [N (N - 1)]$$

avec n_i , le nombre d'individus de l'espèce i dans l'échantillon, et N , le nombre total d'individus de l'échantillon.

Afin que cet indice évolue de manière similaire à l'indice de Shannon-Weaver en fonction de la diversité, la formulation retenue dans le cadre de ce travail est celle proposée par Pielou (1969) tel que :

$$D = 1 - \lambda'$$

$$D = 1 - \sum [n_i (n_i - 1)] / [N (N - 1)]$$

La valeur de cet indice varie entre 0 (diversité minimale) à 1 (diversité maximale).

La combinaison de ces 3 mesures de la diversité (S , H' et D) permet de prendre en considération différentes facettes d'un peuplement : S exprime le simple nombre d'espèces sans se soucier de leur abondance, H' est sensible à l'abondance relative des espèces communes, D est sensible à l'abondance relative des espèces les plus abondantes.

L'ensemble des indices de diversité univariés a été calculé à partir de la procédure « Diverse » du logiciel PRIMER v 6.1.12 (Clarke & Warwick 2001).

II.2.4.1.2. Estimation des stocks de bivalves sauvages

Pour chacune des quatre espèces principales de bivalves, les biomasses en chaque station i ont été obtenues à partir des distributions de fréquence de tailles et des relations d'allométrie précédemment établies telles que :

$$B_i = \sum_{j=1}^{j=n} n_{ij} \cdot W_j$$

avec B_i , la biomasse à la station i (mg. m⁻²), n_{ij} , le nombre d'individus de la classe de taille j à la station i (ind. m⁻²), W_j , le poids moyen d'un individu de la classe de taille j (mg).

La mise en œuvre d'une grille d'échantillonnage régulière et resserrée offre la possibilité d'estimer simplement les stocks sans qu'il soit nécessaire de mettre en œuvre des méthodes sophistiquées d'interpolation telle que le krigeage. Ainsi, en première approximation, les stocks de chaque espèce à l'échelle de la baie ont été estimés en additionnant les biomasses calculées en chaque station, considérée comme représentative d'une surface de 1 km².

II.2.4.1.3. Evaluation de la production secondaire des bivalves sauvages

En l'absence d'un suivi temporel de la dynamique des populations, l'application de méthodes directes de calcul de la production secondaire (i.e. somme des incréments, somme des pertes, coefficient de croissance instantanée) n'a pu être envisagée (Medernach & Grémare 1999). Afin de fournir néanmoins une première estimation de la production secondaire des 4 principales espèces de bivalves de la baie, nous avons choisi de mettre en œuvre plusieurs méthodes indirectes basées sur les modèles de régression entre la production et certaines caractéristiques des populations (i.e. durée de vie de l'espèce, poids moyen individuel, biomasse moyenne). Les régressions sont pondérées ou non par certaines variables du milieu telles que la température ou la bathymétrie. En nous appuyant, sur deux revues critiques de ces méthodes (Medernach & Grémare 1999, Cusson & Bourget 2005), cinq méthodes indirectes ont été retenues pour l'estimation de la production (Tableau II-1) : (1) la méthode de Robertson (1979) est une fonction de la biomasse moyenne et de la durée de vie des individus, (2) la méthode de Schwinghamer et al. (1986) associe la biomasse moyenne et le poids moyen individuel, (3) la méthode de Brey (1990) est basée sur les mêmes variables que celles de Schwinghamer et al. (1986), (4) la méthode de Brey (2004) intègre la biomasse moyenne, le poids moyen individuel, la température annuelle moyenne, la profondeur, et le groupe taxonomique de l'espèce étudiée, et (5) la méthode de Cusson & Bourget (2005) est une fonction de la biomasse moyenne, du poids moyen individuel et de la durée de vie des individus.

Les unités de biomasse varient selon les méthodes. Il s'agit du poids sec pour la méthode de Robertson (2005), du poids sec libre de cendres pour Brey (1979), du contenu

énergétique en kilojoules pour les méthodes de Brey (1990) et de Cusson & Bourget (2004), et du contenu énergétique en kilocalories pour la méthode de Schwinghamer et al. (2005). Les facteurs de conversion utilisés à partir de nos mesures de biomasse en poids sec libre de cendres sont les suivants :

- 1 g de poids sec sans coquille chez les bivalves équivaut à 0,827 g de poids sec libre de cendres (Ricciardi & Bourget 1998) ;
- 1 g de poids sec libre de cendres équivaut à 23 KJ (van der Meer et al. 2005) ;
- 1 Kcal équivaut à 4184 KJ.

Tableau II-1. Modèles utilisés pour l'estimation indirecte de la production secondaire annuelle moyenne. W_{moy} : poids individuel moyen, B : biomasse moyenne, A : durée de vie (en années), T : température annuelle moyenne (en °C), D : profondeur (en m sachant que pour le domaine intertidal D est égal à 1). Les variables binaires (si oui =1, si non=0) ont été établies pour les espèces subtidales (D_{subt}), l'endofaune (D_{inf}), l'épifaune mobile (D_{moti}), annélides ou crustacés (DM), échinodermes ($Dechi$), insectes ($Dinse$).

	Modèles
Robertson (1979)	$\log_{10} P = 0,66 + \log_{10} B - 0,726 \cdot \log_{10} A$
Schwinghamer et al. (1986)	$P = 0,525 \cdot W_{Moy}^{-0,304} \cdot B$
Brey (1990)	$\log_{10} P = -0,473 + 1,007 \cdot \log_{10} B - 0,274 \cdot \log_{10} W_{Moy}$
Brey (2004)	$\log_{10} P = 7,947 + \log_{10} B - 2,294 \cdot \log_{10} W_{Moy} - 2409,856 \cdot (1 / (T + 273)) + 0,168 \cdot (1 / D) + 0,194 \cdot D_{subt} + 0,180 \cdot D_{inf} + 0,277 \cdot D_{moti} + 0,174 \cdot DM - 0,188 \cdot Dechi + 0,330 \cdot Dinse + 582,851 \cdot \log_{10} W_{Moy} \cdot (1 / (T + 273))$
Cusson & Bourget (2005)	$\log_{10} P = 0,45 - 0,84 \cdot \log_{10} A - 0,09 \cdot \log_{10} W_{Moy} + 1,01 \cdot \log_{10} B$

II.2.4.2. Analyses multivariées

II.2.4.2.1. Définition des assemblages benthiques intertidaux de la baie

L'analyse de la structure des assemblages faunistiques a été réalisée en combinant une méthode de groupement hiérarchique (i.e. dendrogramme) et une méthode d'ordination (i.e. le cadrage multidimensionnel ou MDS) Comme détaillé dans le chapitre précédent, ces méthodes permettent de définir et d'identifier des groupes de stations relativement homogènes en terme de composition faunistique. Elles reposent sur le calcul d'une matrice de similarité (indice de similarité de Bray-Curtis) à partir de la matrice « espèces- stations ».

Les analyses ont réalisées à l'aide du logiciel PRIMER v6.1.12 (Clarke & Warwick 2001) après sélection et transformation de variables. Seules les espèces présentes dans plus de 5 % des stations échantillonnées ont été prises en considération et une transformation $\log(x+1)$ a été appliquée sur les données d'abondances. Ces deux procédures permettent (1) d'accorder moins de poids aux espèces rares ou mal échantillonnées dans l'analyse, et (2) d'amoindrir l'effet des espèces dominantes.

Les espèces les plus représentatives de chacun des assemblages ont été définies à partir de la procédure **SIMPER** du logiciel PRIMER v6.1.12 qui repose sur une comparaison des groupes d'échantillons pris deux à deux (Clarke & Warwick 2001).

La première étape de cette analyse consiste à calculer la dissimilarité moyenne (i.e. δ) entre toutes les paires d'échantillons intergroupes (i.e. chaque échantillon du groupement A avec chaque échantillon du groupement B). La seconde étape repose sur le calcul des contributions séparées de chaque espèce i à cette dissimilarité moyenne. La contribution de la $i^{\text{ème}}$ espèce $\delta_{jk}(i)$ à la dissimilarité de Bray-Curtis δ_{jk} entre deux échantillons j et k est définie par :

$$\delta_{jk}(i) = 100 \left| y_{ij} - y_{ik} \right| / \sum_{i=1}^p (y_{ij} - y_{ik})$$

avec y_{ij} et y_{ik} , les densités de l'espèce i dans les échantillons j et k .

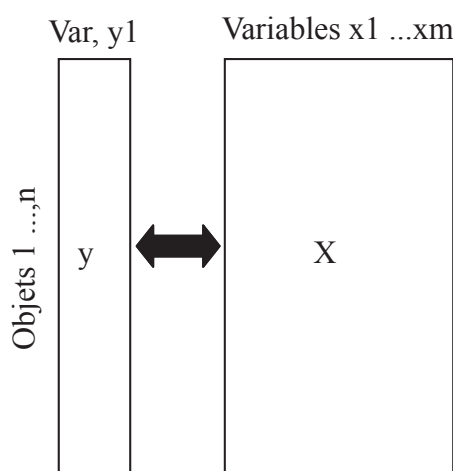
$\delta_{jk}(i)$ est alors moyenné entre toutes les paires d'échantillons (j, k) avec j , l'échantillon appartenant au 1^{er} groupement et k , l'échantillon appartenant au 2^{ème} groupement. Ainsi on obtient la contribution moyenne $\bar{\delta}_i$ de la $i^{\text{ème}}$ espèce à la dissimilarité moyenne $\bar{\delta}$ entre les groupements 1 et 2. Plusieurs paires d'échantillons (j, k) intervenant dans le calcul de $\bar{\delta}_i$, le calcul de l'écart-type $SD(\delta_i)$ permet de déterminer la contribution d'une espèce à la contribution moyenne $\bar{\delta}_i$. Si $\bar{\delta}_i$ est élevée et $SD(\delta_i)$ faible (i.e. ratio $\bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$ élevé) alors la $i^{\text{ème}}$ espèce contribue fortement à la dissimilarité entre les deux groupes et est une espèce discriminante. Il convient de noter que cette procédure n'est pas une méthode statistique inférentielle mais uniquement une méthode exploratoire.

II.2.4.2.2. Influence relative des facteurs environnementaux et anthropiques sur la distribution des principales espèces de bivalves

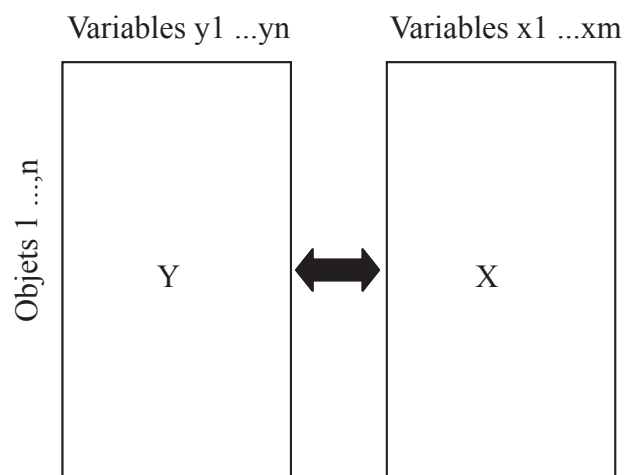
Afin de comprendre au mieux les facteurs contrôlant les patrons de distribution des 4 principales espèces de bivalves de la baie (i.e. *A. alba*, *C. edule*, *M. balthica*, *S. ovalis*), nous

Encadré II-1. Représentation schématique des relations entre les méthodes (1) de régression multiple et (2) de l'analyse canonique dont l'analyse canonique de redondance (RDA) (d'après Legendre & Legendre 1998)

(1) Ordination de Y (une colonne)
sous la matrice de X.
Principe de la régression multiple



(2) Ordination de Y (matrice réponse)
sous la contrainte de X.
Principe de l'analyse canonique (ex. RDA)



avons utilisé la méthode des régressions multiples (Legendre & Legendre 1998). Le principe de cette analyse consiste à résumer sous forme d'un modèle statistique les relations linéaires entre une variable réponse y et k variables explicatives x_j tel que (Encadré II-1) :

$$y_i = b_0 + b_1 x_{i1} + b_2 x_{i2} + \dots + b_k x_{ik}$$

avec b_0 , l'ordonnée à l'origine, et b_j , les coefficients de régression.

Treize variables explicatives (i.e. spatiales, environnementales et anthropique) ont été prises en compte :

- une variable environnementale qualitative liée à la présence ou l'absence d'activités conchyliques, mytilicoles et ostréicoles, dans l'environnement immédiat de la station échantillonnée (à moins de 250 m) ;
- dix variables environnementales quantitatives dont les 9 variables précédemment définies pour caractériser le sédiment et l'altitude ; cette dernière correspond à une mesure indirecte du gradient de stress d'émersion auquel sont soumis les organismes ;
- deux variables géographiques qui sont la latitude et la longitude ; les coordonnées géographiques sont exprimées en Lambert II étendu.

Les variables réponse testées sont les densités et les biomasses de chacune des quatre espèces de bivalve. Ces deux variables ont subi au préalable une transformation $\log(x+1)$.

La sélection des variables environnementales influençant de manière significative la distribution des abondances ou des biomasses a été réalisée suivant la méthode dite de sélection ascendante (« *forward selection* ») (Legendre & Legendre 1998). Cette procédure débute sans aucune variable explicative retenue dans le modèle de régression. La première variable introduite dans le modèle est la variable explicative qui contribue le plus à la variation de la variable réponse, c'est-à-dire celle fournissant la plus forte valeur du coefficient de détermination, R^2 . Un test de significativité de la régression est alors réalisé. Si ce test est significatif, la variable est retenue dans le modèle. La procédure est alors répétée sur les variables explicatives restantes jusqu'à ce que l'ajout d'une nouvelle variable ne produise plus d'augmentation significative du R^2 . Le problème majeur de cette procédure est que toutes les variables introduites lors du processus itératif sont maintenues dans le modèle final de régression, même si certaines d'entre elles ne contribuent que peu à la valeur du R^2 lorsque l'ensemble des autres variables a été incorporé. La significativité des coefficients de régression a été testé à l'aide d'un test t de Student.

La sélection progressive a été réalisée sous le logiciel R (version 2.8.1) à partir de la librairie PACKFOR 0.0-7 en utilisant la fonction « forward.sel ». Le logiciel R est un logiciel de programmation téléchargeable gratuitement sur le net à l'adresse suivante <http://www.r-project.org>.

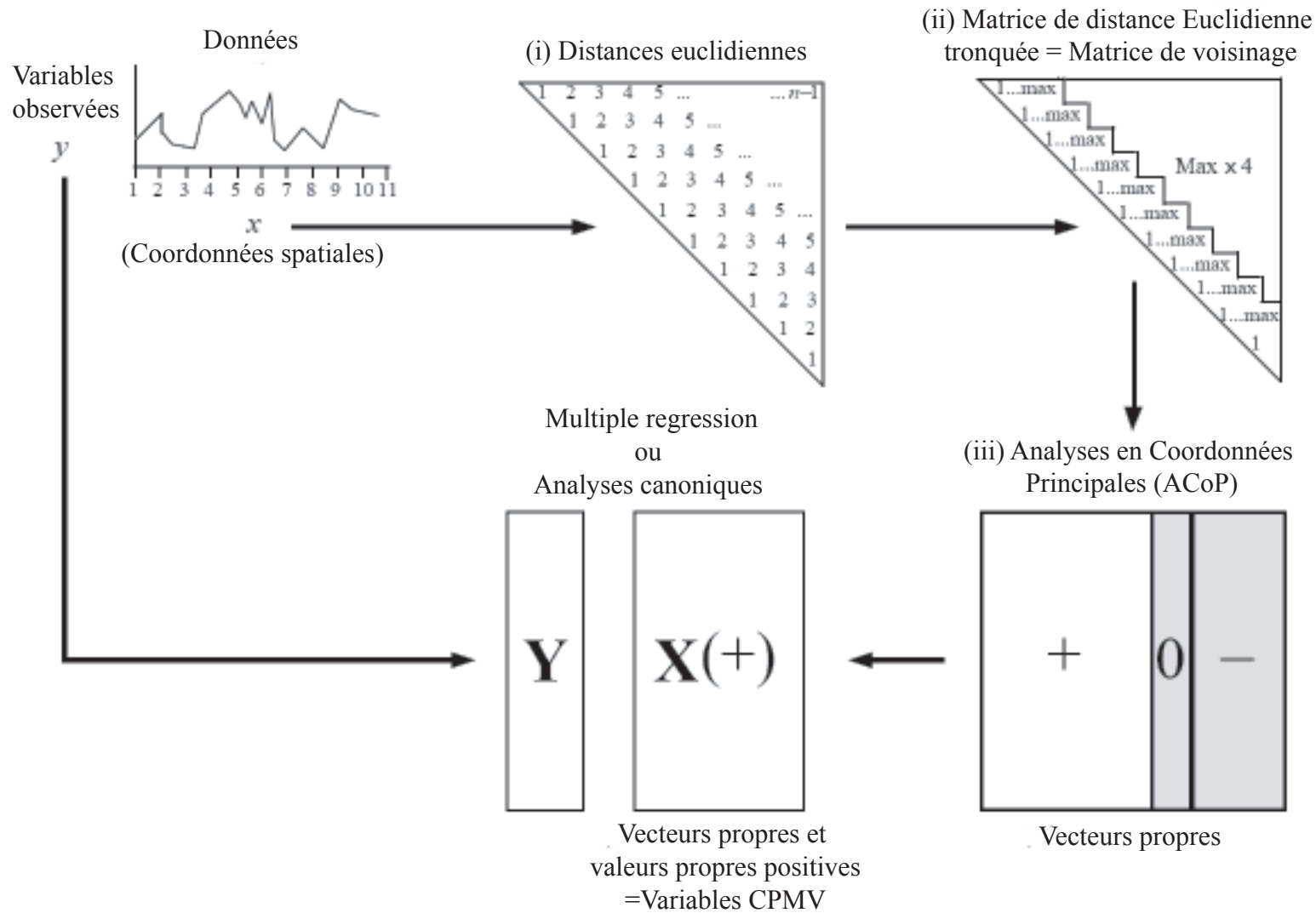
II.2.4.2.3. Influence relative des facteurs environnementaux et anthropiques sur la distribution des assemblages benthiques

Les relations entre la matrice réponse correspondant aux densités des différentes espèces en chaque station et les 11 variables environnementales décrites ci-dessus ont été analysés au moyen d'une Analyse Canonique de Redondance (RDA : Redundancy Analysis, Legendre & Legendre 1998). Cette analyse est une extension de la régression multiple dans le cas d'une matrice réponse « Y » et non d'un vecteur réponse « Y » (Encadré II-1). Il s'agit d'une méthode d'ordination (ACP) de la matrice réponse sous la contrainte de la matrice des variables explicatives X. Le processus d'ordination recherche les axes expliquant au mieux la variance du nuage de points par une combinaison linéaire des variables explicatives de la matrice X. Ainsi, cette méthode permet d'identifier la combinaison des variables explicatives qui expliquent au mieux la variation de la matrice réponse. Elle est à même de produire autant d'axes canoniques qu'il y a de variables explicatives. La contribution de chaque variable explicative ainsi que la significativité des axes canoniques ont été testées par une analyse de variance et par un test par permutations.

Ces traitements statistiques ont été réalisés sous le logiciel R (version 2.8.1) à partir de la librairie Vegan 1.15-1 (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>).

Dans la mesure où les méthodes d'ordination utilisent une fonction de distance comme métrique pour positionner les objets dans un espace réduit, il est important de s'assurer que la distance choisie soit la plus pertinente possible. Ainsi la distance euclidienne sur laquelle repose l'Analyse Canonique de Redondance peut aboutir à des résultats trompeurs lorsqu'elle est appliquée à des données d'abondances d'espèces (Legendre & Birks, sous press). Afin d'éviter ce problème, un prétraitement des données biologiques a été appliqué : la transformation dite d'Hellinger. Traditionnellement utilisée en écologie lors de la mise en oeuvre de méthodes d'ordination analysant des tableaux de contingence (Legendre & Legendre 1998), elle permet de diminuer l'importance relative des espèces très abondantes tout en préservant les relations euclidiennes entre les objets (Legendre & Gallagher 2001).

Encadré II-2. Schéma décrivant les différentes étapes nécessaires pour la construction des CPMV, basée sur les Coordonnées Principale d'une Matrice de Voisinage (matrice tronquée de distances Euclidiennes entre sites)



Soit $Y=[y_{ij}]$, la matrice de données d'abondance d'espèces, de taille $(n \times p)$ avec en ligne les stations $i = (1, \dots, n)$ et en colonne les espèces $j = (1, \dots, p)$. La somme des lignes est notée y_{i+} , celle des colonnes est notée y_{j+} . Les abondances de l'espèce j dans la station i sont notées y_{ij} . L'application de la transformation de Hellinger fournit alors des abondances transformées de l'espèce j dans la station i , y'_{ij} , tel que :

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

Comme dans le cas de la régression multiple, une sélection des variables environnementales a été opérée selon la méthode dite de sélection ascendante ou « *forward selection* ». Cette procédure a été réalisée sous le logiciel R (version 2.8.1) à partir de la librairie PACKFOR 0.0-7, en utilisant la fonction « *forward.sel* ».

II.2.4.2.4. Interactions entre l'espace et l'environnement dans l'organisation du peuplement – La méthode des Coordonnées Principales d'une Matrice de Voisinage

De manière générale, nous savons que l'hétérogénéité spatiale d'un peuplement donné est fortement liée aux contraintes physiques mais également aux processus biologiques qui lui sont associés (Legendre & Fortin 1989, Legendre 1993). Les interactions entre les peuplements et leur environnement physique et/ou biologique s'exercent cependant à des échelles spatiales et temporelles qu'il est de ce fait important de prendre en compte. Inclure toutes les échelles de l'espace comme des variables explicites dans la modélisation écologique n'est cependant pas une opération triviale (Borcard et al. 2004).

Dans ce contexte, la méthode dite des Coordonnées Principales d'une Matrice de Voisinage - CPMV – (Principal Coordinates of Neighbor Matrices – PCNM) développée par Borcard & Legendre (2002) nous permet d'identifier les diverses structures spatiales sur l'ensemble des échelles perceptibles dans un jeu de données. Elle repose sur une décomposition spectrale des relations spatiales entre les sites étudiés, et peut être effectuée à partir de plans d'échantillonnage réguliers ou irréguliers. Le calcul des fonctions géographiques par la méthode CPMV est ainsi réalisé suivant trois étapes principales schématisées dans l'encadré II-2 :

(i) créer une matrice de distances euclidiennes entre les stations échantillonnées à partir de leurs coordonnées géographiques X et Y ;

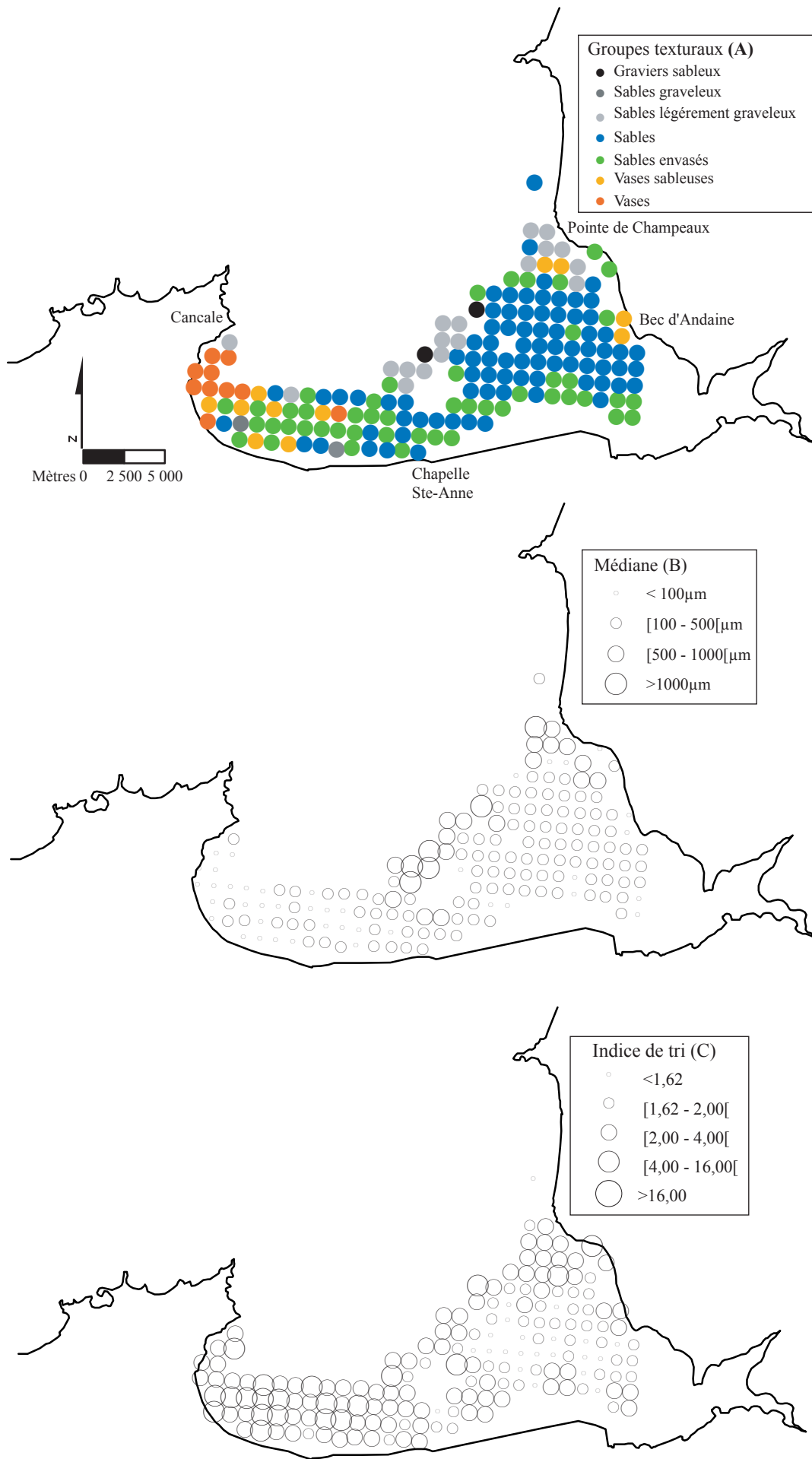


Figure II-4. Cartes de distribution des groupes texturaux (A), de la médiane (B) et de l'indice de tri (C) en baie du Mont-Saint-Michel.

(ii) tronquer cette matrice de distances euclidiennes par la plus faible distance entre deux points voisins ; les autres distances sont remplacées par une grande valeur correspondant à 4 fois la distance de troncature au sein de la matrice ; la valeur de troncature retenue dans notre analyse est de 2969,98 m ; cela aboutit à la création d'une matrice de voisinage ;

(iii) réaliser une Analyse en Coordonnées Principales (AcoP) à partir de la matrice de voisinage ; cette étape permet de dissocier les valeurs propres positives des valeurs nulles et négatives ; seules les valeurs propres positives sont considérées comme étant les variables spatiales explicatives (CPMV) ; de manière générale, la première CPMV correspond à l'échelle la plus grande, alors que de la dernière CPMV décrit l'échelle spatiale la plus fine.

Cette méthode crée ainsi un jeu de variables spatiales explicatives sur lequel nous pourrions étudier la réponse des variables réponses univariées ou multivariées. L'analyse des Coordonnées Principales d'une Matrice de Voisinage (CPMV) a été réalisée sous R (version 2.8.1), grâce à la fonction PCNM.

Dans un second temps, une procédure sélective ascendante est réalisée afin de sélectionner que les CPMV qui contribuent significativement à l'explication de la matrice ou de la variable réponse (Y). Il est alors possible de regrouper les CPMV en sous-ensembles qui correspondent à la modélisation de diverses échelles spatiales (ex: grande, petite moyenne échelle). Enfin, une Analyse Canonique de Redondance est appliquée sur l'ensemble de la matrice réponse (Y, densités de l'ensemble de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel) en fonction des variables environnementales (X) et spatiales (W).

La même méthode a également été utilisée sur les densités du bivalve *Macoma balthica* en remplaçant l'analyse canonique de redondance par une régression multiple.

II.3. Résultats

II.3.1. Caractéristiques granulométriques de la baie du Mont-Saint-Michel

L'analyse des données granulométriques indique une importante variabilité spatiale de la nature des sédiments au sein de la baie du Mont-Saint-Michel en réponse à un double gradient, de l'ouest vers l'est et de la côte vers le large (Figure II-4). Cette mosaïque d'habitats sédimentaires est principalement constituée de vases, de vases sableuses, de sables, de sables envasés, de sables graveleux, et de graviers sableux. Toutefois, la majorité de

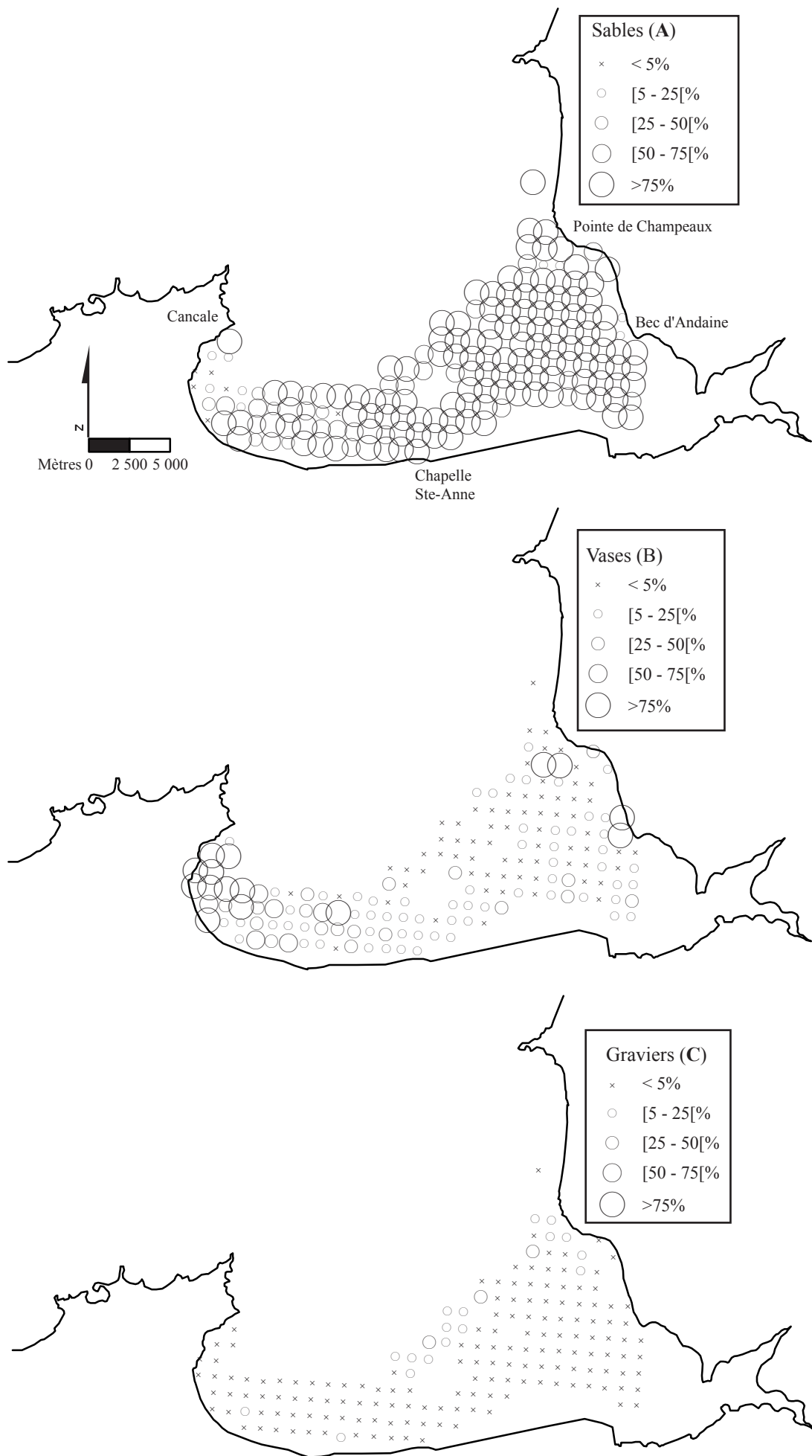


Figure II-5. Cartes des différentes proportions (A) de graviers (>2mm), (B) de sables ([0,063-2[mm) et (C) de vases (<0,063mm) en baie du Mont-Saint-Michel.

l'estran est constitué de sables (i.e. 81 stations) et de sables envasés (i.e. 49 stations) (Figure II-4A). Les sables sont concentrés dans le secteur oriental de la baie alors que les sables envasés sont préférentiellement localisés dans sa partie occidentale et dans le haut de l'estran du secteur oriental. Le sédiment type qui domine l'estran est caractérisé par une médiane souvent inférieure à 500 μm (Figure II-4B). De manière plus ponctuelle, des sables légèrement graveleux (i.e. 2 stations), graveleux (i.e. 18 stations) et des graviers sableux (i.e. 2 stations), avec une médiane supérieure à 500 μm , voire 1000 μm , peuvent apparaître. Les sédiments grossiers se distribuent dans le bas de l'estran de la partie centrale de la baie et à proximité de la pointe de Champeaux. Les vases (i.e. 10 stations) et vases sableuses (i.e. 11 stations), dont la médiane est inférieure à 100 μm , avec une valeur minimale pouvant atteindre 6,4 μm , sont exclusivement cantonnées à la baie de Cancale. En outre, localement des vases sableuses sont observées en secteur occidental et à proximité de la pointe de Champeaux et du Bec d'Andaine localisés à l'extrémité est de la baie.

L'analyse des différentes fractions granulométriques, confirme la très large dominance des sables ([0,063-2] mm) dans la baie, à l'exception de quelques sites de son secteur occidental (Figure II-5A). Ces sables constituent souvent plus de 75 % du substrat. Les teneurs en pélites (i.e. < 0,063 mm) sont particulièrement élevées en baie de Cancale et correspondent à des proportions rarement inférieures à 75 %, voire 100 % (i.e. station 7), du sédiment (Figure II-5B). Dans la partie occidentale, les teneurs en vase restent inférieures à 25 %, pour moitié inférieures à 5%, et tendent à diminuer vers l'est de la baie. Les fractions de graviers (i.e. > 2 mm), le plus souvent inférieures à 5 % ou inexistantes dans 151 stations (Figure II-5C), se concentrent au centre de la baie ou au large de la pointe de Champeaux (20 stations dont la teneur est comprise entre 5 et 37 %).

La partie occidentale de la baie abrite des sédiments 'pauvrement à extrêmement pauvrement classés' avec une valeur de l'indice de tri comprise entre 2 et 16 (Figure II-4C). Cet indice révèle une distribution complexe des sédiments dans la partie orientale de la baie, certains étant 'extrêmement pauvrement classés' alors que d'autres sont 'modérément triés' (i.e. 40 stations) ou 'modérément bien triés' (i.e. 21 stations). Aucun sédiment 'bien ou très bien classé' n'a été observé.

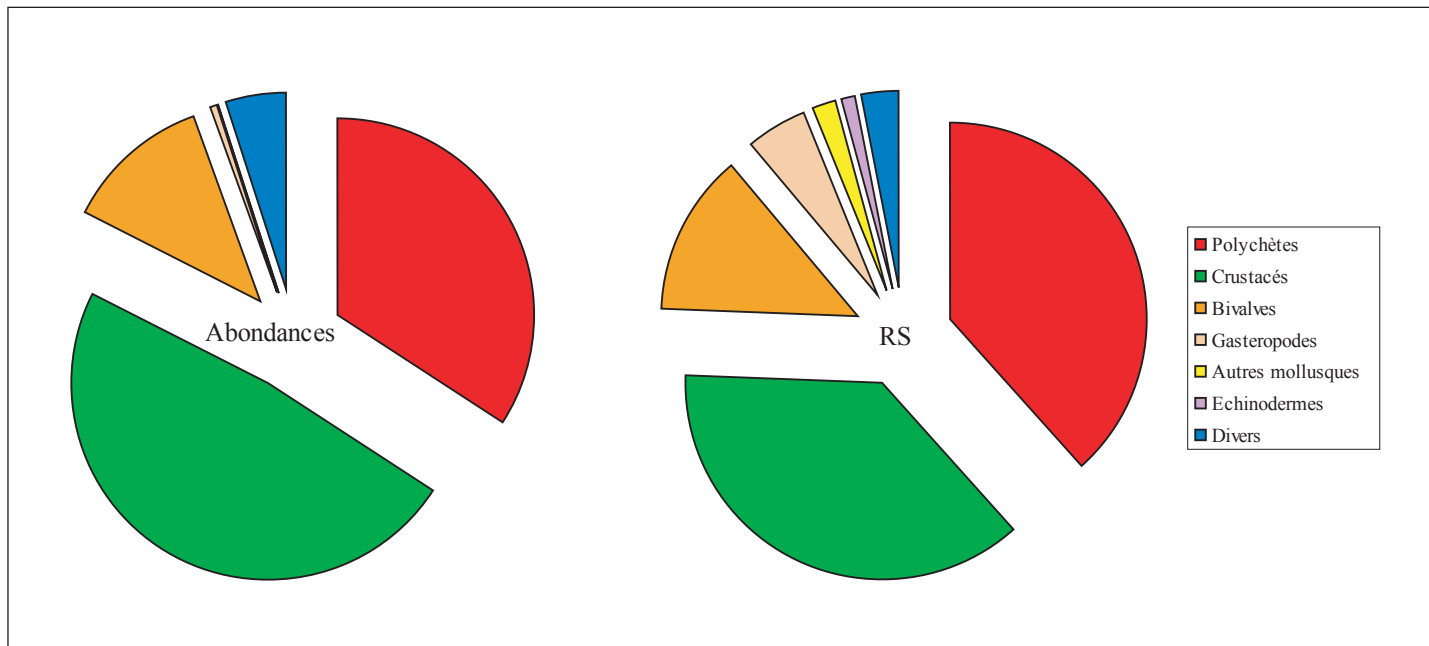


Figure II-6. Proportion des différents groupes écologiques en termes d'abondance et de richesse spécifique de l'ensemble de la macrofaune benthique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.

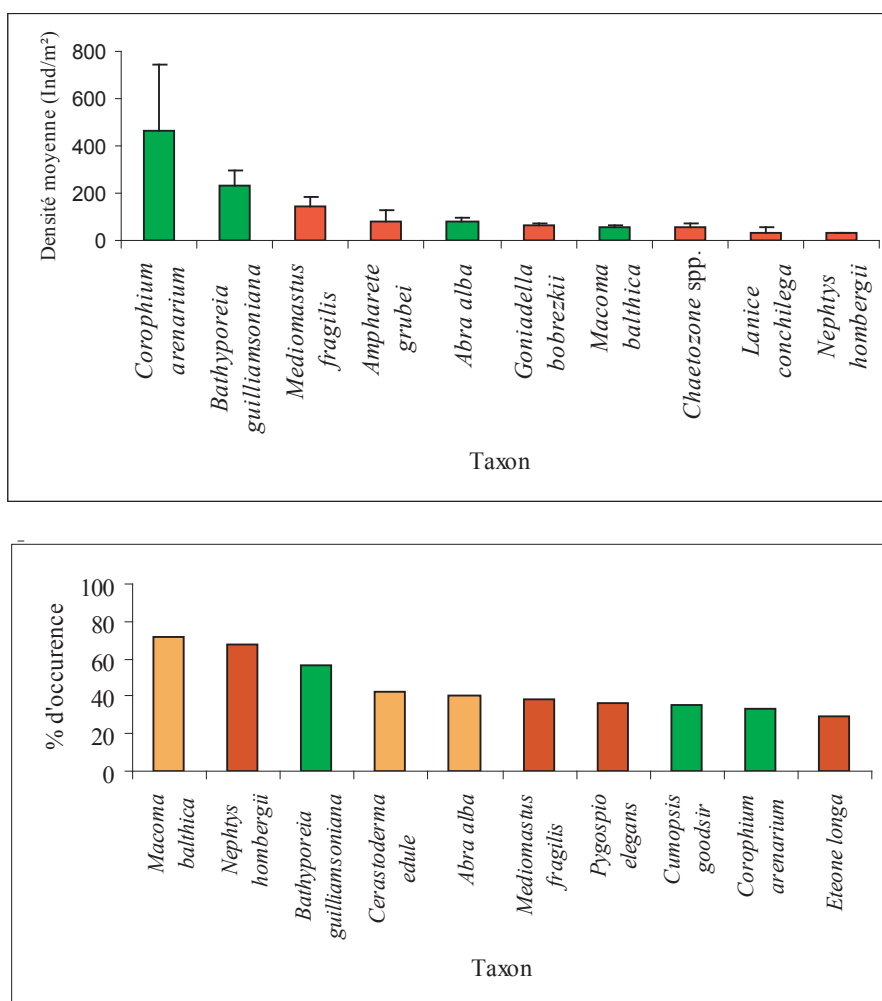


Figure II-7. Densités moyennes (ind.m-2) et pourcentage d'occurrence des 10 principales espèces de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel.

II.3.2. Caractéristiques générales de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel

II.3.2.1. Composition faunistique

Un total de 164 taxons a été identifié parmi les 83 678 individus récoltés. En termes de richesse spécifique et d'abondance, les crustacés et les polychètes sont les deux groupes majoritaires. Les 61 espèces de crustacés constituent 48,4 % de la densité totale de la macrofaune (Figure II-6) et les 63 annélides polychètes en représentent 34,2 %. Dans une moindre mesure, les mollusques constituent 12,3 % de la densité totale ; ils se composent de 22 espèces de bivalves, de 8 gastéropodes et de 3 autres espèces. Les taxons restant (ex: némerthes et oligochètes) ne représentent que 5 % du total. Seules deux échinodermes ont été identifiés dans nos prélèvements.

En termes de densités moyennes (ind. m⁻²) et de pourcentages d'occurrence, les 10 espèces dominant les peuplements benthiques intertidaux de la baie du Mont-Saint-Michel sont présentées sur la Figure II-7. Leur classement varie selon le paramètre considéré ce qui révèle que certaines espèces abondantes possèdent une distribution très agrégative à l'échelle de la baie alors que d'autres plus communes ne sont que modérément abondantes. Ainsi, le crustacé amphipode *Corophium arenarium* est l'espèce la plus abondante de la baie (465,4 ± 274,8 ind. m⁻²) bien qu'il ne soit récolté que dans 33 % des stations échantillonnées (rang 9 en pourcentage d'occurrence). Ses densités maximales peuvent atteindre 41 926 ind. m⁻² en haut estran de l'extrémité orientale de la baie (station 185). Avec des densités moyennes diminuées de moitié, le crustacé amphipode *Bathyporeia guilliamsoniana* occupe le second rang en abondance (235,7 ± 58,4 ind. m⁻²) et le troisième en occurrence (57 % des stations). Le polychète *Mediomastus fragilis* est la troisième espèce la plus abondante de la baie (141,9 ± 42,8 ind. m⁻²) mais son taux d'occurrence est de seulement 38 % (rang 6). Les sept autres espèces (par ordre décroissant : *Ampharete acutifrons*, *Abra alba*, *Goniadella bobrezkii*, *Macoma balthica*, *Chaetozone* spp, *Lanice conchilega* et *Nephtys hombergii*) ont des densités moyennes comprises entre 83,5 et 35,5 ind. m⁻². Par ailleurs, le bivalve *Macoma balthica* et le polychète *Nephtys hombergii* sont les plus communes en baie (respectivement 71 % et 68 % des stations prospectées) avec des densités moyennes de 55,2 ± 9,7 et 35,5 ± 3,1 ind. m⁻².

II.3.2.2. Distribution des densités et de la diversité macrobenthique en baie du Mont-Saint-Michel

Les densités macrofauniques fluctuent entre 6,6 ind. m⁻² à la station 105 et 42 383,4 ind. m⁻² à la station 186, pour une valeur moyenne de 1 567,7 ± 298,5 ind. m⁻² (Figure II-8A). Les

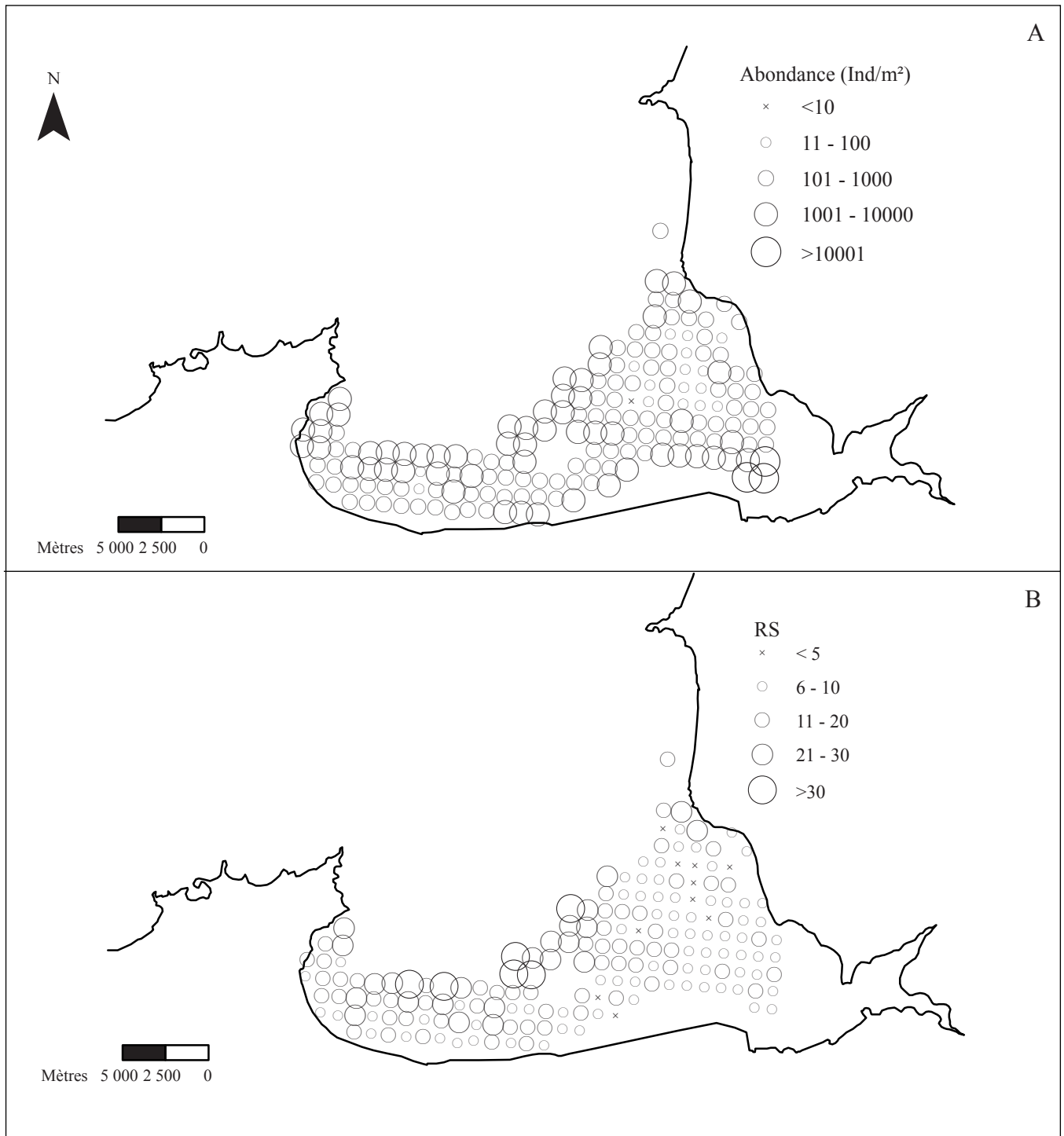


Figure II-8. Cartes de distribution spatiale des densités (A), et de la richesse spécifique (B) en baie du Mont Saint-Michel.

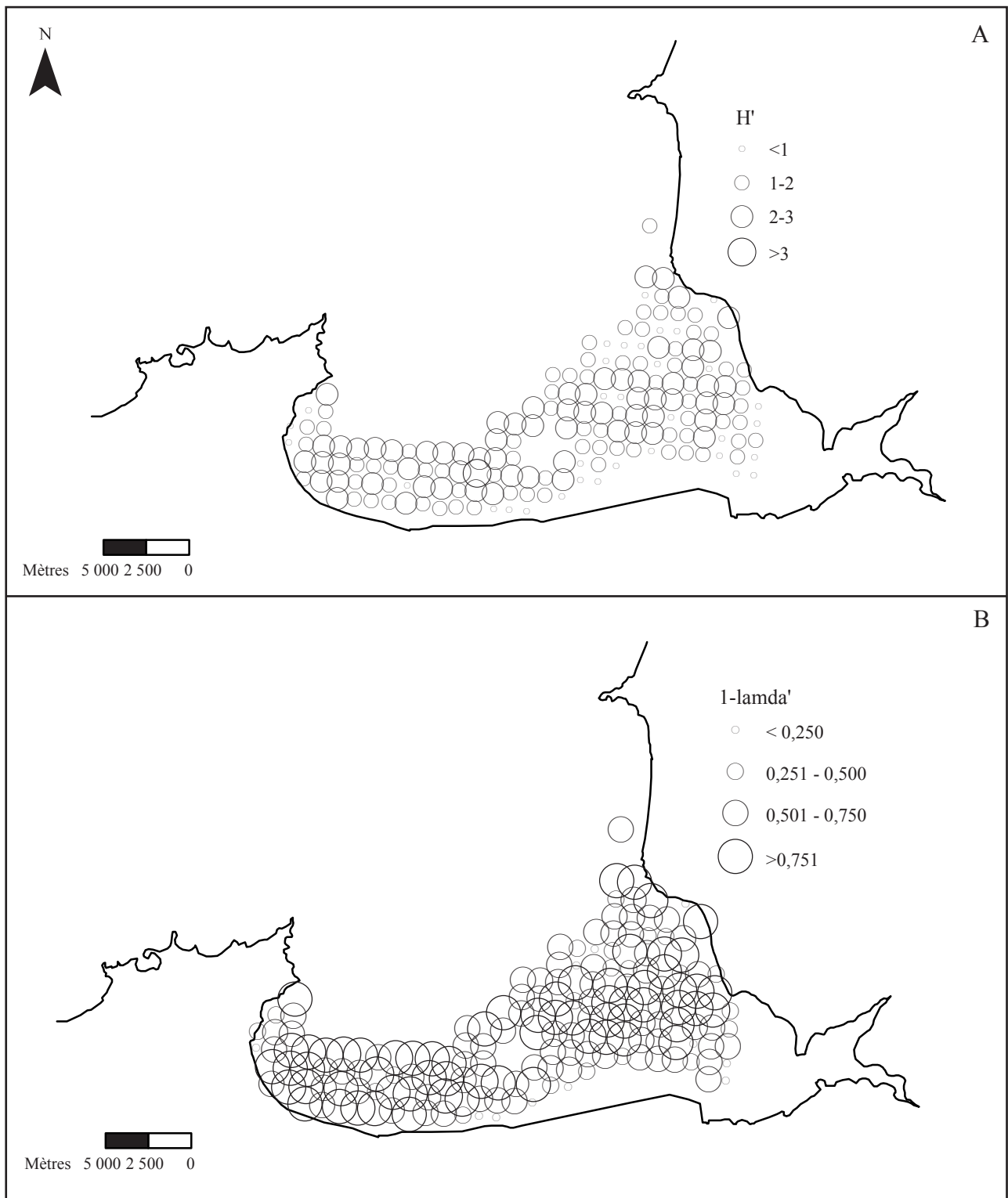


Figure II-9. Cartes de distribution spatiale de l'indice (A) de diversité de Shannon-Weaver H' (log base 2), et de l'indice (B) de Simpson (1-Lambda') en baie du Mont Saint-Michel.

Tableau II-2. Matrice de coefficient de corrélation de rangs de Spearman entre les variables biotiques : la richesse spécifique (RS), l'abondance (N), les indices de diversité de Simpson (1-Lambda') et de Shannon-Weaner (H' log 2) ; les variables abiotiques définissant la géographie et la nature sédimentaire en baie du Mont-Saint-Michel. Les valeurs significatives hors la diagonale sont indiquées en gras.

	Longitude	Altitude	Médiane	Indice de tri	Graviers	Vases	Sables	RS	N	(1-Lambda')	H'
Longitude	1,000	0,244	0,165	-0,522	-0,060	-0,356	0,430	-0,469	-0,213	-0,134	-0,236
Altitude	0,244	1,000	-0,470	-0,191	-0,448	0,278	0,052	-0,505	-0,018	-0,232	-0,322
Médiane	0,165	-0,470	1,000	0,360	0,559	-0,830	0,535	0,215	0,007	0,127	0,174
Indice de tri	-0,522	-0,191	-0,360	1,000	0,041	0,696	-0,813	0,286	0,285	-0,007	0,062
Graviers	-0,060	-0,448	0,559	0,041	1,000	-0,458	-0,204	0,423	0,348	0,025	0,095
Vases	-0,356	0,278	-0,830	0,696	-0,458	1,000	-0,743	-0,050	0,102	-0,076	-0,082
Sables	0,430	0,052	0,535	-0,813	-0,204	-0,743	1,000	-0,254	-0,380	0,097	0,053
RS	-0,469	-0,505	0,215	0,286	0,423	-0,050	-0,254	1,000	0,488	0,435	0,601
N	-0,213	-0,018	0,007	0,285	0,348	0,102	-0,380	0,488	1,000	-0,320	-0,199
(1-Lambda')	-0,134	-0,232	0,127	-0,007	0,025	-0,076	0,097	0,435	-0,320	1,000	0,962
H'	-0,236	-0,322	0,174	0,062	0,095	-0,082	0,053	0,601	-0,199	0,962	1,000

plus fortes valeurs (i.e. $> 10\ 000$ ind. m^{-2}) sont observées dans la partie haute de l'estran près du Mont-Saint-Michel où dominent les populations de *C. arenarium*. A l'inverse, les densités les plus faibles (i.e. < 100 ind. m^{-2}) sont essentiellement localisées en quelques sites du milieu de l'estran oriental de la baie. Les densités ne semblent pas se distribuer en réponse à un gradient bathymétrique (coefficient de corrélation de rang de Spearman $r_s = -0,018$, $p > 0,05$), mais plutôt à la nature sédimentaire : elles sont significativement et positivement corrélées avec la proportion de graviers et l'indice de tri du sédiment ($r_s = 0,348$ et $r_s = 0,285$, $p < 0,05$), et négativement corrélées avec la proportion de sables ($r_s = -0,380$) (Tableau II-2). Ainsi, les densités tendent à être plus élevées dans les sédiments les plus grossiers hétérogènes alors qu'elles ne sont pas influencées par la médiane ou la teneur en pélites du substrat.

La richesse spécifique de la macrofaune varie entre 2 (i.e. station 105) et 40 (i.e. station 50) espèces (Figure II-8B), avec une valeur moyenne de $13,1 \pm 0,5$ espèces par station. Bien qu'elle soit significativement et positivement corrélée à la densité totale ($r_s = 0,488$; $p < 0,05$), la richesse spécifique se distribue d'une manière bien différente de cette dernière selon un double gradient est-ouest et haut-bas d'estran : elle diminue de manière significative avec la longitude ($r_s = -0,469$; $p < 0,05$) et avec l'altitude ($r_s = -0,505$; $p < 0,05$) (Tableau II-2). Ainsi, la richesse spécifique est plus faible dans la partie orientale de la baie et à des niveaux bathymétriques élevés. En outre, cette variable varie également avec la nature du sédiment : elle est corrélée positivement au seuil $p < 0,05$ avec la proportion de graviers ($r_s = 0,42$), l'indice de tri ($r_s = 0,29$) et la médiane du sédiment ($r_s = 0,21$) et négativement avec la proportion de sables ($r_s = -0,25$) (Tableau II-2). Les assemblages benthiques les plus riches sont ainsi reportés dans les sables légèrement graveleux du bas estran de la partie centrale de la baie (Figure II-8B).

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon (H') varient entre 0,08 et 3,73 pour une valeur moyenne de $2,2 \pm 0,06$ (Figure II-9A) et celles de l'indice de Simpson ($1-\lambda'$) fluctuent de 0,02 à 0,91 pour une valeur moyenne de $0,65 \pm 0,21$ (Figure II-9B). Bien que ces deux indices aient des sensibilités différentes au spectre d'abondances des espèces en une station, les valeurs de H' et de $(1-\lambda')$ sont fortement corrélées entre elles ($r_s = 0,962$, $p < 0,05$) ce qui signifie qu'elles sont réparties de manière similaire sur l'estran. Ces deux indices sont corrélées significativement et négativement avec l'altitude ($r_s = -0,322$ et $r_s = -0,232$; $p < 0,05$) ce qui indique que la diversité augmente vers le bas de l'estran (Tableau II-2). A l'exception de la médiane qui influence significativement mais faiblement la valeur de l'indice de diversité de Shannon ($r_s = 0,174$; $p < 0,05$), la variation spatiale de la diversité apparaît indépendante de celles des autres variables granulométriques (Tableau II-2).

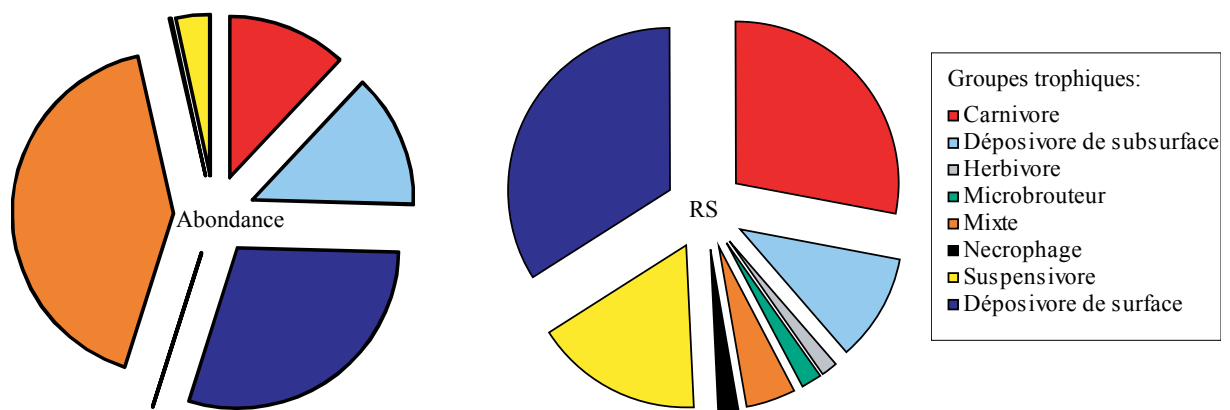


Figure II-10. Proportions des différents groupes trophiques en termes d'abondance (ind.m⁻²) et de richesse spécifique (RS), de l'ensemble de la macrofaune du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.

II.3.2.3. Structure trophique du peuplement benthique intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel

Les macrobenthontes se rattachent à huit groupes trophiques distincts (Annexe II-2) dont mixtes (i.e. 42,2 % de la densité totale) et dépositores de surface (i.e. 29,2 %) sont les groupes majoritaires (Figure II-10). Suivent les dépositores de subsurface (13,2 %), carnivores (11,8 %) et suspensivore (3,4 %). Les autres groupes sont beaucoup plus anecdotiques. L'organisation trophique du peuplement diffère très nettement dès lors que l'on s'intéresse au nombre d'espèces. Dans ce cas, les dépositores de surface (29,2 %), les carnivores (27,9 %), les suspensivores (16,8 %) et les dépositores de subsurface (10,6 %) dominent le peuplement alors que les espèces mixtes, herbivores ou nécrophages n'excèdent pas 5 % de la richesse spécifique totale.

II.3.3. Structure des assemblages macrobenthiques de la zone intertidale de la baie du Mont-Saint-Michel

II.3.3.1. Identification et description des différents assemblages faunistiques

Le dendrogramme et le cadrage multidimensionnel (i.e. MDS) ont été construits à partir de l'ensemble des espèces présentes dans plus de 5 % des stations, soit 63 espèces qui représentent 97,6 % des individus récoltés. La méthode de groupement hiérarchique fait ressortir quatre assemblages faunistiques principaux pour un taux de similarité seuil de Bray-Curtis égal à 25 % (Figure II-11A). Le MDS permet de visualiser ces différents assemblages dans un espace à trois dimensions avec une valeur de stress de 0,17 indiquant une représentation graphique relativement bonne des stations au regard de leur similarité écologique (Figure II-11B). Deux de ces assemblages dominent l'estran par leur étendue et peuvent être subdivisés en respectivement deux et trois sous-assemblages. Enfin, quatre groupes, composés d'une ou de deux stations (i.e. stations 31-59, stations 100, stations 113-139 et stations 105-129), s'individualisent sur le dendrogramme.

L'assemblage « 1 » est composé de seulement 7 stations localisées depuis le milieu jusqu'au bas de l'estran dans la partie centrale de la baie, à la périphérie du massif d'hermelles de Sainte Anne (Figure II-12A). Cet assemblage se caractérise par une densité moyenne faible de $209,1 \pm 76$, ind. m^{-2} , une richesse spécifique moyenne de $13,1 \pm 0,6$ espèces et un indice de diversité peu élevé (i.e. $H' = 2,74 \pm 0,24$) (Tableau II-3). Il est principalement dominé par les polychètes *Goniadella bobrezkii* et *Protodorvillea kefersteini* dont les densités moyennes atteignent respectivement $633,3 \pm 49,2$ ind. m^{-2} et $293,3 \pm 44,6$

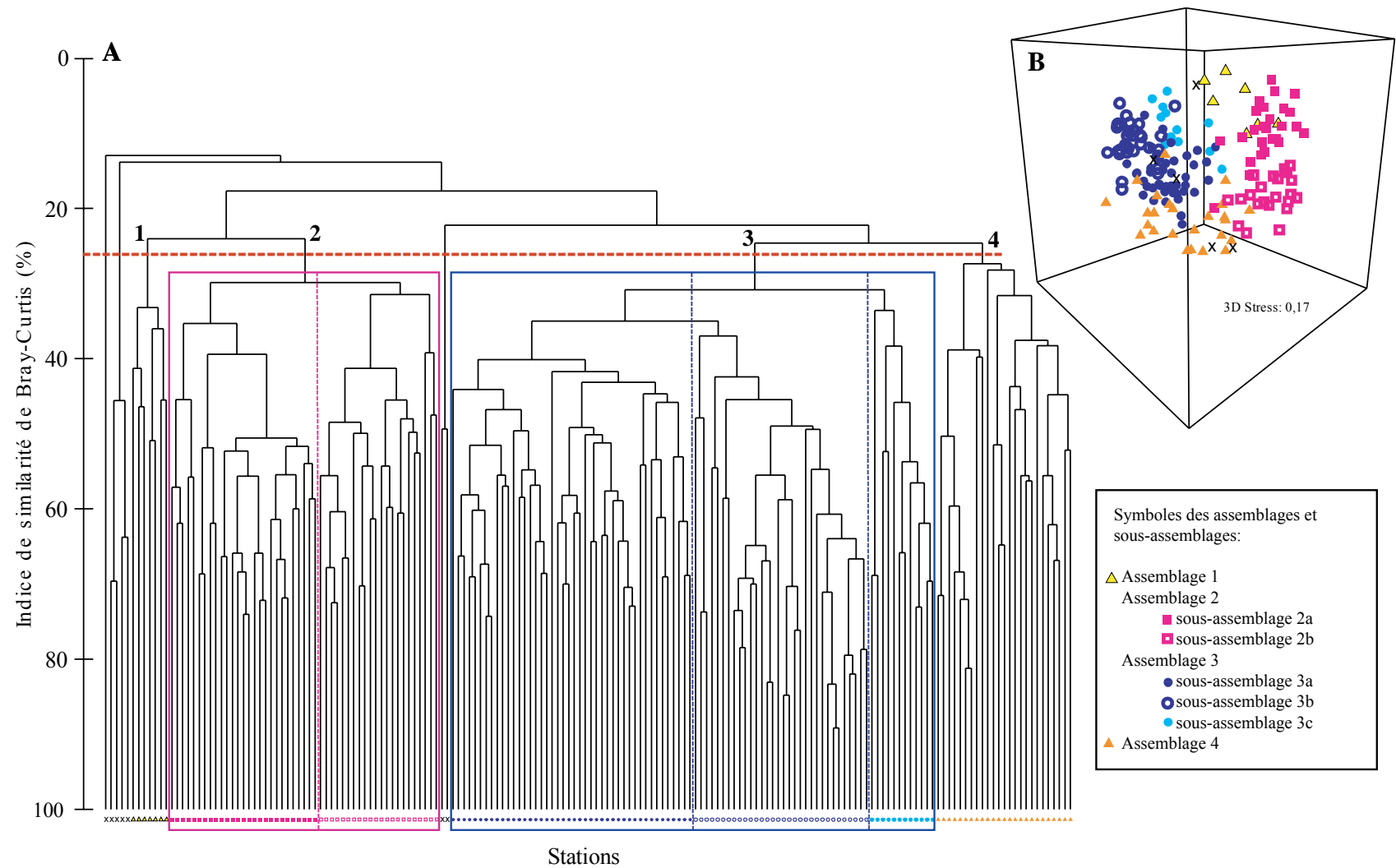
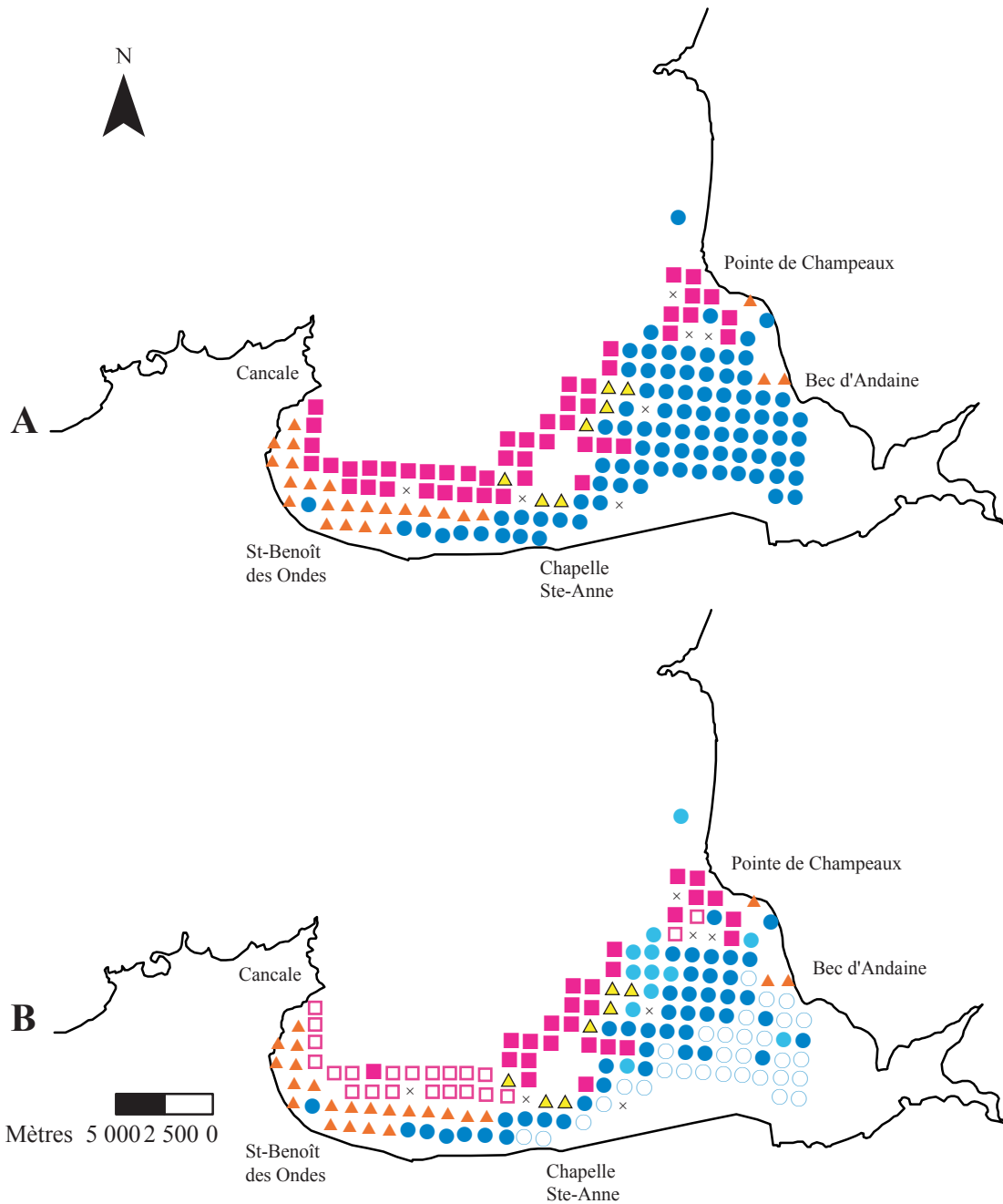


Figure II-11. Dendrogramme effectué à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis, des espèces présentes dans plus de 5% des stations (A), et (B) représentation du MDS en 3D avec une valeur de stress de 0,17. Les données ont subi une transformation $\log(x+1)$. Quatre assemblages faunistiques se distinguent à 25% de similarité. Les assemblages 2 et 3 se subdivisent respectivement en deux et trois sous-assemblages (indiqués par les encadrés rose et bleu).



Légende des assemblages:

- ▲ Assemblage 1
- Assemblage 2
 - sous-assemblage 2a
 - sous-assemblage 2b
- Assemblage 3
 - sous-assemblage 3a
 - sous-assemblage 3b
 - sous-assemblage 3c
- ▲ Assemblage 4
- x Stations individuelles □

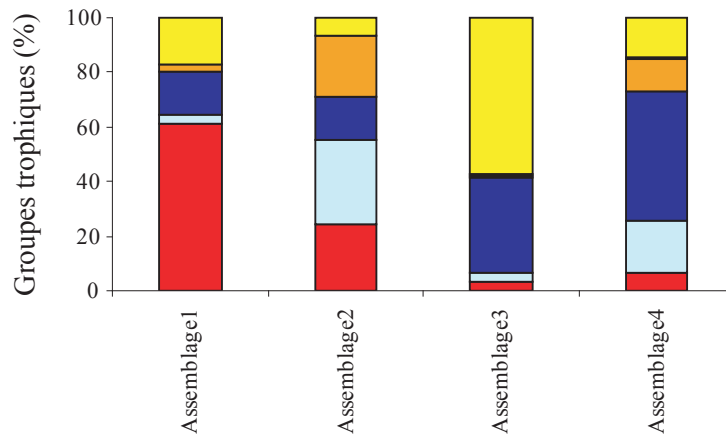
Figure II-12. Cartes de distribution spatiale des quatre principaux assemblages benthiques (A) et des sous-assemblages (B) en baie du Mont Saint-Michel.

Tableau II-3. Caractéristiques des quatre assemblages benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel, en termes d'abondance, de richesse spécifique et d'indice de diversité H' exprimés par leurs valeurs moyennes ainsi que l'erreur type. Un classement des 5 espèces les plus abondantes est proposé avec les abondances moyennes et leur erreur type. Les cinq espèces les plus discriminantes sont indiquées par des pourcentages de contribution issus des analyses SIMPER.

Classification des 5 espèces les plus abondantes				SIMPER		
	Genre & espèce	Xmoy	Erreur type	Genre & espèce	Contribution (%)	Sim/SD
Assemblage 1 (n=7) Xmoy=209,1 (±76,0) Rsmoy=13,1 (±1,3) H'moy=2,74 (±0,24)	<i>Goniadella bobrezkii</i>	633,33	49,23	<i>Nephtys cirrosa</i>	29,42	9,05
	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	293,33	44,65	<i>Goniadella bobrezkii</i>	57,53	3,04
	<i>Spisula solida</i>	196,66	23,36	<i>Cumopsis goodsir</i>	67,10	0,85
	<i>Nephtys cirrosa</i>	176,66	4,94	<i>Mediomastus fragilis</i>	75,36	0,90
	<i>Cumopsis goodsir</i>	163,33	16,00	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	81,89	0,53
Assemblage 2 (n=49) Xmoy=1940,9 (±229,3) Rsmoy=20,7 (±1,2) H'moy=2,45 (±0,07)	<i>Mediomastus fragilis</i>	504,69	142,08	<i>Abra alba</i>	19,32	1,75
	<i>Abra alba</i>	273,40	51,74	<i>Nephtys hombergii</i>	34,27	1,72
	<i>Goniadella bobrezkii</i>	210,00	39,03	<i>Mediomastus fragilis</i>	47,64	1,49
	<i>Chaetozone</i> spp.	179,73	62,00	<i>Goniadella bobrezkii</i>	56,64	0,82
	<i>Lanice conchilega</i>	122,99	62,91	<i>Chaetozone</i> spp.	61,88	0,60
Assemblage 3 (n=88) Xmoy=1642,8 (±325,4) Rsmoy=9,4 (±0,3) H'moy=2,00 (±0,08)	<i>Corophium arenarium</i>	922,34	546,90	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	32,51	1,89
	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	468,56	111,80	<i>Macoma balthica</i>	52,65	1,4
	<i>Macoma balthica</i>	73,26	16,73	<i>Nephtys hombergii</i>	61,16	0,63
	<i>Pygospio elegans</i>	43,33	12,40	<i>Cerastoderma edule</i>	66,01	0,63
	<i>Eurydice pulchra</i>	19,05	8,61	<i>Corophium arenarium</i>	70,64	0,53
Assemblage 4 (n=25) Xmoy=1406,7 (±419) Rsmoy=13,6 (±1,2) H'moy=2,21 (±0,17)	<i>Ampharete acutifrons</i>	526,53	304,10	<i>Cerastoderma edule</i>	21,85	1,61
	<i>Oligochaeta</i>	212,00	129,85	<i>Macoma balthica</i>	41,73	1,3
	<i>Cerastoderma edule</i>	109,73	24,62	<i>Nephtys hombergii</i>	61,39	1,52
	<i>Macoma balthica</i>	90,53	29,70	<i>Oligochaeta</i>	65,32	0,35
	<i>Corophium volutator</i>	56,67	33,97	<i>Scrobicularia plana</i>	68,98	0,38

Tableau II-4. Classification des cinq espèces les plus abondantes et les plus discriminantes selon SIMPER pour chacun des sous-assemblages benthiques 2 et 3 de la baie du Mont-Saint-Michel.

Classification des 5 espèces les plus abondantes				SIMPER		
	Genre & espèce	Xmoy	Erreur type	Genre & espèce	Contribution (%)	Sim/SD
Assemblage 2a (n=27) Xmoy=2485,4 (±325,0) Rsmoy=22,6 (±1,2) H'moy=2,39 (±0,07)	<i>Mediomastus fragilis</i>	856,66	237,94	<i>Goniadella bobrezkii</i>	17,08	2,01
	<i>Goniadella bobrezkii</i>	370,61	53,54	<i>Mediomastus fragilis</i>	32,56	2,42
	<i>Abra alba</i>	240,99	65,63	<i>Abra alba</i>	43,58	1,47
	<i>Lanice conchilega</i>	223,21	111,35	<i>Nephtys hombergii</i>	52,14	1,47
	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	111,36	50,50	<i>Nemertina</i>	58,75	0,91
Assemblage 2b (n=22) Xmoy=1272,6 (±237,8) Rsmoy=18,4 (±1,8) H'moy=2,53 (±0,14)	<i>Chaetozone</i> spp.	388,03	125,60	<i>Abra alba</i>	24,46	2,91
	<i>Abra alba</i>	313,18	83,35	<i>Nephtys hombergii</i>	43,43	2,81
	<i>Oligochaeta</i>	84,70	75,47	<i>Chaetozone</i> spp.	57,25	1,43
	<i>Mediomastus fragilis</i>	72,73	24,80	<i>Mediomastus fragilis</i>	64,51	1,04
	<i>Nephtys hombergii</i>	64,24	7,97	<i>Euclymene oerstedii</i>	67,85	0,58
Assemblage 3a (n=44) Xmoy=285,7 (±33,0) Rsmoy=10,1 (±0,4) H'moy=2,37 (±0,09)	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	172,37	74,11	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	27,64	2,22
	<i>Macoma balthica</i>	44,81	11,90	<i>Nephtys hombergii</i>	49,46	1,98
	<i>Nephtys hombergii</i>	26,07	2,89	<i>Macoma balthica</i>	67,57	1,55
	<i>Cerastoderma edule</i>	18,52	5,47	<i>Cerastoderma edule</i>	73,92	0,68
	<i>Spio martinensis</i>	12,22	4,57	<i>Mysida</i>	79,25	0,61
Assemblage 3b (n=32) Xmoy=4031,5 (±1486,2) Rsmoy=8,9 (±0,4) H'moy=1,61 (±0,14)	<i>Corophium arenarium</i>	2610,83	1497,71	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	26,68	1,97
	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	1020,31	270,46	<i>Macoma balthica</i>	46,69	2,24
	<i>Macoma balthica</i>	139,57	41,37	<i>Corophium arenarium</i>	59,37	0,89
	<i>Pygospio elegans</i>	108,71	31,35	<i>Pygospio elegans</i>	71,46	0,96
	<i>Eurydice pulchra</i>	51,29	23,22	<i>Nemertina</i>	78,24	0,94
Assemblage 3c (n=12) Xmoy=248,9 (±41,5) Rsmoy=7,9 (±0,6) H'moy=1,7 (±0,17)	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	153,89	294,21	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	30,22	1,22
	<i>Nephtys cirrosa</i>	22,50	2,69	<i>Nephtys cirrosa</i>	59,38	1,91
	<i>Eocuma dollfusi</i>	11,39	3,33	<i>Magelona mirabilis</i>	70,57	1,01
	<i>Macoma balthica</i>	8,61	67,84	<i>Mysida</i>	78,10	0,82
	<i>Abra alba</i>	6,94	5,98	<i>Macoma balthica</i>	84,01	0,50



Légende des groupes trophiques :

- Suspensivores
- Nécrophages
- Mixtes
- Microbrouteurs
- Herbivores
- Dépositives de surface
- Dépositives de subsurface
- Carnivores

Figure II-13. Proportions des groupes trophiques en abondance (Ind/m²).

ind. m⁻². Les autres espèces dominantes sont le bivalve *Spisula ovalis*, le polychète *Nephtys cirrosa* et le crustacé cumacé *Cumopsis goodsir* ; leurs densités moyennes sont supérieures à 150 ind. m⁻² (Tableau II-4). Selon les résultats issus de la procédure SIMPER, Les espèces les plus discriminantes du groupe sont les polychètes carnivores *G. bobretzkii* et *N. cirrosa* qui contribuent à expliquer 57,5 % de la dissimilarité de cet assemblage avec les autres (Tableau II-3). Les autres espèces discriminantes sont dans une moindre mesure les dépositives de surface *B. guilliamsoniana* et *C. goodsir* et le dépositif de subsurface *Mediomastus fragilis*. Cet assemblage est très nettement dominé par les carnivores (i.e. 60,9 % de la densité totale) puis par les suspensives (i.e. 17,3 %) et les dépositives de surface (i.e. 15,7 %) (Figure II-13).

L'assemblage « 2 » concerne 49 stations situées pour la plupart sous le niveau de marée (Figure II-12A). Ses valeurs moyennes de densité (i.e. 1940,9 ± 229,3 ind. m⁻²), de richesse spécifique (i.e. 20,7 ± 1,2) et de diversité (i.e. 2,45 ± 0,07) sont les plus fortes des 4 assemblages décrits (Tableau II-3 et II-4). L'assemblage est dominé numériquement par le polychète *M. fragilis* (i.e. 504,7 ± 142,1 ind. m⁻²), le bivalve *Abra alba* (i.e. 273,4 ± 51,7 ind. m⁻²) et les polychètes *Chaetozone* spp., *G. bobretzkii*, et *Lanice conchilega* dont les densités moyennes varient entre 123,0 et 210,0 ind. m⁻². Selon l'analyse SIMPER, il se différencie des autres par la présence du bivalve *A. alba* et des polychètes *M. fragilis* et *Nephtys hombergii* (Tableau II-3). Cet assemblage présente une forte diversité des groupes trophiques sans réelle dominance incluant des espèces dépositives de subsurface (i.e. 31,2 % de la densité totale), carnivores (i.e. 24,1 %), mixtes (i.e. 22,6 %) et de dépositives de surface (i.e. 15,9 %) (Figure II-13).

A un niveau de similarité de 30 %, l'assemblage « 2 » peut être subdivisé en deux sous-ensembles qui se distribuent en bas estran selon un gradient est/ouest. Le sous-assemblage « 2a » est constitué de 27 stations situées principalement dans le secteur oriental de la baie à l'exception de la station 22 localisée au nord de Saint-Benoît des Ondes (Figure II-12B). Le sous-assemblage « 2b » concerne 22 stations de la partie occidentale de la baie, à l'exception des stations 128 et 115 proches de la pointe de Champeaux (Figure II-12B). Le sous-assemblage « 2a » est caractérisé par une densité moyenne deux fois plus importante que le « 2b » (i.e. 2485,4 ± 325,0 ind. m⁻² vs. 1272,6 ± 237,8 ind. m⁻²), une richesse spécifique légèrement plus élevée (i.e. 22,6 ± 1,2 espèces vs. 18,4 ± 1,8 espèces) ; les indices de diversité sont toutefois semblables (Tableau II-4). Alors que le sous-assemblage « 2a » est fortement dominé par le Capitellidae *M. fragilis* et dans une moindre mesure par les polychètes *G.*

bobrezkii, *L. conchilega* et *Protodorvillea kefersteini*, et le bivalve *A. alba*, le sous-assemblage « 2b » s'en distingue par des densités élevées du Cirratulidae *Chaetozone* spp. et du bivalve *A. alba* (Tableau II-4). Les résultats issus de l'analyse SIMPER révèlent que les espèces contribuant le plus à la dissimilarité entre ces deux groupes sont *G. bobrezkii* et *M. fragilis* pour le sous-assemblage « 2a », et *A. alba*, *Chaetozone* spp. et *N. hombergii* pour le « 2b ».

L'assemblage « 3 » couvre une grande partie de l'estran (i.e. 88 stations) dans sa partie orientale et dans la frange supérieure de sa partie occidentale (Figure II-12A). Sa densité moyenne est légèrement inférieure à celle de l'assemblage « 2 » (i.e. $1642,8 \pm 325,4$ ind. m^{-2}), sa richesse spécifique et sa diversité sont réduites (i.e. $RS = 9,4 \pm 0,3$ et $H' = 2,0 \pm 0,08$) (Tableau II-3). Cet assemblage est très largement dominé numériquement par les crustacés amphipodes *Corophium arenarium* (i.e. $922,3 \pm 546,8$ ind. m^{-2}) et *Bathyporeia guilliamsoniana* (i.e. $468,5 \pm 111,8$ ind. m^{-2}). Les autres espèces dominantes et dont les densités moyennes n'excèdent pas 75 ind. m^{-2} sont le bivalve *Macoma balthica*, le polychète *Pypospio elegans* et le crustacé isopode *Eurydice pulchra*. En outre, *B. guilliamsoniana* et *M. balthica* sont les espèces les plus discriminantes puisqu'elles contribuent pour 52,6 % de la dissimilarité de cet assemblage ainsi que *Cerastoderma edule* et *Nephtys hombergii* (Analyse SIMPER, Tableau II-3).

Contrairement aux deux précédents assemblages, ce sont les espèces mixtes (i.e. 56,8 % de la densité totale) et déposivores de surface (i.e. 34,0 %) qui dominent (Figure II-13) mais localement. Une telle structure trophique est cependant très influencée par les très fortes abondances locales du crustacé amphipode *C. arenarium* aux stations 186 et 185.

Au sein de l'assemblage « 3 » il existe une forte hétérogénéité spatiale entre les stations. Au seuil de 30 % de similarité, nous avons identifié trois sous-assemblages qui se succèdent selon un gradient bathymétrique :

Le sous-assemblage « 3a » se compose de 32 stations positionnées sur l'ensemble du haut de l'estran de la partie orientale de la baie (Figure II-12B) où sont observées des densités moyennes très élevées (i.e. $4031,5 \pm 1486,2$ ind. m^{-2}) associées aux deux espèces d'amphipodes *C. arenarium* et *B. guilliamsoniana* (i.e. respectivement $2610,8 \pm 1497,7$ et $1020,3 \pm 270,4$ ind. m^{-2}) (Tableau II-4). A un degré moindre, ce secteur est caractérisé par les densités moyennes maximales *E. pulchra*, *M. balthica* et *P. elegans* à l'échelle de la baie.

Le sous-assemblage « 3b » comprend 44 stations localisées principalement à un niveau de mi-marée dans la partie orientale de la baie et dans le haut estran de sa partie occidentale

(Figure II-12B). Principalement dominé par *B. guilliamsoniana* (i.e. $172,4 \pm 74,1$ ind. m^{-2}), ses densités moyennes sont relativement faibles (i.e. $285,7 \pm 33,0$ ind. m^{-2}) ; il est caractérisé par de fortes abondances relatives de *C. edule*, *N. hombergii* et *Spio martinensis* (Tableau II-4). *B. guilliamsoniana* et *N. hombergii* discriminent clairement cet assemblage (analyse SIMPER, contribution des deux espèces = 49,5 %).

Le sous-assemblage « 3c » n'est composé que de 12 stations du secteur oriental de la baie dans le bas estran et localement à des cotes bathymétriques plus élevées (Figure II-12B). Ses densités moyennes sont relativement faibles (i.e. $285,7 \pm 33,0$ ind. m^{-2}) ainsi que la richesse spécifique moyenne (i.e. $7,9 \pm 0,6$ espèces) (Tableau II-4). S'il reste dominé par *B. guilliamsoniana* et dans une moindre mesure *M. balthica*, *A. alba*, *Eocuma dollfusi* et *Nephtys cirrosa* caractérisent aussi cet assemblage (Tableau II-4).

L'assemblage « 4 » regroupe 25 stations localisées majoritairement au-dessus du niveau de mi-marée à l'ouest de la baie ainsi que trois stations situées à l'est, entre le Bec d'Andaine et la pointe de Champeaux (Figure II-12A). La densité moyenne est égale à $1406,7 \pm 419,2$ ind. m^{-2} , la richesse spécifique à $13,6 \pm 1,2$ et l'indice de diversité H' à $2,21 \pm 0,17$ (Tableau II-3). Ses espèces dominantes sont le polychète *Ampharete acutifrons* (i.e. $526,5 \pm 304,1$ ind. m^{-2}), les oligochètes, les bivalves *C. edule* et *M. balthica* et le crustacé amphipode *C. arenarium*. Bien qu'il soit assez proche du précédent, l'assemblage « 4 » s'en éloigne par des densités plus faibles d'amphipodes, dont *Corophium arenarium* et de fortes concentrations de coques *C. edule*. A cet égard, l'analyse SIMPER montre que les espèces les plus discriminantes sont *C. edule*, *M. balthica* et *N. hombergii* (i.e. contribution totale = 61,3 %). Les déposivores de surface dominent ces peuplements (i.e. 47,8 %) et dans une moindre mesure les déposivores de subsurface (i.e. 19,1 %), les mixtes (i.e. 17,5 %) et les suspensivores (i.e. 8,8 %) (Figure II-13).

En complément de ces 4 assemblages majeurs, nous avons identifié des groupes mineurs d'une ou deux stations qui se caractérisent le plus souvent par de faibles densités (i.e. de quelques dizaines à moins de 200 ind. m^{-2}) et une faible richesse spécifique. Seule la station 100 possède une densité de 1140 ind. m^{-2} en raison de la forte abondance locale des Némertes. Ces groupes mineurs traduisent des effets très locaux associés à la présence de chenaux que notre stratégie d'échantillonnage ne permet pas d'identifier clairement.

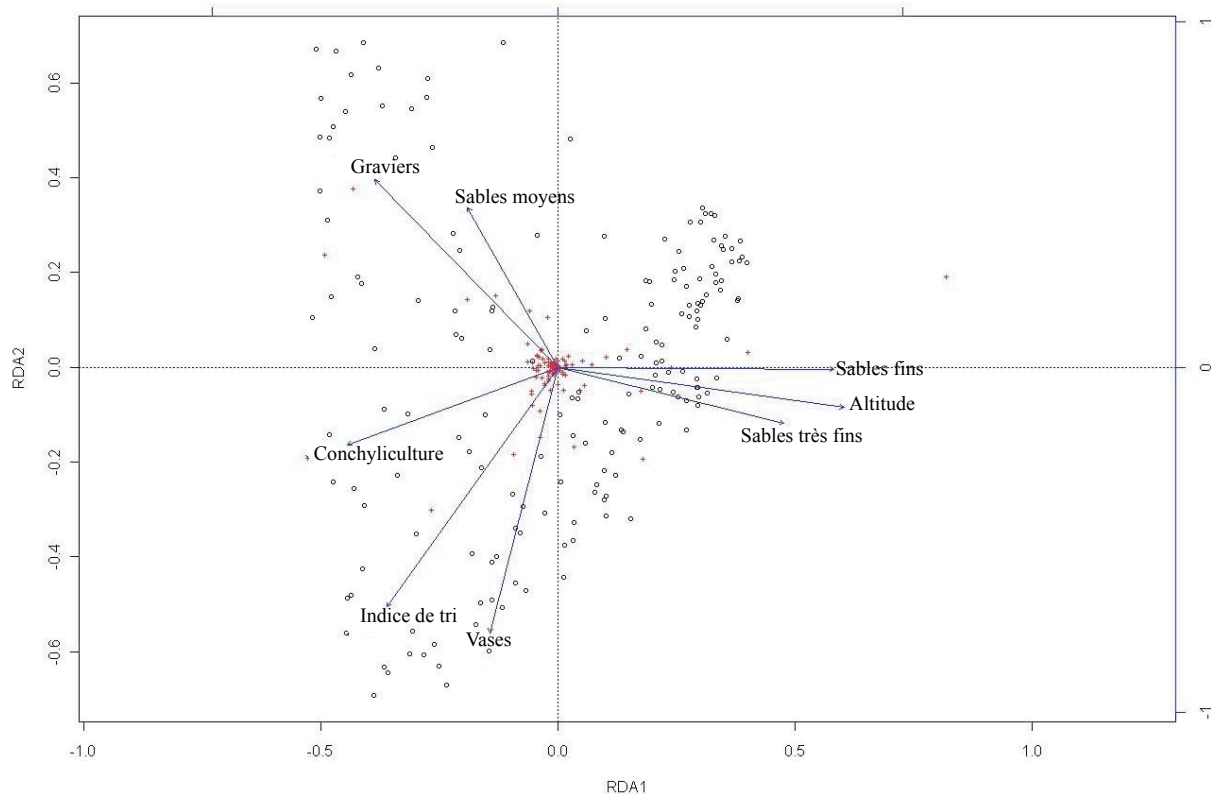


Figure II-14. Diagramme de double projection de l'Analyse Canonique de Redondance réalisé sur les données du peuplement macrobenthique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel. Le diagramme représente les espèces (croix rouges), les stations (ronds vides) et les variables explicatives significatives.

Tableau II-5. Définition des variables environnementales expliquant une portion significative de la variabilité de l'organisation du peuplement à l'intérieur de l'espace réduit. Les variables ont été sélectionnées grâce à une procédure de sélection ascendante.

Variables	R ²	R ² _{cumulé}	R ² _{ajusté cumulé}	Statistique F	Valeur de p
Altitude	0,127	0,127	0,121	24,777	0,001
Sables fins	0,066	0,193	0,183	13,898	0,001
Vases	0,046	0,238	0,225	10,110	0,001
Indice de tri	0,022	0,260	0,242	4,948	0,001
Conchyliculture	0,019	0,279	0,258	4,464	0,001
Graviers	0,012	0,291	0,265	2,771	0,002
Sables très fins	0,009	0,300	0,271	2,215	0,003
Sables moyens	0,008	0,308	0,275	1,902	0,010

En conclusion, les différents assemblages benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel se structurent fortement selon un double gradient altitudinal et longitudinal. Deux grands types de peuplements organisés en différents faciès peuvent être définis :

- un peuplement à *Macoma balthica* structuré en plusieurs faciès qui correspondent aux assemblages 3 et 4 :
 - + un faciès à Amphipodes (i.e. *B. guilliamsoniana* et *C. arenarium*) dans le haut de l'estran de la partie est de la baie ;
 - + un faciès d'appauvrissement à *M. balthica* et *C. edule* peu diversifié et peu abondant principalement dans le secteur est de la baie ;
 - + un faciès de transition à *N. cirrosa* et *B. guilliamsoniana* dans la partie inférieure de l'estran de la partie occidentale de la baie ;
 - + un faciès à *C. edule-N. hombergii* plus riche et diversifié dans la moitié supérieure de l'estran de la partie occidentale de la baie ;
- un peuplement à *A. alba* et *M. fragilis*, riche et diversifié dans la partie inférieure de l'estran, et subdivisé en deux faciès selon un gradient est-ouest :
 - + un faciès à *G. bobrezkii* et *M. fragilis* de la partie orientale de la baie ;
 - + un faciès à *A. alba* et *N. hombergii* dans la partie occidentale de la baie.

Un assemblage à *N. cirrosa*, peu diversifié assure une transition entre ces deux peuplements majeurs au centre de la baie.

II.3.3.2. Influence des facteurs environnementaux sur l'organisation du peuplement benthique

L'analyse Canonique de Redondance réalisée entre la matrice biologique et la matrice environnementale indique que seuls les deux premiers axes canoniques de l'analyse sont significatifs ($p < 0,05$) et qu'ils expliquent respectivement 54,94 et 17,51 % de la variance totale des abondances des différentes espèces (Figure II-14). Nous avons pu identifier huit variables environnementales qui expliquent une part significative de la variabilité de l'organisation du peuplement à l'intérieur de l'espace réduit (Tableau II-5). Elles sont par ordre d'importance les suivantes : l'altitude, la proportion de sables fins, la proportion de vases, l'indice de tri, la présence d'installations conchyliques, la proportion de graviers, la proportion de sables très fins et la proportion de sables moyens. Les valeurs de R^2 mettent en avant le rôle premier de l'altitude et les rôles secondaires de l'environnement sédimentaire ou de la présence d'installations conchyliques.

Les variables environnementales les plus fortement corrélées à l'axe 1 de l'analyse de redondance sont ainsi d'une part l'altitude et la proportion de sables fins et très fins et d'autre

Tableau II-6. Sélection ascendante des CPMV significatives sur la matrice des abondances de l'ensemble de la macrofaune benthique. Les variables sont ordonnées selon la valeur du coefficient de détermination R^2 pour un seuil de significativité $p < 0,05$.

Variables	R^2	$R^2_{\text{cumulé}}$	$R^2_{\text{ajusté cumulé}}$	Statistique F	Valeur de p
CPMV01	0,071	0,071	0,065	13,000	0,001
CPMV10	0,036	0,106	0,096	6,786	0,001
CPMV02	0,031	0,137	0,122	6,046	0,001
CPMV03	0,030	0,167	0,147	6,011	0,001
CPMV17	0,026	0,193	0,169	5,324	0,001
CPMV09	0,025	0,218	0,189	5,299	0,001
CPMV04	0,023	0,241	0,208	4,985	0,001
CPMV05	0,021	0,261	0,225	4,588	0,001
CPMV06	0,019	0,280	0,241	4,332	0,001
CPMV13	0,019	0,299	0,256	4,359	0,001
CPMV18	0,016	0,315	0,268	3,724	0,001
CPMV08	0,016	0,331	0,281	3,783	0,001
CPMV11	0,013	0,344	0,290	3,169	0,001
CPMV86	0,012	0,356	0,299	2,952	0,001
CPMV16	0,011	0,367	0,307	2,805	0,001
CPMV22	0,011	0,378	0,314	2,665	0,002
CPMV07	0,010	0,388	0,321	2,534	0,002
CPMV15	0,010	0,398	0,327	2,483	0,001
CPMV14	0,010	0,407	0,334	2,455	0,002
CPMV24	0,008	0,415	0,339	2,152	0,003
CPMV26	0,007	0,423	0,343	1,950	0,009
CPMV12	0,007	0,430	0,346	1,835	0,016
CPMV34	0,007	0,437	0,350	1,833	0,020
CPMV76	0,007	0,444	0,354	1,827	0,018
CPMV38	0,007	0,450	0,357	1,741	0,015
CPMV35	0,006	0,456	0,360	1,639	0,040
CPMV37	0,006	0,462	0,362	1,585	0,042
CPMV36	0,006	0,468	0,364	1,553	0,044

Tableau II-7. Sélection ascendante des variables environnementales significatives sur les valeurs prédites de la matrice biologique Y (\hat{Y}), régressées sur les modèles spatiaux à différentes échelles. Seules les valeurs significatives au seuil $p < 0,05$ sont indiquées dans le tableau ci-contre.

	Echelles spatiales				
	Macrofaune totale	Large	Moyenne	Fine	Très fine
$R^2_{\text{ajusté cumulé}}$	0,275***	0,340***	0,110***	0,230***	0,101***
Altitude	0,121***	0,096***		0,041***	0,018**
Conchyliculture	0,015***	0,023***			0,059***
Sables fins	0,062***	0,039***		0,020**	
Graviers	0,008**	0,006*		0,121***	0,024**
Sables moyens	0,004**	0,025***		0,013**	
Indice de tri	0,018*	0,146***		0,007*	
Vases	0,042***		0,039**	0,009*	
Sables très fins	0,005**		0,071***	0,016**	

Degré de significativité : '***' 0,001 ; '**' 0,01 ; '*' 0,05.

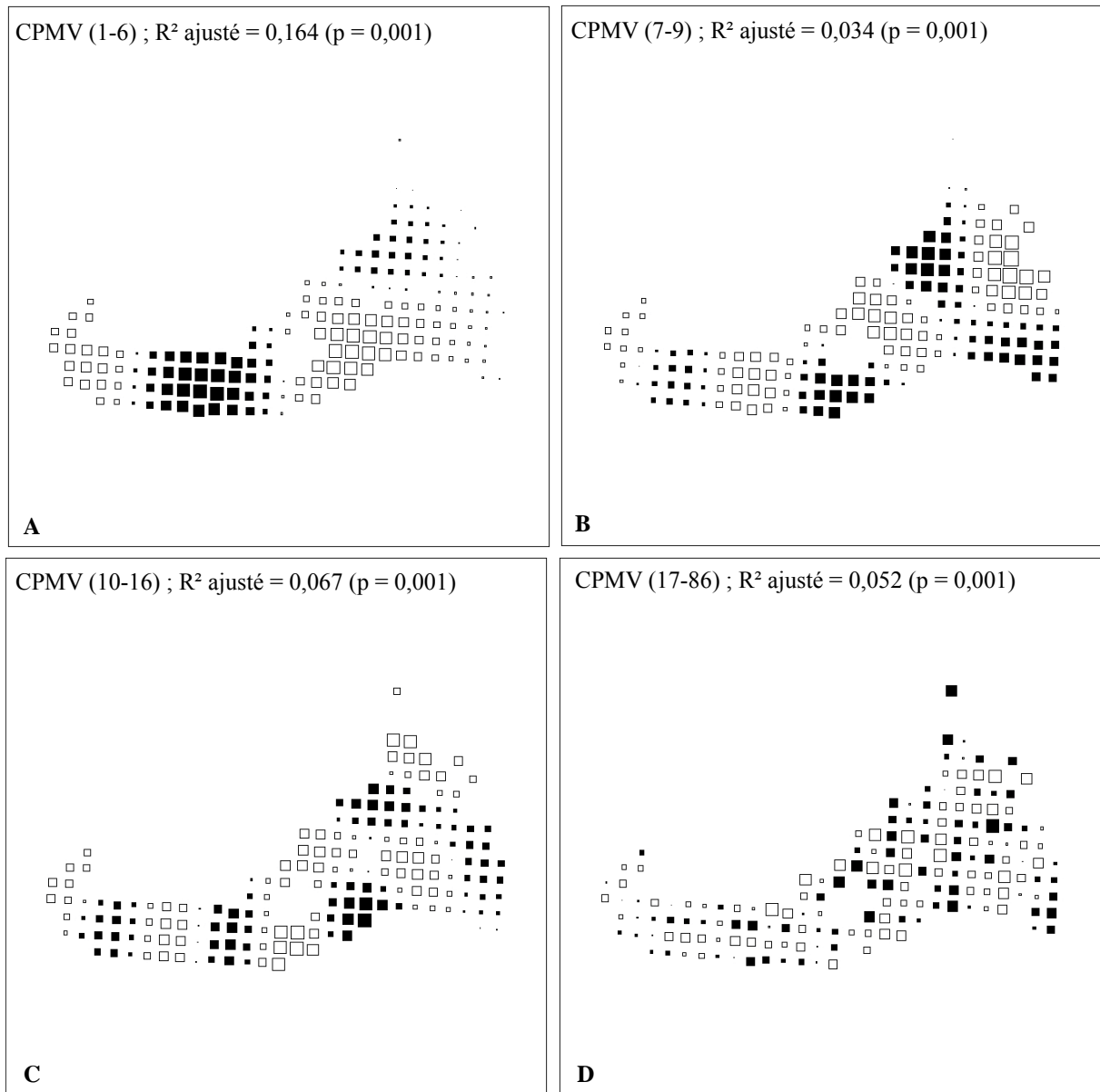


Figure II-15. Cartes des CPMV qui expliquent une part significative de la variance de la matrice des densités d'espèces. Quatre sous-modèles de CPMV ont été définis : le modèle spatial à large échelle (A), le modèle spatial à moyenne échelle (B), le modèle spatial à fine échelle (C) et le modèle spatial à très fine échelle (D). Les carrés blancs correspondent aux valeurs négatives et les carrés noirs correspondent aux valeurs positives par rapport à l'axe canonique 1.

part la conchyliculture (Figure II-14). Celles qui sont le plus fortement corrélées à l'axe 2 sont la teneur en vases et l'indice de tri du sédiment.

II.3.3.3. Organisation spatiale du peuplement benthique

A partir de l'analyse en Coordonnées Principales de la Matrice de Voisinage (CPMV), 93 variables CPMV ont été identifiées dont 28 ont une influence significative sur la variance des abondances des espèces benthiques au regard des résultats de la sélection ascendante ($R^2 = 0,468$, $R^2_{\text{ajusté}} = 0,364$, $p < 0,05$) (Tableau II-6). De manière arbitraire, les variables CPMV ont été partitionnées en quatre sous-modèles spatiaux qui se définissent comme suit (Figure II-15) :

(1) un sous-modèle à grande échelle comprenant six variables CPMV de 1 à 6 et qui explique 16,50 % de la variance du tableau des abondances d'espèces ; cette grande échelle spatiale laisse apparaître des ondulations horizontales à des échelles d'environ 20-30 km ;

(2) un sous-modèle à moyenne échelle comprenant trois variables CPMV de 7 à 9 qui n'explique que 3,39 % de la variance à une échelle de 10-15 km ;

(3) un sous-modèle à fine échelle comprenant sept variables CPMV de 10 à 16 qui explique 6,71 % de la variance à une échelle de l'ordre de 6-8 km ;

(4) un sous-modèle à très fine échelle comprenant les 12 dernières variables CPMV significatives, de 17 à 86 qui explique 5,18 % de la variance à une échelle spatiale de l'ordre du km.

L'analyse canonique de redondance établie précédemment entre la matrice d'abondance d'espèces et la matrice des variables environnementales a montré que l'environnement explique 27,5 % de la variance de la structure des peuplements benthiques de l'ensemble de la baie du Mont-Saint-Michel (Tableau II-5). Afin d'évaluer comment cette influence de l'environnement varie en fonction des échelles spatiales considérées, une sélection ascendante des variables environnementales significatives sur les valeurs prédites de la matrice Y (\hat{Y}) a été réalisée (Tableau II-7). Les valeurs prédites ont été calculées en fonction des régressions établies pour chaque sous-modèle de CPMV (i.e. échelles large, moyenne, fine et très fine). Si l'effet de l'environnement sur la distribution de la macrofaune est significatif aux différentes échelles spatiales prises en considération, sa contribution est plus importante aux échelles large et fine, expliquant respectivement 33,8 et 23,3 % de la variance. Aux échelles moyenne et très fine, les facteurs environnementaux n'expliquent pas plus de 10,0 % et 12,6 % de la variance.

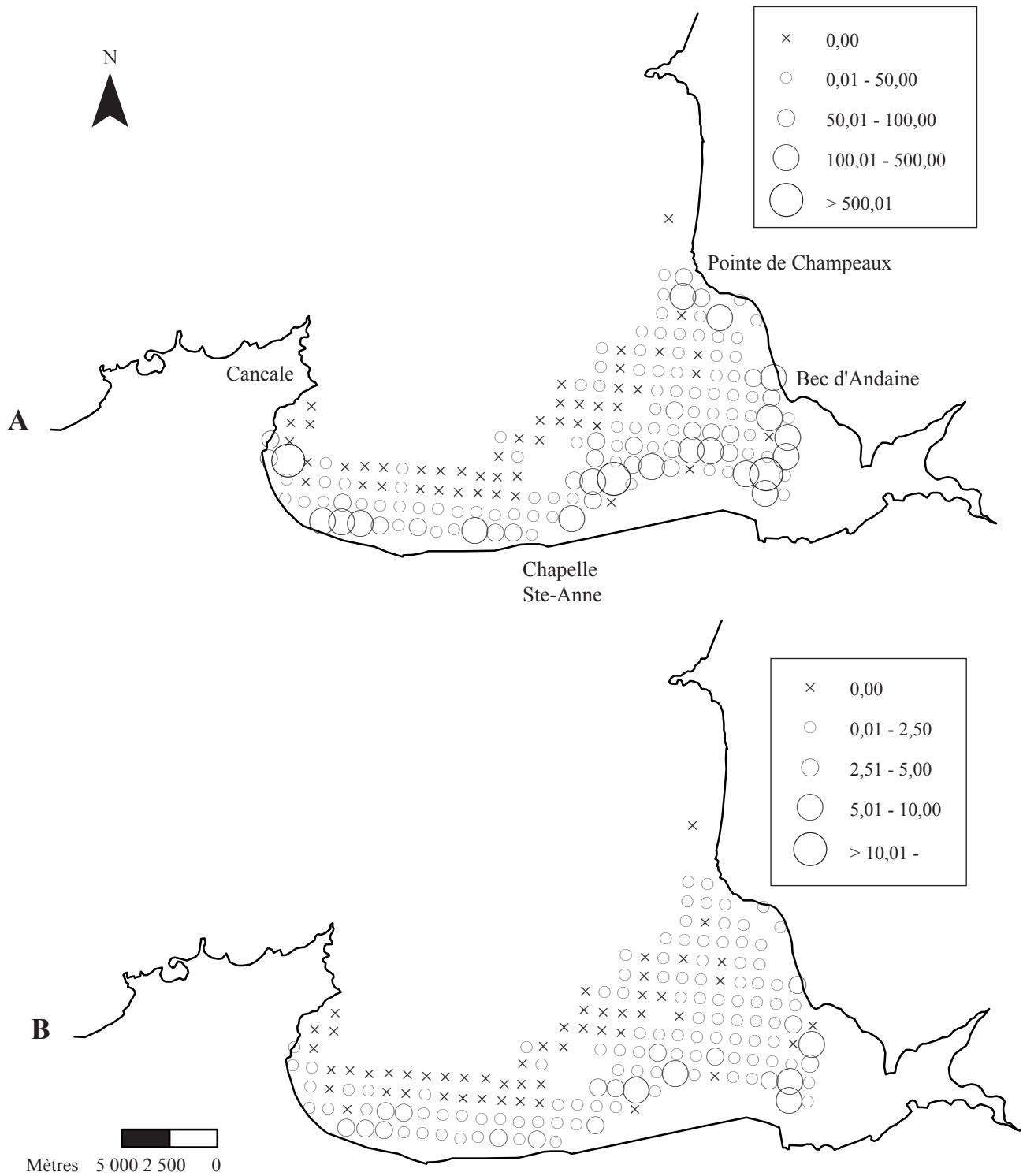


Figure II-16. Distribution des abondances en ind.m-2 (A) et des biomasses en g PSLC.m-2 (B) de *Macoma balthica* en baie du Mont Saint Michel en avril 2003.

Alors que de nombreuses variables environnementales affectent la structure spatiale du peuplement aussi bien à large échelle qu'à fine échelle, leurs importances relatives varient selon l'échelle prise en considération. A large échelle, les deux variables les plus importantes sont l'indice de tri et l'altitude qui expliquent respectivement 14,9 % et 9,6 % de la variance. L'effet significatif de la conchyliculture est très réduit ($R^2_{\text{ajusté}} = 2,3 \%$). A fine échelle, ce sont principalement la proportion de graviers ($R^2_{\text{ajusté}} = 12,1 \%$) et l'altitude ($R^2_{\text{ajusté}} = 4,1 \%$) qui expliquent la variabilité de la structure du peuplement. Par ailleurs, à cette échelle, l'effet de la conchyliculture ne transparait pas. A l'inverse, les proportions de vases et de sables très fins ont un impact faible mais significatif à fine échelle ($R^2_{\text{ajusté}} \text{ cumulé vases, sables fins} = 2,0 \%$, $p < 0,01$) et aucun effet à large échelle.

L'influence de la proportion des vases et des sables très fins sur la structure du peuplement ressort principalement à moyenne échelle. Ils expliquent respectivement 7,1 % et 3,9 % de la variance. A très fine échelle, ce sont la présence des installations conchylocoles, la proportion de graviers et l'altitude qui affectent significativement l'organisation du peuplement.

II.3.4. Structure démographique des quatre populations des principaux bivalves de la baie

II.3.4.1. Distribution et démographie de *Macoma balthica*

II.3.4.1.1. Densités et biomasses

Les densités de *M. balthica* varient entre 0 et 1167 ind. m⁻² (Figure II-16A). Les plus fortes valeurs (i.e. > 100 ind. m⁻²) sont observées exclusivement dans la partie supérieure de l'estran, à des niveaux bathymétriques compris entre 8,0 et 11,2 m au-dessus du zéro hydrographique, tant à l'est qu'à l'ouest de la baie. Au contraire, le bas de l'estran est caractérisé par de faibles densités n'excédant pas 50 ind. m⁻² à l'est et des absences de l'espèce dans l'ouest de la baie.

Les biomasses, comprises entre 0 et 8,82 g PSLC. m⁻² (Figure II-16B), sont plus élevées dans le haut estran. Les distributions de ces données se superposent généralement bien à celles des densités à l'exception de quelques stations localisées en baie de Cancale et près de la pointe de Champeaux. A titre d'exemple, les densités locales observées sur la station 5 sont supérieures à 500 ind. m⁻² mais la biomasse n'y dépasse pas 0,39 g PSLC. m⁻².

Les résultats des régressions multiples réalisées en fonction des 13 variables explicatives, environnementales et géographiques, indiquent que seules l'altitude, la présence d'installations conchylocoles et la proportion de sables moyens influent de manière

Tableau II-8. Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Macoma balthica* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.

Variabes	Coefficient	t	p	F	p	R²
Ln Abondances (N=173)						
Constante	1,680	4,176	<10 ⁻³			
Altitude	0,193	5,071	<10 ⁻³			0,337
Conchyliculture	-1,741	-5,623	<10 ⁻³			0,101
Sables moyens	-1,891	-2,194	0,030			0,012
			Régression :	47,85	<10 ⁻³	0,450
Ln Biomasses (N=173)						
Constante	0,046	0,256	>0,1			
Altitude	0,069	3,562	<10 ⁻³			0,111
Conchyliculture	-0,387	-2,508	0,013			0,033
Graviers	1,387	2,030	0,044			0,015
			Régression:	11,84	<10 ⁻³	0,159

significative sur la distribution générale de *M. balthica* en baie du Mont-Saint-Michel ; ces trois variables expliquent 45,0 % de la variabilité spatiale des densités (Tableau II-8). Bien que son influence négative soit significative, la proportion de sables moyens n'explique que 1,2 % de la variance des densités de *Macoma*. En fait, la distribution des densités est principalement expliquée par l'altitude (33,7 % de la variance), les individus étant très largement localisés au-dessus du niveau de mi-marée. Les concessions mytilicoles et ostréicoles étant cantonnées dans la partie inférieure de l'estran, leur impact négatif amplifie le gradient bathymétrique évoqué précédemment et explique en partie la différence de répartition de *M. balthica* dans le bas de l'estran, de part et d'autre de la baie. A ces bas niveaux, l'espèce est observée à de faibles densités mais de manière régulière dans le secteur oriental notamment près de la pointe de Champeaux alors qu'elle est absente de la majorité des stations du secteur occidental à l'exception de quelques rares stations localisées entre les concessions.

A l'instar des densités, la variabilité des biomasses dépend principalement de l'effet combiné de l'altitude et de la conchyliculture même si ces deux variables n'en expliquent de manière significative que 14,4 % (Tableau II-8). La proportion de graviers à un effet significatif mais extrêmement faible sur la distribution des biomasses. De plus, il convient de souligner que les variables environnementales et géographiques expliquent moins bien la distribution des biomasses que celles des densités.

II.3.4.1.2. Structure démographique et croissance

La longueur de l'axe antéro-postérieur des *M. balthica* échantillonnées fluctue entre 0,08 et 2,35 cm ($\bar{x} = 0,97 \pm 0,49$ cm) pour des individus âgés de 1 à 9 ans (Figure II-17A). A l'échelle de la baie, la population est cependant majoritairement composée d'individus de taille inférieure à 1,4 cm ce qui correspond à des âges de 1 (29,4 %), 2 (39,4 %) et 3 ans (10,5 %). Contrairement à ce que nous pourrions attendre d'une population à l'équilibre, les individus de deux ans sont plus abondants que les individus d'un an, suggérant un recrutement plus important en 2001 qu'en 2002. Par ailleurs, il convient de noter que les deux premières classes d'âge montrent une distribution des longueurs bimodale qui pourrait s'expliquer par l'existence de deux recrutements chaque année. Ce phénomène n'est pas détectable pour les classes d'âge supérieures du fait des plus faibles effectifs et de la variabilité inter-individuelle de croissance qui aboutit à une fusion des cohortes.

Il existe une variabilité spatiale de la répartition des deux premières classes d'âge avec une inversion de leur dominance entre les secteurs orientaux et occidentaux : les individus

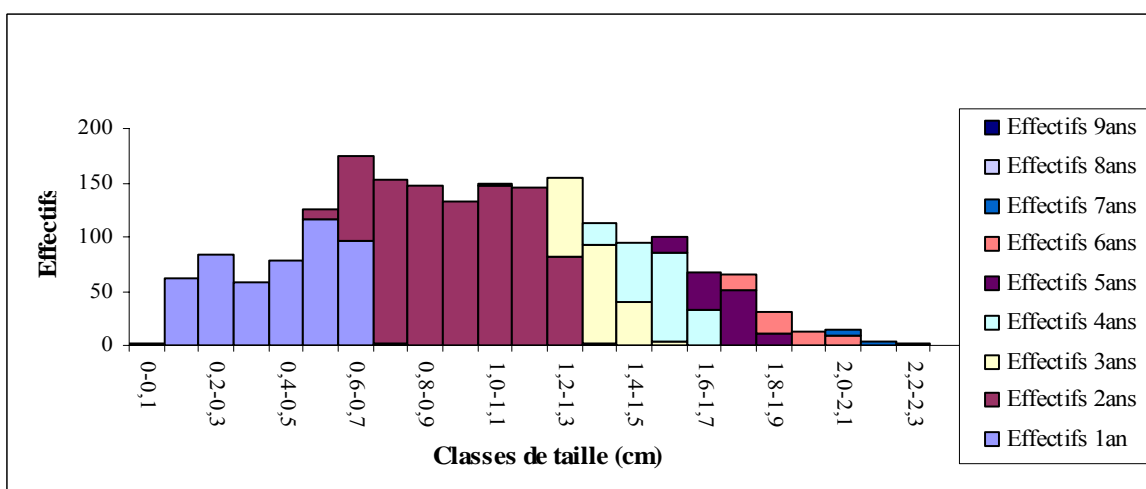
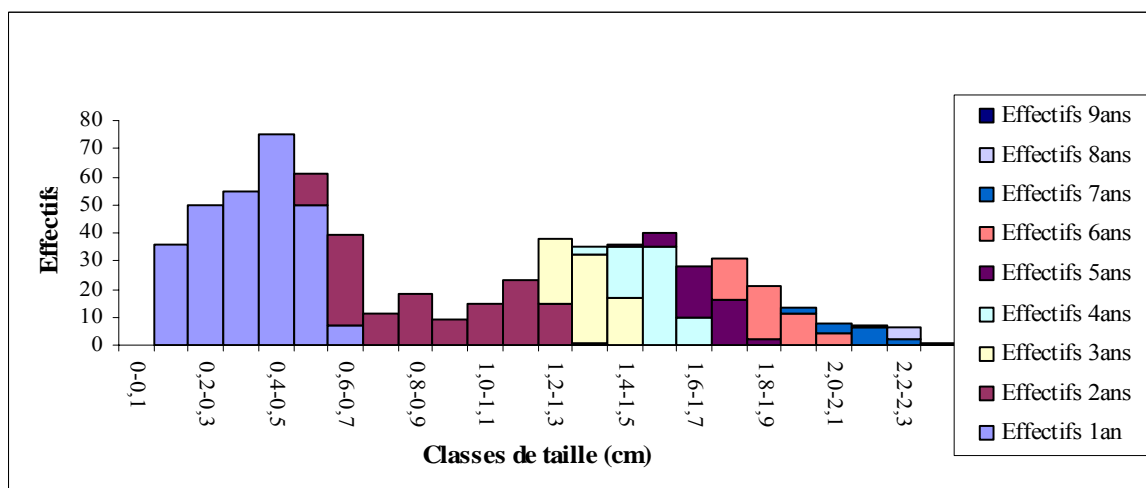
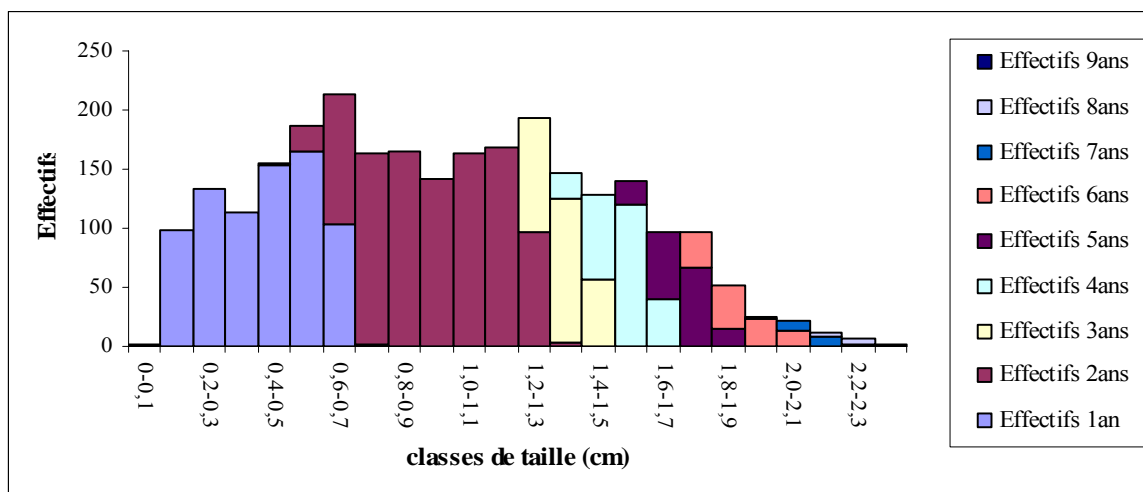


Figure II-17. Structures démographiques de *Macoma balthica* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.

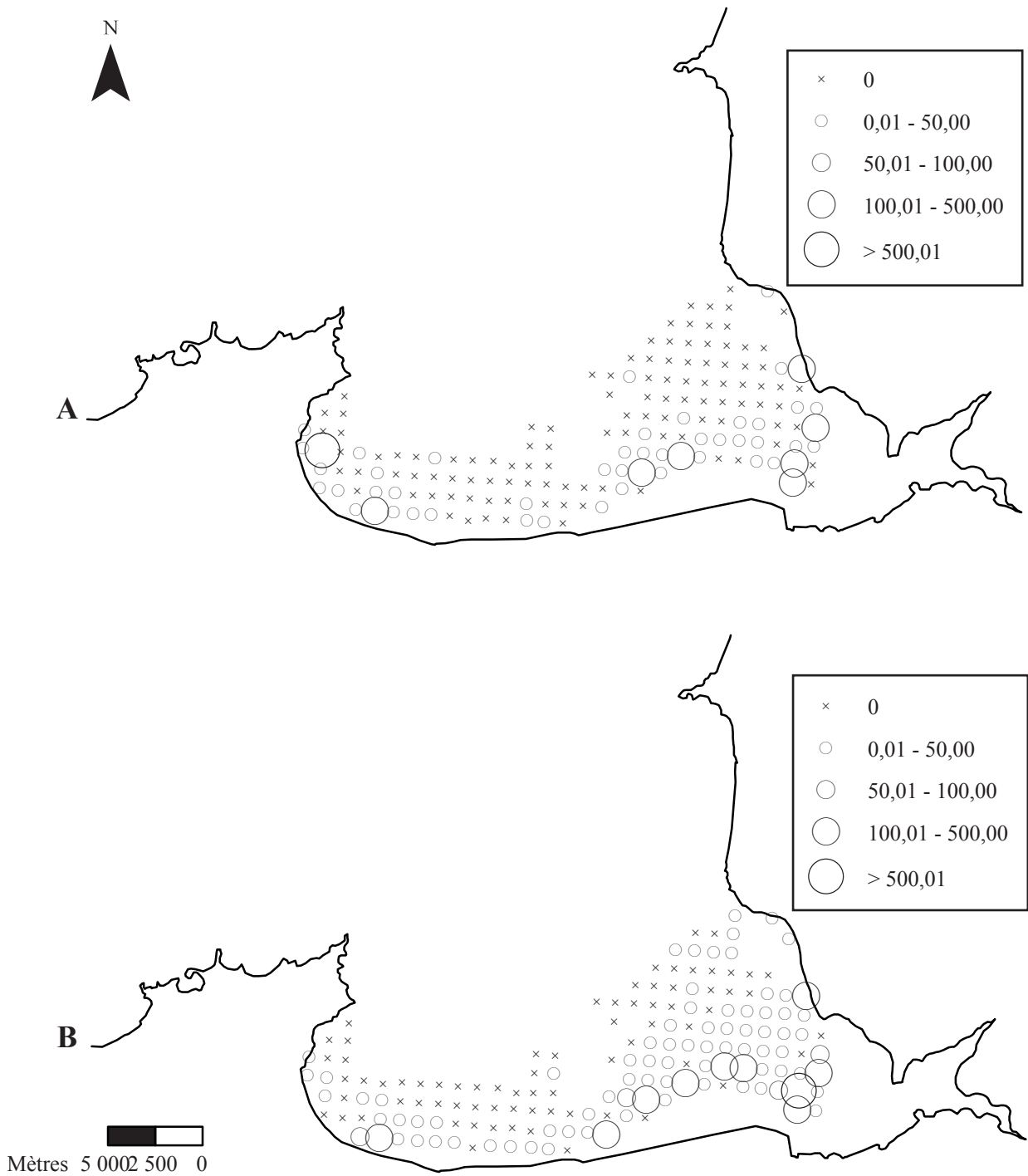


Figure II-18. Distribution des abondances en ind.m⁻² de *Macoma balthica* en baie du Mont Saint Michel en avril 2003. (A) individus d'un an, (B) individus de deux ans.

Tableau II-9. Sélection ascendante des CPMV significatives sur la matrice des abondances de *M. balthica* après transformation en $\log(x+1)$. Les variables sont ordonnées selon la valeur du coefficient de détermination R^2 , pour un seuil de significativité $p < 0,05$.

Variables	R^2	$R^2_{\text{cumulé}}$	$R^2_{\text{ajusté cumulé}}$	Statistique F	Valeur de p
CPMV06	0,072	0,072	0,066	13,180	0,001
CPMV03	0,059	0,130	0,120	11,459	0,001
CPMV08	0,054	0,185	0,170	11,280	0,002
CPMV17	0,054	0,238	0,220	11,811	0,001
CPMV07	0,050	0,288	0,267	11,748	0,001
CPMV02	0,050	0,338	0,314	12,471	0,003
CPMV01	0,043	0,381	0,355	11,473	0,001
CPMV11	0,029	0,410	0,381	8,023	0,006
CPMV16	0,026	0,436	0,405	7,627	0,006
CPMV22	0,025	0,462	0,428	7,643	0,002
CPMV26	0,023	0,485	0,449	7,179	0,009
CPMV59	0,019	0,504	0,467	6,225	0,013
CPMV86	0,015	0,519	0,480	4,924	0,026
CPMV12	0,012	0,531	0,490	4,207	0,044
CPMV35	0,012	0,544	0,500	4,270	0,042

Tableau II-10. Sélection ascendante des variables environnementales significatives sur les valeurs prédites de la matrice des abondances de *M. balthica* Y (\hat{Y}), régressées sur les modèles spatiaux à différentes échelles. Seules les valeurs significatives au seuil $p < 0,05$ sont indiquées dans le tableau ci-contre.

	<i>M. balthica</i>	Echelles spatiales		
		Large	Moyen	Fine
R^2 de l'environnement sur les abondances de <i>M. balthica</i>	0,450***	0,365***	0,045*	0,178***
Altitude	0,337***	0,337***		0,132***
Conchyliculture	0,101***		0,046*	
Sables moyens	0,012*	0,019*		0,049***

Degré de significativité : *** 0,001 ; ** 0,01 ; * 0,05.

d'un et deux ans représentent respectivement 41,6 et 20,6 % des effectifs de l'ouest de la baie (Figure II-17B) alors qu'ils constituent respectivement 25,3 % et 45,5 % des abondances à l'est (Figure II-17C). L'examen des structures démographiques de l'ensemble des stations, dont les densités locales dépassent 50 ind. m⁻², confirme le caractère relativement général de ce patron de distribution (Annexe II-3). Seule la station 17 dans le secteur oriental et les stations 175 et 183 dans le secteur occidental présentent des structures démographiques différentes.

Un tel schéma s'explique principalement par des différences spatiales des densités moyennes des individus de deux ans (Figure II-18). Alors que les abondances moyennes des individus d'un an ne diffèrent pas significativement entre les deux secteurs de la baie (test U de Mann-Whitney, $z = 0,479$; $p = 0,316$), les individus de deux ans sont principalement localisés dans le secteur oriental (test U de Mann-Whitney, $z = 4,165$; $p < 10^{-4}$). Une telle différence pourrait être associée (1) à des variations de l'intensité du recrutement entre secteurs selon les années, (2) à des variabilités du taux de survie ou à des comportements de migration.

Pour les stations présentant des densités supérieures à 50 ind. m⁻², les longueurs moyennes des individus âgés d'un an et de deux ans ont été établies. Elles varient entre 0,17 et 0,70 cm pour les individus d'un an, tandis qu'elles fluctuent entre 0,60 et 1,18 cm pour ceux de deux ans. Aucune des variables environnementales mesurées n'explique cette variabilité spatiale de la croissance ($p > 0,05$). Il n'existe pas davantage de corrélation significative entre la taille moyenne des individus et la densité totale de *Macoma* ($p > 0,05$).

II.3.4.1.3. Organisation spatiale sur la population à *M. balthica*

Sur les 93 variables CPMV détectées par l'Analyse en Coordonnées Principales de la Matrice de Voisinage, une régression multiple combinée à une sélection ascendante permet de discriminer 15 variables CPMV qui ont une influence significative sur la distribution des densités de *M. balthica* (Tableau II-9). Ces 15 variables expliquent significativement 50,01 % de la variance des densités après transformation en $\log(x+1)$. Trois sous-modèles spatiaux peuvent ainsi être discriminés (Figure II-19) :

(1) un sous-modèle à grande échelle comprenant six variables CPMV (i.e. CPMV n° 1, 2, 3, 6, 7 et 8) et qui explique 30,32 % de la variance des abondances de *M. balthica* ; cette large échelle spatiale tend à opposer l'est et l'ouest de la baie, et le haut du bas d'estran du secteur oriental ;

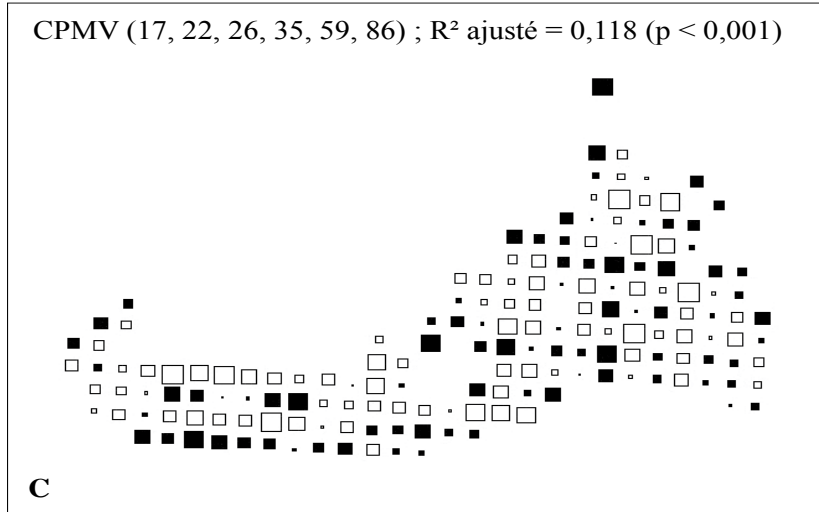
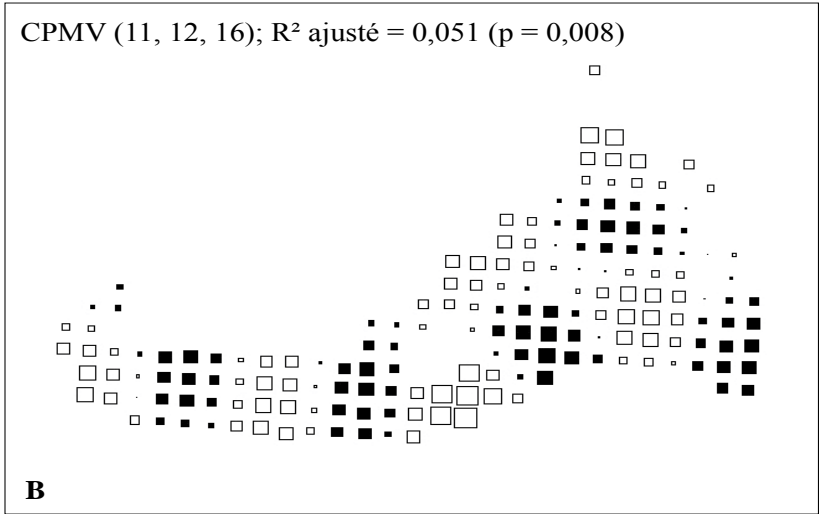
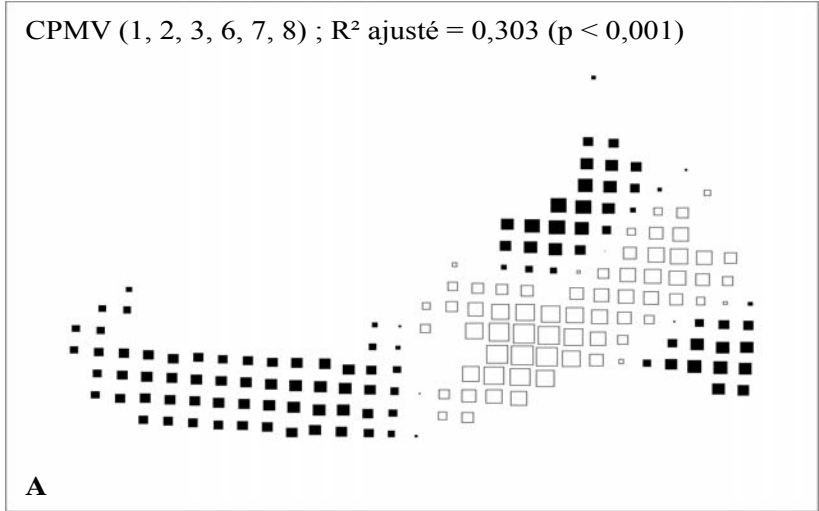


Figure II-19. Cartes des CPMV qui expliquent une part significative de la variance de la matrice des densités de *M. balthica*. Trois sous-modèles de CPMV ont été définis : le modèle spatial à large échelle (A), le modèle spatial à moyenne échelle (B) et le modèle spatial à fine échelle (C). Les carrés blancs correspondent aux valeurs négatives et les carrés noirs correspondent aux valeurs positives par rapport à l'axe canonique 1.

(2) un sous-modèle à moyenne échelle qui inclue trois variables CPMV (i.e. CPMV n 11, 12 et 16) et explique uniquement 5,12 % de la variance ;

(3) un sous-modèle à fine échelle qui comprend six variables CPMV (i.e. CPMV n 17, 22, 26, 35, 59, 86) et explique 11,8 % de la variance.

La régression multiple réalisée précédemment entre les densités de *M. balthica* et les variables environnementales indique que 45,0 % de sa variance était expliquée par l'altitude ($R^2_{\text{ajusté}} = 0,337$, $p < 10^{-3}$), la présence d'installations conchylicoles ($R^2_{\text{ajusté}} = 0,101$, $p < 10^{-3}$) ainsi que les proportions de sables moyens ($R^2_{\text{ajusté}} = 0,012$, $p < 0,05$) (Tableau II-10). L'influence de ces variables varie néanmoins en fonction des échelles spatiales prises en compte. Cela nous est indiqué par la procédure de sélection ascendante réalisée entre les variables environnementales et les valeurs prédites du vecteur Y (\hat{Y}) des densités de *M. balthica*, elles-mêmes issues des régressions linéaires construites pour chaque sous-modèle de CPMV. Les variables environnementales ont ainsi un effet relativement plus important aux échelles spatiales **large** et **fine**, expliquant respectivement 36,5 % et 17,8 % de la variance des densités de *M. balthica*. A l'échelle moyenne, seulement 4,5 % de la variance est expliquée.

L'altitude est la variable qui contraint le plus la distribution de *Macoma* aussi bien à large échelle qu'à une fine échelle (Tableau II-10). A ces deux échelles, l'influence de la proportion de sables moyens est certes significative mais ne contribue que faiblement à expliquer la variance des densités. L'effet de la conchyliculture ne ressort qu'à moyenne échelle et explique moins de 5 % de la variance.

II.3.4.2. Distribution et démographie de *Cerastoderma edule*

II.3.4.2.1. Densités et biomasses

Les densités des coques de la baie varient entre 0 et 417 ind.m⁻² (Figure II-20A). Si l'espèce est signalée à des densités comprises entre 50 et 100 ind.m⁻² en quelques stations du secteur oriental de la baie (ex : stations 74 et 80), les abondances maximales (i.e. > 100 ind.m⁻²) sont exclusivement observées à l'ouest, entre Cancale et La Chapelle St Anne. Les niveaux bathymétriques auxquels s'observent ces abondances maximales s'échelonnent généralement entre 3,9 et 6,8 m au dessus du zéro hydrographique. Seule une station (i.e. la station 33) située en haut d'estran, face au Vivier sur mer, présente une densité de 120 ind. m⁻² à un niveau bathymétrique de 7,9 m. Les biomasses qui fluctuent entre 0 à 44,99 g PSLC. m⁻² se distribuent de manière similaire aux densités (Figure II-20B).

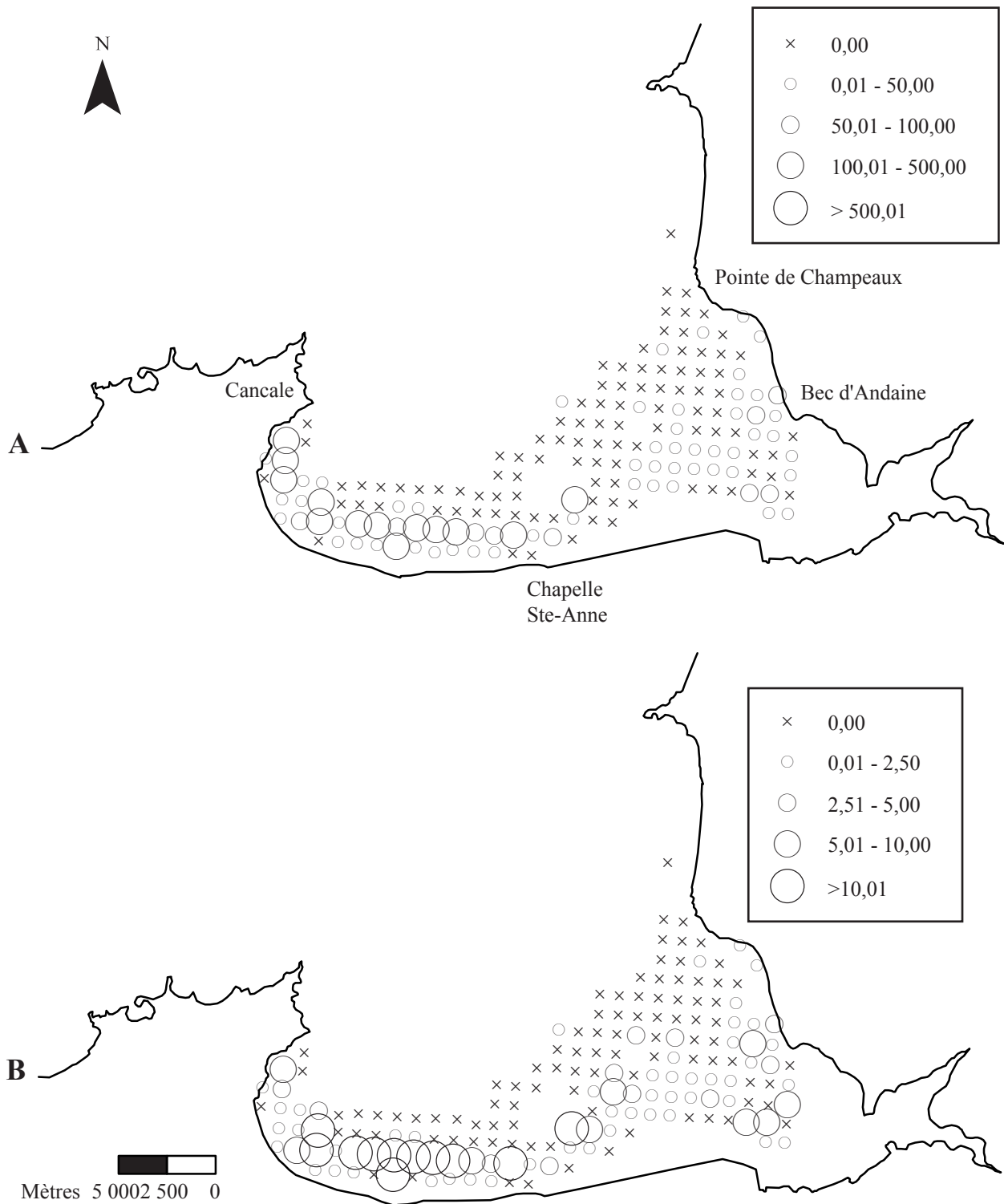


Figure II-20. Distribution des abondances en ind.m-2 (A) et des biomasses en g PSLC.m-2 (B) de *Cerastoderma edule* en baie du Mont Saint Michel en avril 2003.

Tableau II-11. Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Cerastoderma edule* en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.

Variabes	Coefficient	t	p	F	p	R²
Ln Abondances (N=173)						
Constante	4,53E+02	5,139	<10 ⁻³			
Sables grossiers	-4,866	-3,780	<10 ⁻³			0,157
Sables moyens	-4,236	-4,082	<10 ⁻³			0,060
Sables très fins	-5,730	-4,891	<10 ⁻³			0,046
Conchyliculture	-1,339	-4,349	<10 ⁻³			0,040
Latitude	-1,86E-04	-5,098	<10 ⁻³			0,056
			Régression:	20,2	<10 ⁻³	0,358
Ln Biomasses (N=173)						
Constante	1,34E+02	2,514	0,013			
Latitude	-5,07.10 ⁻⁵	-2,222	0,028			0,118
Conchyliculture	-0,696	-4,118	<10 ⁻³			0,077
Sables fins	0,866	2,478	0,014			0,023
Longitude	-3,47.10 ⁻³	-3,120	0,002			0,019
			Régression:	14,3	<10 ⁻³	0,236
Lg moyenne 2 ans (N=23)						
Constante	1,583	31,527	<10 ⁻³			
Conchyliculture	-0,483	-2,836	0,010			0,243
			Régression:	8,043	0,010	0,243

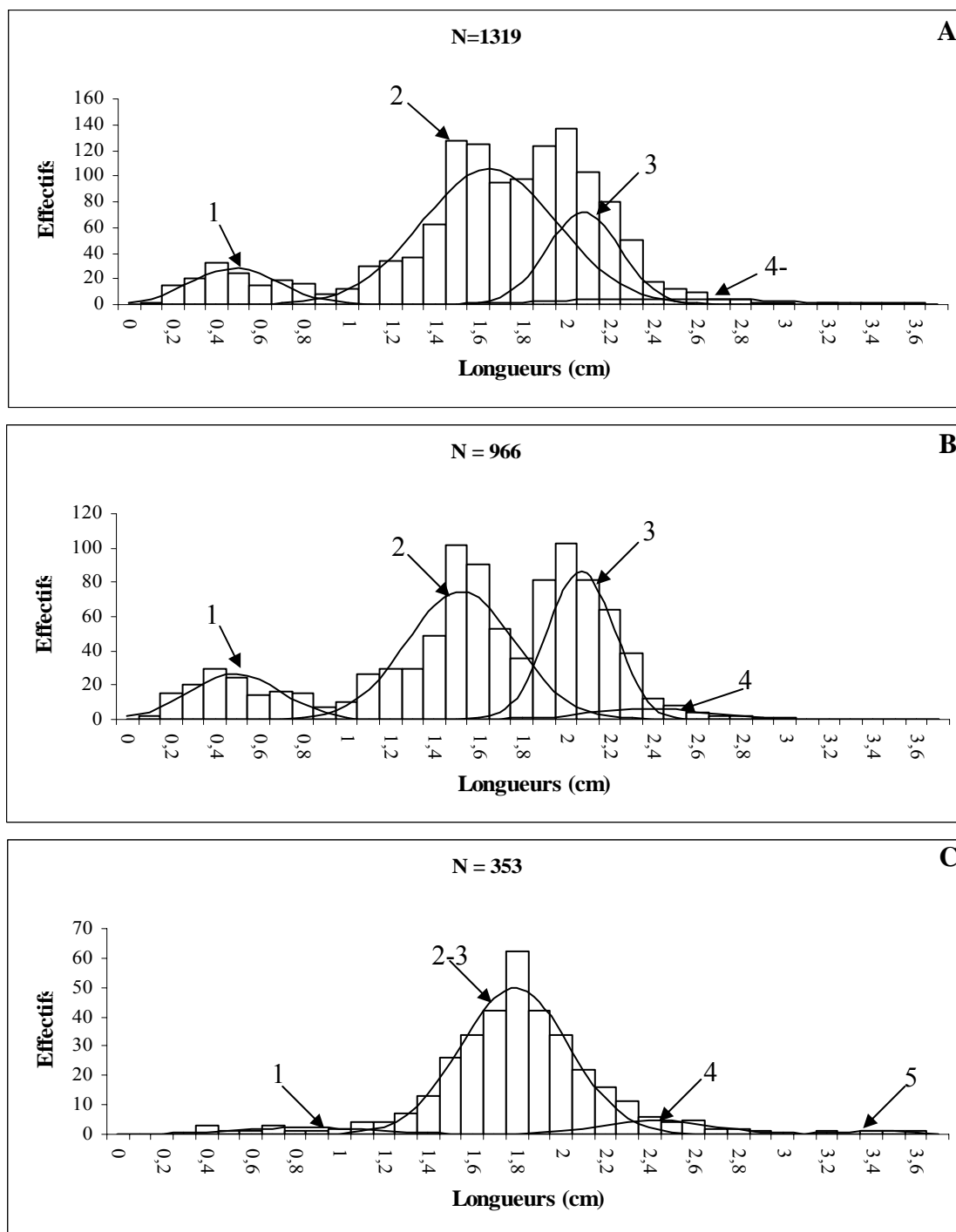


Figure II-21. Distribution des fréquences de taille de *Cerastoderma edule* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.

Les résultats obtenus par régression multiple pour décrire l'influence des variables environnementales et géographiques sur les patrons de distribution de la coque indiquent que la répartition des densités est essentiellement corrélée aux variables sédimentaires suivantes : la proportion de sables grossiers, la proportion de sables moyens et la proportion de sables très fins (Tableau II-11). Les propriétés texturales du sédiment expliquent ainsi 26,3 % de la variance des densités qui sont négativement corrélées à la teneur en particules grossières. Si la présence d'installations conchylicoles a un effet significatif et négatif sur la distribution des coques, celui-ci n'explique que 5,6 % de la variabilité observée. En parallèle à l'effet de ces variables environnementales, il existe un effet purement géographique de sorte que les densités de coque diminuent lorsque la latitude augmente (Tableau II-11). Ceci s'explique facilement par les fortes densités observées dans la partie sud de la baie.

Concernant les biomasses, ce sont principalement la latitude et la conchyliculture qui expliquent significativement la variabilité de leur distribution (i.e. 19,5 %) (Tableau II-11). A cela s'ajoute un léger effet significatif et positif de la proportion des sédiments fins. L'effet significatif de la longitude découle des biomasses plus élevées dans la partie ouest de la baie.

II.3.4.2.2. Structure démographique et croissance

La taille moyenne des individus de *C. edule* est comprise entre 0,15 et 3,65 cm ($\bar{x} = 1,70 \pm 0,50$ cm). La décomposition modale de la distribution des fréquences de taille à l'échelle de la baie met en évidence quatre cohortes dont les tailles moyennes sont de 0,54, 1,70, 2,13 et 2,50 cm (Figure II-21A). En s'appuyant sur les courbes de croissance de la coque établies en neuf localités du nord-ouest de l'Europe, du Danemark au bassin d'Arcachon (Ducrotoy et al. 1991), l'âge des individus de chacune de ces cohortes a pu être établi à 1, 2, 3 et ≥ 4 ans. L'essentiel de la population est ainsi composé d'individus de 2 et 3 ans dont les pourcentages respectifs sont de 62,3 et 22,9 %. La cohorte 1 ne représente que 10,9 % des organismes récoltés, suggérant un mauvais recrutement en 2002.

La répartition plurimodale en 4 classes d'âge de *C. edule* est également observée dans les secteurs occidental et oriental de la baie (Figure II-21B et C). Cependant, des différences notables méritent d'être soulignées :

(1) les individus d'un an sont presque complètement absents de la partie orientale de la baie où ils représentent moins de 5 % de la population ; à l'inverse, ils constituent 14,5 % du stock de la partie occidentale ;

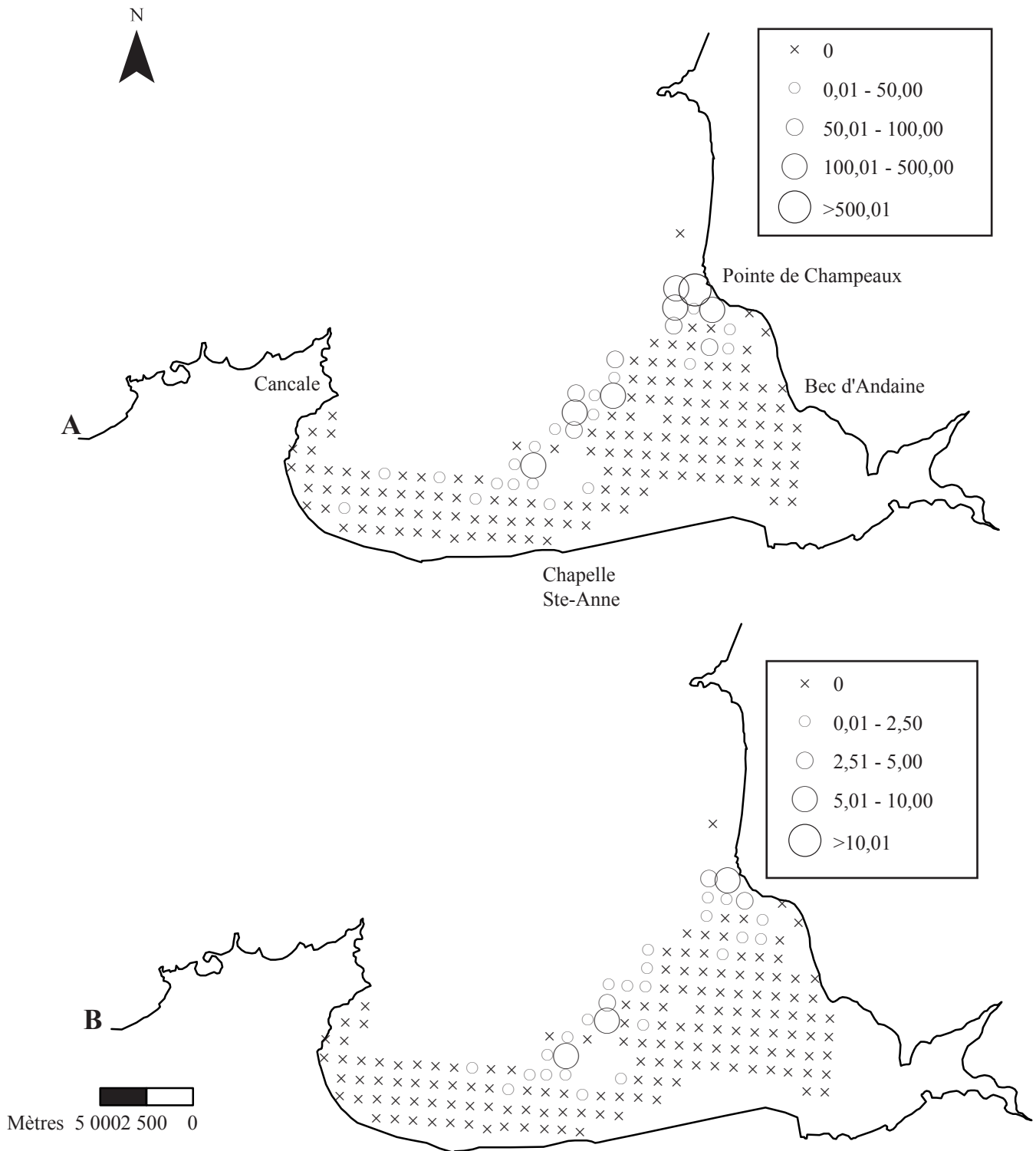


Figure II-22. Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSLC.m⁻² (B) de *Spisula ovalis* en baie du Mont Saint Michel en avril 2003.

(2) alors que les cohortes correspondant aux individus de 2 et 3 ans sont parfaitement différenciées dans la partie occidentale, elles sont fusionnées en une seule composante gaussienne dans la partie orientale.

Une analyse détaillée de la structure démographique de *C. edule* pour chacune des stations présentant des densités ≥ 50 ind. m⁻² indique cependant une grande hétérogénéité de la démographie à l'échelle locale (Annexe II-4). Ainsi, au sein d'un même secteur, le nombre de cohortes identifiées, la proportion d'individus qu'elles représentent et la longueur moyenne des individus sont extrêmement fluctuantes. A titre d'exemple, alors que 3 cohortes ont été définies à la station 3 avec une dominance des individus âgés d'un an, seule une cohorte correspondant aux individus de 3 ans a été déterminée à la station 13 distante de quelques km.

Dans le but de caractériser la variabilité spatiale de la croissance de *C. edule* en fonction des variables environnementales, seules les longueurs moyennes des individus de la cohorte 2, calculées sous Normsep pour chacune des stations présentant des densités ≥ 50 ind. m⁻², ont été prises en compte. Ce choix se justifie par l'importance numérique de cette cohorte et sa présence à l'échelle de l'ensemble de la baie. Les longueurs moyennes obtenues pour cette cohorte s'échelonnent entre 1,04 et 1,83 cm et sont négativement corrélées à la seule variable présence/absence d'installations conchylicoles qui explique 24,3 % de leur variance (Tableau II-11). Ces résultats signifient que la croissance des individus est négativement affectée localement par la présence d'espèces cultivées filtreurs. Aucun effet de densité-dépendance sur la croissance des coques n'a pu être démontré ($p > 0,05$).

II.3.4.3. Distribution et démographie de *Spisula ovalis*

II.3.4.3.1. Densités et biomasses

Les densités de *Spisula ovalis* sont comprises entre 0 et 1250 ind. m⁻² (Figure II-22A). Avec une densité moyenne de $15,6 \pm 7,4$ ind. m⁻², elle ne figure pas parmi les dix espèces principales en termes de densités car elle n'occupe que le 17^{ème} rang. Présente dans un nombre limité de stations (i.e. 31) localisées principalement dans la partie orientale du bas estran. De fortes densités (i.e. > 100 ind.m⁻²) ne sont rapportées que pour sept stations.

Les biomasses varient entre 0 et 9,2 g PSLC.m⁻² (Figure II-22B). Les valeurs maximales observées, supérieures à 5 g PSLC.m⁻², sont retrouvées principalement au centre de la baie pour deux stations du bas estran (i.e. stations 57 et 71), ainsi que pour une station située à proximité de la pointe de Champeaux (i.e. la station 126). Si la distribution des biomasses de la spisule est similaire à celle des valeurs de densités, de fortes densités ne se traduisent pas nécessairement par de fortes biomasses en raison de la variabilité spatiale des structures

Tableau II-12. Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Spisula ovalis* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.

Variables	Coefficient	t	p	F	p	R²
Ln Abondances (N=173)						
Constante	0,724	2,957	0,004			
Sables très grossiers	8,951	8,009	<10 ⁻³			0,564
Graviers	3,430	2,486	0,014			0,020
Altitude	-0,084	-3,299	0,001			0,012
Conchyliculture	-0,452	-2,345	0,020			0,010
			Régression:	67,42	<10 ⁻³	0,607
Ln Biomasses (N=173)						
Constante	-4,06E+01	-2,745	0,007			
Sables très grossiers	1,404	2,790	0,005			0,453
Sables moyens	-8,63E-01	-5,698	<10 ⁻³			0,048
Médiane	6,25E-04	3,679	<10 ⁻³			0,039
Latitude	1,68E-05	2,744	0,007			0,017
			Régression:	55,11	<10 ⁻³	0,557

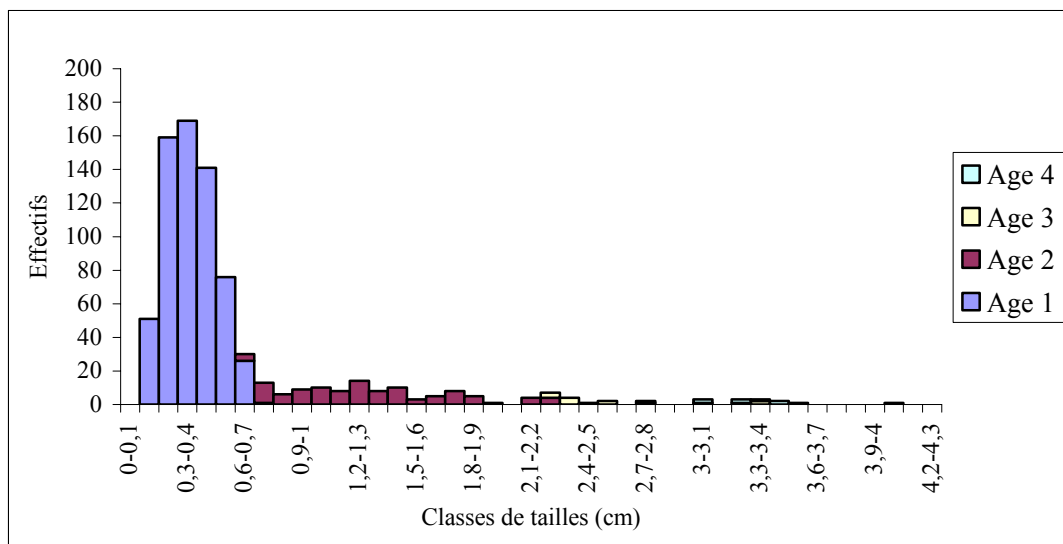


Figure II-23. Structures démographiques de *Spisula ovalis* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003.

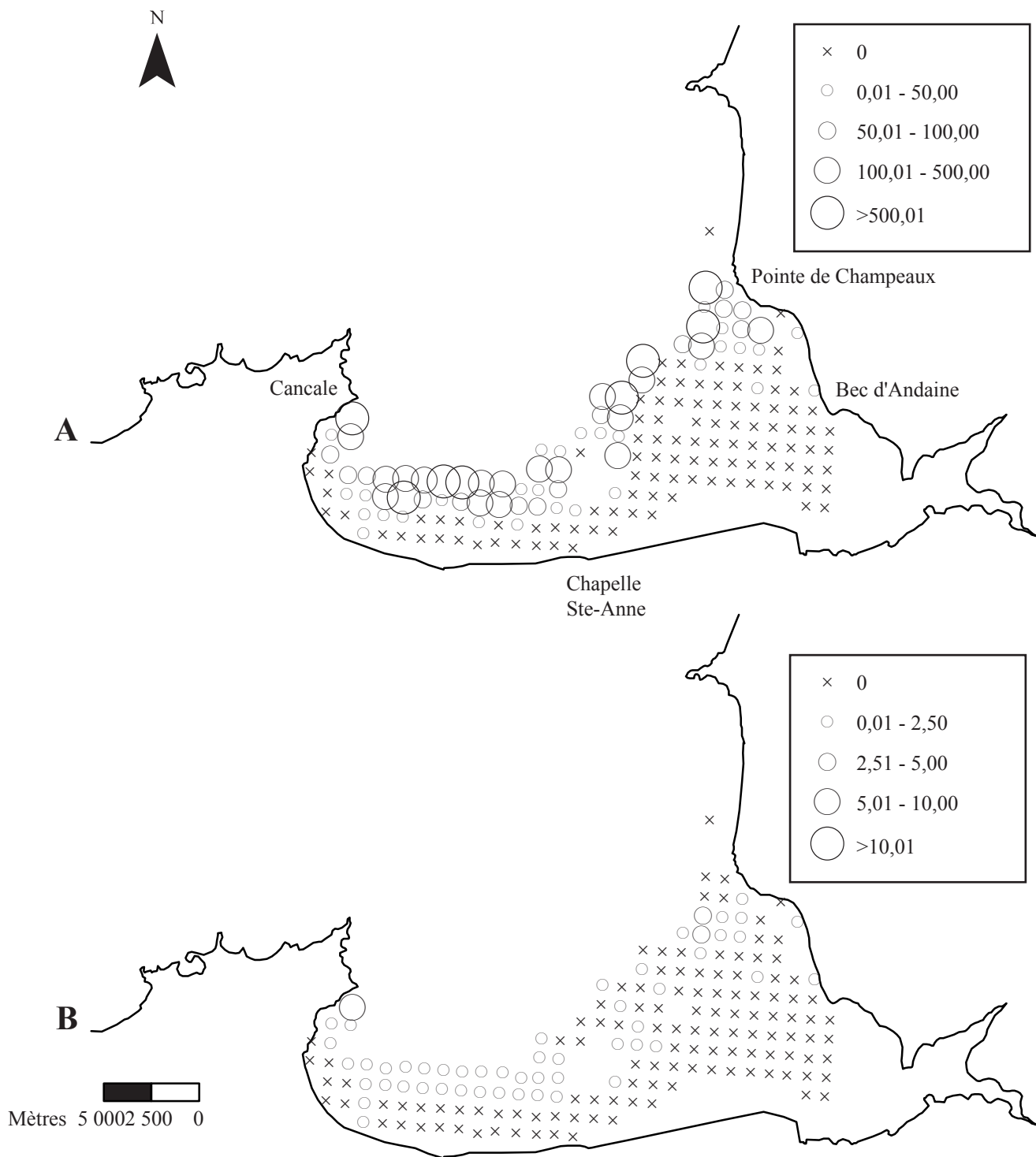


Figure II-24. Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSLC.m⁻² (B) d'*Abra alba* en baie du Mont Saint Michel en avril 2003.

démographiques. Tel est le cas à la station 70 dont les densités sont deux fois plus importantes qu'à la station 71 (i.e. 207 vs. 100 ind.m⁻²) mais dont les biomasses sont plus faibles (i.e. 3,11 vs. 7,27 g PSLC. m⁻²), ce qui traduit la présence d'un plus grand nombre de petits individus.

Les résultats issus des régressions multiples montrent que ce sont les proportions de sables très grossiers et de graviers qui expliquent l'essentiel de la variance de la distribution des abondances de *S. ovalis* (i.e. 58,4 %) (Tableau II-12). L'espèce est ainsi préférentiellement localisée dans les sédiments grossiers (i.e. sable légèrement graveleux) du bas d'estran du secteur oriental de la baie. Bien que significatives, les influences de l'altitude et de la présence d'installations conchylicoles sur la distribution de la spicule ne sont qu'anecdotiques.

De manière comparable, la distribution des biomasses s'explique principalement par la proportion de sables très grossiers dans le sédiment (45,3 %) (Tableau II-12). Les autres variables significatives sont la médiane du sédiment, la proportion de sables moyens et la longueur.

II.3.4.3.2. Structure démographique et croissance

La longueur de l'axe antéro-postérieur moyenne des *S. ovalis* échantillonnées fluctue entre 0,11 et 4,02 cm ($\bar{x} = 0,6 \pm 0,6$ cm) pour des individus âgés de 1 à 4 ans (Figure II-23). A l'échelle du domaine intertidal de la baie, la population est cependant majoritairement composée d'individus âgés de 1 an d'une taille inférieure à 0,7 cm. Cette classe d'âge représente 82,0 % des individus récoltés alors que les individus âgés de 2 ans ne constituent que 14,6 % des effectifs. La structure démographique intertidale de *S. ovalis* semble indiquer un recrutement annuel. L'âge maximal des individus échantillonnés n'excède pas 4 ans.

II.3.4.4. Distribution et démographie d'*Abra alba*

II.3.4.4.1. Densités et biomasses

Les densités d'*Abra alba* sont comprises entre 0 et 1593 ind. m⁻² (Figure II-24A). Bien qu'elle domine numériquement les bivalves du domaine intertidal de la baie, cette espèce ne se concentre que dans les bas niveaux dans un faible nombre de stations. Ainsi, les fortes densités (i.e. > 100 ind. m⁻²) sont observées pour une altitude n'excédant pas 3,3 m au dessus du zéro hydrographique avec des valeurs maximales (> 1000 ind. m⁻²) relevées en 3 stations (i.e. stations 8, 30 et 114). Dans la moitié supérieure de l'estran, sa présence est anecdotique et les densités observées sont toujours inférieures à 10 ind. m⁻². Distribuées de manière similaire aux densités, les biomasses varient entre 0 et 5,18 g PSLC. m⁻² (Figure II-24B).

Tableau II-13. Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques d'*Abra alba* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographique en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil alpha = 0,05 sont représentées. N est le nombre d'observations.

Variables	Coefficient	t	p	F	p	R²
Ln Abondances (N=173)						
Constante	2,077	5,096	<10 ⁻³			
Altitude	-0,317	-8,930	<10 ⁻³			0,525
Indice de Tri	0,564	7,118	<10 ⁻³			0,106
Conchyliculture	4,688	2,831	0,005			0,042
Graviers	1,436	5,105	<10 ⁻³			0,013
			Régression:	94,89	<10 ⁻³	0,686
Ln Biomasses (N=173)						
Constante	0,182	1,110	0,260			
Altitude	-0,040	-3,240	0,001			0,197
Sables très grossiers	1,87	3,540	<10 ⁻³			0,037
Indice de Tri	0,089	0,030	0,004			0,033
			Régression:	21,92	<10 ⁻³	0,267

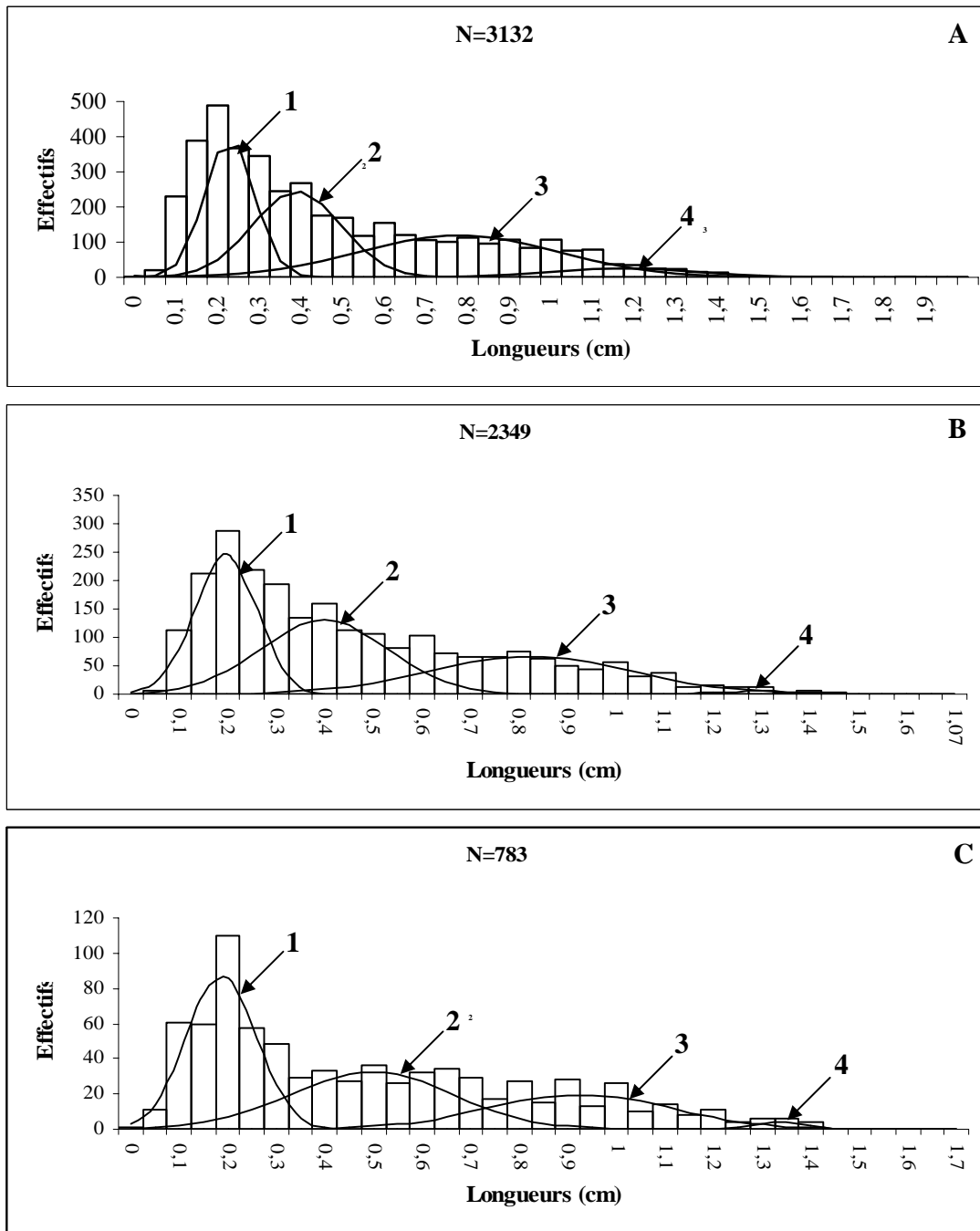


Figure II-25. Distribution des fréquences de taille d'*Abra alba* en baie du Mont Saint Michel en Avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.

La répartition spatiale des densités d'*A. alba* est principalement liée à l'altitude qui explique 52,5 % de leur variance et dans une moindre mesure avec l'indice de tri (i.e. $R^2 = 0,106$, $p < 10^{-3}$) de sorte qu'elles sont plus élevées dans des sédiments mal classés. L'effet significatif positif de la conchyliculture n'explique pour sa part que 4,4 % de la variance des densités (Tableau II-13). Par ailleurs, les biomasses sont corrélées négativement avec l'altitude et positivement avec la proportion de sédiment très grossiers et l'indice de tri ; ces trois variables expliquent respectivement 19,7, 3,7 et 3,3 % de la variance des biomasses (Tableau II-13). Ces résultats confirment le fort gradient haut-bas estran observé pour les populations d'*A. alba*.

II.3.4.4.2. Structure démographique et croissance

La longueur de l'axe antéro-postérieur des individus échantillonnés est comprise entre 0,01 et 1,68 cm. L'analyse de la structure démographique de la population à l'échelle de la baie permet de discriminer quatre cohortes dont les moyennes sont respectivement de 0,22, 0,43, 0,86 et 1,34 cm (Figure II-25A). Les trois premières cohortes ont des importances relatives voisines qui sont de 34,9, 33,2 et 31,0. Ces différentes cohortes ont pu être âgées sur la base des travaux antérieurs de Dauvin (1986) portant sur la dynamique de population de l'espèce en une station subtidale de la baie de Morlaix. Ainsi, la cohorte 1 regrouperait les individus issus du recrutement printanier (une ponte en mars-avril 2003) ; les individus de la cohorte 2 proviendraient du recrutement de l'hiver 2002-2003 (une ponte en automne 2002) ; la cohorte 3 comprendrait les individus ayant recruté au cours de l'automne 2002 (une ponte en été 2002) ; enfin, la cohorte 4 inclurait de manière indistincte les individus les plus âgés établis dans la population lors des recrutements précédents.

L'étude comparative de la structure démographique d'*A. alba* entre les secteurs occidental et oriental de la baie montre un schéma similaire à celui décrit pour l'ensemble de la baie avec 4 cohortes distinctes (Figure II-25B et C). Il convient toutefois de noter des tailles moyennes des individus des cohortes 2 et 3 inférieures à l'ouest de la baie par rapport à l'est : 0,42 cm vs. 0,52 cm pour la cohorte 2 et 0,85 cm vs. 0,95 cm pour la cohorte 3. A l'échelle locale, les structures démographiques établies pour l'ensemble des stations dont les densités dépassent 100 ind. m⁻² sont fournies en Annexe II-5. Elles indiquent une assez forte hétérogénéité stationnelle du nombre de cohortes individualisés et de leur importance relative. De fortes différences peuvent ainsi être relevées entre deux stations voisines distantes d'un km (ex : 3 cohortes en station 18 vs 1 cohorte en station 19).

Tableau II-15. Estimation de la production secondaire (en g PSLC.m⁻².an⁻¹) des 4 principales espèces de bivalves du domaine intertidal de la baie selon différentes méthodes indirectes. Les valeurs fournies correspondent à la moyenne établie sur les 175 stations échantillonnées \pm l'écart-type. Les valeurs minimales et maximales par station sont également indiquées.

	Méthode de Robertson (1979)	Méthode Brey (1990)	Méthode de Schwinghamer et al. (1986)	Méthode de Brey (2004)	Méthode de Cusson & Bourget (2005)
<i>Cerastoderma edule</i>	3,69 \pm 10,0 0 – 75,15	1,58 \pm 5,26 0 - 32,43	1,56 \pm 5,17 0 – 31,81	1,48 \pm 4,91 0 – 30,23	1,97 \pm 6,59 0 – 31,81
<i>Macoma balthica</i>	0,91 \pm 1,46 0 – 8,18	1,18 \pm 1,90 0 – 10,70	1,25 \pm 2,01 0 – 4,73	1,09 \pm 1,75 0 – 4,73	0,52 \pm 0,82 0 – 11,25
<i>Spisula ovalis</i>	0,74 \pm 2,48 0 – 15,35	0,49 \pm 1,68 0 – 16,43	0,50 \pm 1,91 0 – 11,07	0,44 \pm 1,49 0 – 11,07	0,64 \pm 2,16 0 – 18,02
<i>Abra alba</i>	0,44 \pm 1,97 0 – 18,56	0,46 \pm 12,7 0 – 12,62	0,51 \pm 5,92 0 – 16,23	0,42 \pm 0,09 0 – 16,23	0,31 \pm 1,88 0 – 14,30

Afin d'appréhender la variabilité spatiale de la croissance de cette espèce, seules les longueurs moyennes des individus de la cohorte 1 calculées à partir du logiciel Normsep pour les stations de plus de 100 ind. m⁻² ont été retenues. Comprises entre 0,16 et 0,53 cm, ces longueurs ne sont corrélées de manière significative avec aucune variable environnementale ou avec la densité totale d'Abra.

II.3.5. Importance fonctionnelle des 4 espèces majeures de bivalves

Alors que le classement des espèces basé sur les densités moyennes positionnait *A. alba* au premier rang des bivalves, l'estimation des stocks des 4 principaux bivalves indique que c'est *C. edule* qui domine en biomasse l'ensemble du domaine intertidal de la baie (Tableau II-14). Avec une valeur estimée à presque 7000 tonnes de poids frais avec coquille, le stock de coques représente l'équivalent du stock d'huîtres cultivées (*Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis*). La deuxième espèce la plus importante en terme de biomasse est *M. balthica* avec un stock de plus de 2117 tonnes de poids frais avec coquille. Les stocks d'*A. alba* et de *S. ovalis* sont plus négligeables avec des valeurs de respectivement 355 et 638 tonnes. Il ne faut cependant pas perdre de vue qu'il s'agit là de deux espèces dont la distribution est principalement subtidale.

Tableau II-14. Estimation des stocks des 4 principales espèces de bivalves du domaine intertidal de la baie.

	Stocks	
	Poids en tonne (T)	Poids Sec libre de Cendre PSLC (Kg)
<i>Cerastoderma edule</i>	6900	389,0
<i>Macoma balthica</i>	2117	173,2
<i>Spisula ovalis</i>	638	45,9
<i>Abra alba</i>	355	38,2

Les évaluations de la production secondaire des quatre principaux bivalves de la baie sont fournies dans le Tableau II-15. Les différentes méthodes indirectes employées fournissent des valeurs qui peuvent varier d'un facteur 2. Ainsi, chez *C. edule*, la production secondaire estimée varie entre $1,48 \pm 4,91$ g PSLC.m⁻².an⁻¹ selon la méthode de Brey (2004) et $3,69 \pm 10,0$ g PSLC.m⁻².an⁻¹ selon la méthode de Robertson (1979). D'autre part, selon les espèces considérées, ce ne sont pas nécessairement les mêmes méthodes qui fournissent les

estimations les plus faibles et les plus fortes. Quoiqu'il en soit, ces premières estimations de la production secondaire à l'échelle du système 'domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel' confirment le rôle primordial de *C. edule* pour les bivalves sauvages et dans une moindre mesure celui de *M. balthica*.

II.4. Discussion

II.4.1. Structure des peuplements macrobenthiques intertidaux de la baie du Mont-Saint-Michel

Jusqu'à présent, très peu d'études de bionomie benthique avaient été réalisées sur le domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel, ne fournissant qu'une image très partielle de la structure et de la répartition des peuplements. Ainsi, en 13 stations localisées le long d'une radiale perpendiculaire au trait de côte, face au Vivier sur Mer, Méziane (1997) avait uniquement identifié 16 espèces macrobenthiques. En 57 stations réparties le long de 6 transects couvrant l'essentiel du domaine intertidal de la baie, à l'exception des bas niveaux, et échantillonnées à deux saisons (i.e. mai et septembre), Thorin et al. (2001) avaient établi une liste de 61 espèces. Leur effort d'échantillonnage correspondait à une surface prospectée de 18,5 m². Dans notre étude, l'échantillonnage de 175 stations réparties régulièrement sur l'ensemble du domaine intertidal de la baie au cours de la mission Benthomont III (surface échantillonnée de 52,8 m²) **a permis de recenser 164 taxons, fournissant ainsi une liste faunistique assez complète de la macrofaune de la baie.** A titre de comparaison, des résultats récemment acquis sur le domaine intertidal d'autres bassins conchylicoles de l'arc atlantique indiquent des valeurs de la richesse spécifique du même ordre de grandeur. Dans le bassin d'Arcachon, l'échantillonnage de 20 stations (surface échantillonnée : 20 m²) a permis de recenser 150 espèces (Bachelet & Dauvin 1993) alors que la prospection de 15 stations à 4 reprises par an (surface échantillonnée : 1,28 m²) dans le bassin de Marennes-Oléron a abouti à l'identification de 81 espèces distinctes.

En terme d'organisation spatiale des peuplements macrobenthiques du domaine intertidal de la baie, Thorin et al. (2001) ont démontré l'existence de deux gradients majeurs de distribution des organismes de la communauté boréo-atlantique à *Macoma balthica* en fonction de leurs abondances relatives : un gradient haut-bas d'estran et un gradient est-ouest.

Ainsi, ils ont identifiés cinq assemblages biocénotiques : (1) un assemblage à *Macoma balthica-Scrobicularia plana* dans le haut de l'estran du secteur ouest de la baie ; (2) un assemblage à *Abra alba-Cerastoderma edule* dans le bas de l'estran du même secteur ; (3) un assemblage à *Cerastoderma edule-Macoma balthica* au centre de la baie ; (4) un assemblage à *Macoma balthica-Amphipodes* dans le haut de l'estran du secteur oriental et (5) un assemblage à *Capitella capitata-Spio filicornis* à mi-estran de l'est de la baie. A une échelle spatiale plus restreinte dans la partie orientale de la baie, il a été décrit une succession de 4 assemblages biocénotiques du haut vers le bas de l'estran : (1) un assemblage à *Corophium volutator* ; (2) un assemblage à *Nereis diversicolor* ; (3) un assemblage à *Macoma balthica* et (4) un assemblage à *Cerastoderma edule* (Mézière 1997, Mézière & Retière 2001).

En prenant en compte une couverture plus importante de la baie notamment vers les bas niveaux du domaine intertidal, nos données confirment l'existence d'**un double gradient est/ouest et haut/bas d'estran dans la distribution des espèces ou de la diversité, et dans l'organisation générale des peuplements**. Les valeurs de la richesse spécifique diminuent ainsi significativement avec l'altitude et la longitude. La baie est distinctement scindée en quatre zones : un haut d'estran oligospécifique avec le plus souvent moins de 20 espèces par station, et un bas d'estran plus riche avec un nombre d'espèces pouvant atteindre localement une valeur deux fois plus importante. Par ailleurs, la partie orientale est globalement moins riche en espèces que le secteur occidental.

Les 7 faciès biocénotiques que nous avons décrits présentent un certain nombre de similitudes mais aussi de différences avec ceux précédemment proposés par Thorin et al. (2001). De manière comparable, le haut estran est caractérisé dans sa partie orientale, à dominante sableuse, par un assemblage peu diversifié et dominé par les amphipodes *Bathyporeia guilliamsoniana* et *Corophium arenarium*, et dans ses parties centrale et occidentale, composées de sédiments plus envasés, par un assemblage à *Cerastoderma edule* et *Nephtys hombergii*. Contrairement à Thorin et al. (2001), nous n'observons pas un assemblage à *Scrobicularia plana* dans la partie la plus occidentale de la baie bien que nous ayons également récolté cette espèce uniquement dans ce secteur à des densités pouvant atteindre 647 ind. m⁻². D'autre part, nous n'avons pas identifié un assemblage à *Capitella capitata-Spio filicornis* observé à mi-estran de la partie orientale de la baie par Thorin et al. (2001). Cet assemblage ne correspondait cependant qu'à quelques stations renfermant des *C. capitata* et des *S. filiformis* à de faibles densités : 6,0 ind. m⁻² en mai et 6,9 ind. m⁻² en

septembre pour *C. capitata* et 3,8 ind.m⁻² en mai et 25,2 ind.m⁻² en septembre pour *S. filiformis*. Le faible nombre de stations concernées et l'instabilité des occurrences de ces espèces opportunistes ou indifférentes aux perturbations au cours du temps sont susceptibles d'expliquer l'absence de cet assemblage dans nos données. A l'inverse, nous avons recensé à mi-estran dans la partie est de la baie un faciès appauvri à *M. balthica* et *C. edule* qui semble être la continuité dans l'est du faciès à *C. edule* et *N. hombergii* observé dans l'ouest de la baie.

Dans le bas de l'estran, le faciès à *A. alba* et *N. hombergii* que nous avons décrit dans la partie occidentale de la baie correspond vraisemblablement à celui déjà proposé par Thorin et al. (2001). Contrairement à ces auteurs, notre échantillonnage du bas de l'estran de la partie est de la baie permet de décrire deux nouveaux faciès : un faciès à *Gonadiella bobrezkii* et *Mediomastus fragilis* dans les sables légèrement graveleux et un faciès d'appauvrissement à *Nephtys cirrosa* et *G. bobrezkii* dans des sables mobiles.

Les peuplements benthiques de la Baie du Mont-Saint-Michel, organisés principalement autour d'un peuplement à *M. balthica* sur le haut estran, et d'un peuplement à *A. alba* dans le bas d'estran montrent une relative stabilité temporelle de leur agencement spatial en dépit de l'instabilité environnementale qui caractérise un tel estran (Ducrotoy et al. 1991, Honkoop et al. 2006). Toutefois, les densités des espèces communes sont susceptibles de fortement varier d'une année sur l'autre selon les conditions du milieu (Ducrotoy et al. 1991). **L'élévation sur l'estran combinée à la nature du sédiment et son instabilité sont les facteurs qui structurent la distribution de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel.**

Les changements dans la structure des peuplements benthiques apparaissent en réponse à de nombreux gradients physico-chimiques incluant en particulier la texture du sédiment, sa teneur en matière organique, son potentiel d'oxydo-réduction, le degré d'exposition aux contraintes hydrodynamiques (ex : vague et courants) ou la salinité (ex : Van Hoey et al. 2007, Glockzin & Zettler 2008, ex : Kanaya & Kikuchi 2008). En zone intertidale, l'étagement vertical dans la distribution des espèces en interactions avec le type de particules sédimentaires est un schéma général bien connu (Peterson 1991, Bachelet & Dauvin 1993, McLachlan 1996, Dittmann 2000, Fujii 2007). En mer de Wadden par exemple, l'examen de la distribution de la macrofaune benthique montre que la richesse spécifique et les densités

sont maximales dans la partie médiane de l'estran caractérisée par des sédiments fins (i.e. sables envasés) (Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Beukema 1993). Au contraire, dans la baie de Sendai au Japon, dans un lagon microtidal, la structure des peuplements benthiques est contrôlée principalement par la salinité et la teneur en vases du sédiment alors que la hauteur sur l'estran n'a qu'un effet mineur (Kanaya & Kikuchi 2008).

L'importance de l'altitude et des variables géographiques mises en évidence dans notre étude peut s'expliquer par leur caractère intégrateur et le fait qu'elles prennent en considération des variables non mesurées dans notre étude. L'altitude résume à elle seule l'ensemble du gradient de stress qui se manifeste sur l'estran au niveau des paramètres physico-chimiques (ex : durée du temps d'immersion, degré d'humectation, variations de la salinité et de la température), et des contraintes subies par les organismes dans la réalisation des fonctions biologiques (ex : respiration, alimentation, prédation) (Raffaelli & Hawkins 1999). Par ailleurs, il existe une forte interdépendance entre l'altitude et les propriétés du sédiment. L'organisation des faciès décrits en baie du Mont-Saint-Michel n'est pas sans rappeler en partie le schéma de zonation verticale proposée par Salvat (1964) pour les plages sableuses semi-abritées de l'atlantique. Le peuplement intertidal supérieur correspond ainsi à la zone de rétention avec une dominance des amphipodes du genre *Bathyporeia*, la présence de l'amphipode *Corophium arenarium* dans les zones de décantation des vases des hauts de plage et celle des coques *Cerastoderma edule* dans les zones de sables plus envasés (Bachelet et al. 1997). Le peuplement intertidal inférieur correspond pour sa part à la zone de saturation directement influencée par les peuplements subtidaux adjacents dont les espèces comme *Abra alba* trouvent là des conditions environnementales favorables.

Le gradient géographique est-ouest correspond pour sa part à la fois à un gradient granulométrique, mais également aux gradients hydrosédimentaires et de turbidité ou à une variabilité des sources de nourriture. D'un point de vue hydrosédimentaire, le secteur est de la baie est nettement plus instable en raison de son exposition à de forts courants de marée alternatifs et aux houles dominantes (Bonnot-Courtois et al. 2008, Cayocca et al. 2008). D'autre part, cette zone est également influencée par le 'chevelu' de chenaux des trois fleuves côtiers (i.e. la Sée, la Sélune et le Couesnon) dont les cours très fluctuants affectent une grande partie de l'estran. Une telle instabilité explique alors fort bien la faible richesse spécifique et les faibles densités rencontrées sur la plus large partie de cette zone. A l'inverse, des densités très élevées peuvent être rencontrées localement dans cette zone en raison des forts apports nutritifs potentiels apportés soit par les fleuves côtiers, soit par les marais salés

particulièrement étendus entre la Chapelle Sainte-Anne et le Mont-Saint-Michel. L'emploi de marqueurs lipidiques ou isotopiques a ainsi montré que les détritiques de plantes halophytiques pouvaient entrer localement dans le régime alimentaire de certains organismes macrobenthiques localisés dans les criches et marigots des prés salés (Créach et al. 1997, Méziane 1997, Méziane & Retiere 2002). A l'inverse, dans le secteur occidental de la baie, les organismes cultivés ou sauvages paraissent utiliser préférentiellement comme source de nourriture le phytoplancton (Riera 2007 ; Riera, comm. pers.).

A ces effets environnementaux naturels majeurs se surajoute un effet mineur de l'activité conchylicole sur la structure des peuplements benthiques. Deux mécanismes distincts peuvent néanmoins être proposés pour expliquer que cet effet demeure limité. D'une part, De Paz et al. (2008) ont suggéré que l'effet de cette contrainte anthropique dépendait de la capacité intrinsèque de la communauté à supporter et à réguler ce type de perturbations, sachant que celle-ci supporte déjà des stress environnementaux importants. D'autre part, il a été démontré que l'intensité des perturbations induites par la conchyliculture dépendait grandement des conditions hydrodynamiques du site et des pratiques culturales (ex : taille de l'exploitation, méthode de culture, durée de l'activité) (Hartstein & Rowden 2004, Miron et al. 2005).

Les structures d'élevage localisées dans le bas de l'estran du secteur occidental de la baie constituent des barrières artificielles aux courants qui, en atténuant leur intensité et en changeant leur direction, favorisent la sédentarisation de particules fines (Nicodic 1981, Sornin 1981). D'autre part, bon nombre de travaux ont pu démontrer que les activités conchylicoles augmentaient localement de manière significative la teneur en matière organique du sédiment en raison des biodépôts (i.e. fèces et pseudo-fèces) produits par les espèces cultivées (Kaiser et al. 1998, Crawford et al. 2003, Ysebaert et al. 2009). Ces deux effets combinés amplifient ainsi la sédimentation de matériel fin dans la partie la plus occidentale de la baie déjà naturellement favorisée par la présence du massif de Saint-Malo qui abrite cette zone des courants et des houles. Néanmoins, à l'échelle de la baie, la présence de vases demeure réduite à l'unique baie de Cancale, en présence comme en absence d'installations ostréicoles. Si nous avons également observé la présence de vases sableuses en quelques stations situées au niveau des installations mytilicoles, celles-ci demeurent extrêmement localisées, suggérant que l'hydrodynamisme important auquel est soumise la baie entraîne une dispersion des particules fines. Par ailleurs, lors de l'échantillonnage, les sédiments superficiels sont apparus correctement oxydés (Trigui, pers. obs.).

En terme d'organisation du peuplement, la présence d'un faciès à *Abra alba-Nephtys hombergii* dans la partie inférieure de l'estran à l'ouest de la baie s'explique ainsi davantage par le niveau altimétrique et la nature différente du sédiment entre les secteurs occidental et oriental de la baie que par la présence des installations conchylicoles. Une charge plus importante de matière organique peut néanmoins expliquer la dominance de dépositivores de surface et de sub-surface dans ce faciès et stimuler certaines espèces (ex : *Abra alba*, *Chaetozone* spp.) présentes en fortes densités. Par ailleurs, il convient de souligner la présence locale à de fortes densités dans cette zone de polychètes opportunistes de la famille des cirratulidae (i.e. *Aphelochaeta marioni*, *Caulleriella* spp. *Chaetozone* spp. et *Cirriformia tentaculata*) et d'oligochètes. Les densités locales de ces derniers excèdent 1500 ind. m⁻² en 3 stations de la baie de Cancale alors que celles de *Chaetozone* spp. varient entre 500 et 2500 ind. m⁻² en plusieurs stations du secteur occidental de la baie.

Si l'on considère la baie dans son intégralité, l'effet de la conchyliculture sur la structure des peuplements benthiques apparaît mineur et probablement localisé. L'échelle considérée dans cette présente étude se révèle être certainement bien trop importante pour distinguer les effets locaux de cette activité (Ysebaert et al. 2009). D'autre part, des effets limités sur la structure des peuplements ne présagent pas d'effets également mineurs en terme de fonctionnement de l'écosystème de la baie.

Les résultats issus des Analyses Canoniques de Redondance incluant à la fois les variables environnementales et l'espace modélisé sous forme de fonction PCMV ont montré que les facteurs de contrôle de la répartition des abondances de la macrofaune benthique variaient selon l'échelle considérée. A large échelle, ce sont principalement l'indice de tri du sédiment et l'altitude qui structurent le peuplement alors qu'à une échelle intermédiaire la variable la plus importante est la proportion de sédiments fins (i.e. sables très fins et vases) et qu'à fine échelle il s'agit de la proportion de graviers qui la contrôle. La présence d'activités conchylicoles influence faiblement la structure des peuplements benthiques mais aussi bien à large échelle qu'à une échelle très fine. En dépit d'une apparente uniformité, cette méthode d'analyse de données développée par Borcard & Legendre (2002) et Borcard et al. (2004) soulignent l'existence d'une mosaïque d'habitats benthiques contrôlés par différentes variables selon l'échelle d'observation.

L'analyse de la complexité de la structure des communautés benthiques a suscité l'intérêt de nombreux chercheurs depuis quelques années (Thrush 1991, Legendre et al. 1997, Thrush et al. 1997). Sur des substrats durs intertidaux, Archambault & Bourget (1996) ont souligné l'importance de l'hétérogénéité des habitats et de l'échelle d'étude considérée afin

d'expliquer les patrons de distribution des communautés benthiques. Ils ont par exemple montré que les changements de densités et de richesse spécifique existaient à des échelles différentes et que la réponse aux gradients environnementaux variait selon l'espèce étudiée. Dans le lagon de Rocha en Uruguay, Giménez et al. (2006) ont observé que les facteurs responsables de différences dans la distribution de la macrofaune variaient selon l'échelle spatiale. A grande échelle, l'action des courants était prépondérante alors qu'à une échelle plus réduite les caractéristiques du sédiment étaient essentielles. En s'appuyant sur un échantillonnage hiérarchisé, Fuji (2007) a décrit des variations dans les patrons de distribution de la richesse spécifique, des abondances et des biomasses de la macrofaune benthique de l'estuaire de Humber (Royaume Uni) à différentes échelles : à l'échelle de l'estuaire, à l'échelle d'un transect ou à l'échelle d'une station. Ainsi, selon les échelles, l'importance relative de différentes variables environnementales telles que la largeur de l'estran, la salinité, la teneur en matière organique du sédiment ou la pente de la plage varient.

Il est également important de souligner à l'issue de ces analyses que la part de la variabilité de la structure du peuplement expliquée par les facteurs environnementaux pris en compte dans notre étude varie avec l'échelle spatiale. Aux échelles grande et fine, l'environnement abiotique explique respectivement 33,8 et 23,3 % de l'architecture spatiale du peuplement contre seulement 10,0 et 12,6 % aux échelles moyenne et très fine. La faible contribution de l'environnement à l'échelle moyenne pourrait avoir comme explication majeure un biais dans la définition arbitraire des différentes échelles d'espace pris en compte dans nos analyses. A l'inverse, la faible contribution de l'environnement abiotique à la très fine échelle résulte vraisemblablement du rôle plus important tenu par les processus biologiques tels que la compétition à cette échelle (Borcard et al. 2004).

II.4.2. Effets des facteurs environnementaux et anthropiques sur la distribution et la croissance des principales populations de bivalve

II.4.2.1. Distribution spatiale des abondances et des biomasses

Les abondances et les biomasses des quatre espèces de bivalves dominants dans la baie, (*M. balthica*, *C. edule*, *A. alba* et *S. ovalis*) se répartissent selon un gradient vertical côte-large et/ou horizontal est-ouest. Alors que *M. balthica* est répartie sur l'ensemble du haut estran, *C. edule* est préférentiellement localisée à l'ouest de la baie à un niveau marégraphique légèrement inférieur. *A. alba* est quant à elle présente quasi exclusivement dans le bas de l'estran, de même que *S. ovalis* qui est néanmoins confinée dans la partie orientale de la baie.

Les analyses par régression multiple incluant l'ensemble des variables environnementales et géographiques ont montré que la répartition des densités et des biomasses des 4 espèces dépendait ainsi de variables distinctes. Le niveau bathymétrique est le facteur principal pour *A. alba* et *M. balthica* auquel s'ajoutent dans une moindre mesure l'effet de la conchyliculture et/ou de la proportion des sables très grossiers. Les variables sédimentaires ainsi que la présence des installations conchylicoles expliquent majoritairement la distribution de *C. edule* alors que la distribution de *S. ovalis* est uniquement corrélée à la proportion des sédiments grossiers. La comparaison de nos résultats avec ceux de travaux réalisés dans d'autres sites met en évidence de fortes disparités dans les patrons de distribution de ces espèces et dans les facteurs explicatifs proposés, aboutissant parfois à des conclusions qui peuvent être contradictoires.

Dans le cas de *M. balthica*, Azouzi et al. (2002) ont démontré que ses densités dans l'Anse à l'Original (estuaire du Saint-Laurent, Canada) étaient positivement corrélées aux pourcentages de sables dans le sédiment de sorte que l'espèce se localisait préférentiellement entre la mi-marée et le bas de l'estran. En Mer de Wadden, Hiddink & Wolff (2002) attribuent la distribution des adultes de cette espèce dans la partie inférieure de l'estran à des conditions environnementales assurant une meilleure survie, indépendamment de la nature du sédiment. A l'inverse, Harvey & Vincent (1989) ont montré des abondances plus importantes de *M. balthica* dans la partie supérieure d'un estran de la baie des Roses (estuaire du Saint-Laurent) tout comme Bachelet (1980) dans l'estuaire de la Gironde. Ce dernier attribue un tel patron de distribution à une moindre pression de prédation par l'épifaune vagile et l'ichtyofaune en haut estran. Enfin, Huxham & Richards (2003) ont observé dans l'estuaire du Forth (Ecosse) une corrélation positive entre les densités de *M. balthica* et la proportion en vase du sédiment.

Concernant *C. edule*, de Montaudouin (1996) a constaté dans le bassin d'Arcachon que les densités étaient positivement corrélées à la proportion de pélites et à la teneur en matière organique du sédiment induisant la présence des plus fortes abondances dans le haut de l'estran. A l'inverse, Huxham & Richards (2003) ont montré une localisation préférentielle de la coque dans les sédiments sableux de l'estuaire du Forth. Pour leur part, Lindegarth et al. (1995) n'ont détecté aucune différence significative dans les abondances de cette espèce entre plusieurs baies de la côte ouest de la Suède en dépit d'une forte variabilité de la texture sédimentaire, depuis des vases jusqu'à des sables grossiers. En revanche, ils ont mis en évidence une forte variation entre sites au sein d'une même baie imputable à des facteurs hydrodynamiques locaux contrôlant le recrutement. Dans l'estuaire de l'Escault, la distribution de la biomasse des coques est principalement liée à la vitesse des courants et au

temps d'immersion de sorte que les biomasses maximales se localisent autour du niveau de mi-marée (Kater et al. 2006).

Contrairement aux deux espèces précédemment citées, peu de travaux ont porté sur les patrons de distribution de *S. ovalis*. Préférentiellement localisée en domaine subtidal, elle peut également être retrouvée de manière plus rare en domaine intertidal (Glémarec 1969). Plusieurs auteurs s'accordent sur le fait que l'occurrence de cette espèce est étroitement liée à l'hydrodynamisme du milieu auquel ce surajoute un effet de la turbidité (Glémarec 1969, Gentil 1976, Retière 1979). Bien que nous l'ayons rencontrée préférentiellement dans les sédiments grossiers du bas de l'estran de la partie orientale de la baie dans une zone de plus fort hydrodynamisme, plusieurs études ont montré qu'elle s'accommodait de sédiments assez différents. Dans le golfe normano-breton, Retière (1979) a ainsi échantillonné *S. ovalis* sur une large gamme de sédiments comprenant des sédiments fins avec maërl envasé au nord de Chausey, des sédiments hétérogènes envasés en baie du Mont-Saint-Michel, des sables fins à moyens propres, des sables grossiers et des graviers. En baie de Seine, elle est principalement présente dans les peuplements des sables moyens propres et des sables dunaires (Gentil 1976). D'autre part, alors que cela peut être un facteur limitant pour un bon nombre d'espèces, *S. ovalis* supporte aisément des eaux fortement chargées en matériel en suspension (Glémarec 1969). Les fortes abondances observées au niveau des stations localisées face à la pointe de Champeaux pourraient ainsi s'expliquer par la forte turbidité locale des eaux dans ce secteur de la baie (Ehrhold 1999).

Aucune étude à notre connaissance n'a porté sur les paramètres gouvernant la distribution d'*A. alba* en domaine intertidal. Cependant, dans des sables fins plus ou moins envasés du domaine subtidal en Manche, Thiébaud et al. (1997) et Dauvin et al. (2004) ont montré que les densités de cette espèce augmentaient avec la teneur en pélites du sédiment en baie de Seine orientale comme en baie des Veys.

Aux effets de l'environnement naturel, s'ajoute un effet secondaire de la conchyliculture qui régule partiellement les densités et les biomasses des espèces étudiées. Alors que la présence des installations ostréicoles et mytilicoles a un effet négatif pour *M. balthica* et *C. edule*, il est positif pour *A. alba*. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour justifier de tels résultats. Alors que les suspensivores sont reconnus pour diminuer significativement les abondances des larves compétentes à proximité du fond et leur taux de sédentarisation (André et al. 1993, Karlsson et al. 2003), Davenport et al. (2000) ont démontré à partir d'analyses de contenus stomacaux de *Mytilus edulis* que cette espèce

Tableau II-16. Densités moyennes (ind. m⁻²) de *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule* pour quelques populations intertidales de l'Atlantique avant la période de recrutement. Les étendues sont fournies entre parenthèses.

Espèce	Densité (ind. m ⁻²)	Site	Source
<i>Macoma balthica</i>	835 (0-2700)	Anse à l'Original (Estuaire du St Laurent)	Azouzi <i>et al.</i> (2002)
	~800-1500	Baie des Roses (Estuaire du St Laurent)	Harvey & Vincent (1990)
	269	Nordeney Island	Dorjes <i>et al.</i> (1986)
	117,4	Mer de Wadden	Williams <i>et al.</i> (2004)
	237,5	Baie de Somme	Desprez <i>et al.</i> (1986)
	29	Estuaire de la Seine	Mouny <i>et al.</i> (1998)
	52	Baie des Veys	Desprez <i>et al.</i> (1986)
	269,5	Baie du Mont Saint Michel	Thorin <i>et al.</i> (2001)
	54 (0-1167)	Baie du Mont Saint Michel	Présente étude
148,4	Estuaire de la Gironde	Bachelet (1979)*	
<i>Cerastoderma edule</i>	248,5	Nordeney Island	Dorjes <i>et al.</i> (1986)
	73,9	Mer de Wadden	Williams <i>et al.</i> (2004)
	100,4	Baie de Somme	Desprez <i>et al.</i> (1986)
	425	Baie des Veys	Desprez <i>et al.</i> (1986)
	56,4	Baie du Mont Saint Michel	Thorin <i>et al.</i> (2001)
	28 (0-417)	Baie du Mont Saint Michel	Présente étude
	12,5	Bassin d'Arcachon	Bachelet & Dauvin (1993)
	(97-440)	Banc d'Arguin (Arcachon)	De Montaudouin (1996)
	9,2	Estuaire de la Gironde	Bachelet (1979)*

* : moyenne annuelle

cultivée ingérait, en plus du matériel végétal, des organismes mésozooplanctoniques dont les larves de mollusques, dans une gamme de taille comprise entre 105 et 800 μm . Un tel comportement pourrait par conséquent se traduire par une réduction drastique du recrutement de certaines espèces au niveau des concessions mytilicoles (Lehane & Davenport 2002). Lors d'un suivi au point fixe d'une population de larves de *Sabellaria alveolata* dans la baie du Mont-Saint-Michel, Dubois et al. (2007) ont attribué à la prédation par les moules le fort déclin des abondances larvaires au cours du temps. Si un tel impact négatif ne peut donc être écarté, il apparaît cependant peu vraisemblable ou du moins insuffisant pour expliquer les distributions observées. En effet, en supposant que les bouchots à moules agissent comme un filtre retenant les larves lors du flot, cet effet négatif des espèces cultivées devrait se répercuter aussi bien au niveau des installations conchylicoles que plus haut sur l'estran.

La seconde hypothèse qui peut être évoquée concerne l'augmentation du taux de sédimentation par déposition de fèces et pseudo-fèces et l'enrichissement en matière organique du sédiment au niveau des installations conchylicoles (Hatcher et al. 1994, Dankers & Zuidema 1995, Grant et al. 1995, Stenton-Dozey et al. 1999). Entraînant un colmatage des branchies, les biodépôts provoqueraient une diminution des densités des mollusques suspensivores comme la coque (Ramon 1996, Stenton-Dozey et al. 1999). A l'inverse, certains dépositivores telle *A. alba* profiterait pleinement de l'enrichissement en matière organique du sédiment comme cela a été démontré pour le bivalve dépositivore *Nuculana tenuisulcata* au niveau des structures mytilicoles en Nouvelle Ecosse, Canada (Grant et al. 1995). Alors qu'il s'agit de deux espèces au régime alimentaire voisin, le remplacement de *M. balthica* par *A. alba* dans le bas de l'estran pourrait résulter de phénomènes de compétition entre les deux espèces.

II.4.2.2 Variabilité inter-annuelle des stocks

Les densités moyennes et maximales de *M. balthica* et *C. edule* observées en Baie du Mont-Saint-Michel dans le cadre de la présente étude sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans diverses baies du Nord de l'Atlantique aux caractéristiques environnementales différentes, bien qu'elles se situent parmi les valeurs les plus faibles (Tableau II-16). Cependant, dans la baie, les estimations obtenues en 2003 sont inférieures à celles acquises en mai 1999 par Thorin et al. (2001) d'un facteur 2 pour *C. edule* et d'un facteur 5 pour *M. balthica*. Si les différences dans les efforts d'échantillonnage entre les deux périodes d'observation peuvent partiellement expliquer ces écarts, l'essentiel de la variation

est vraisemblablement imputable à des différences inter-annuelles du recrutement. Ainsi, pour les deux espèces, le recrutement 2002 a été faible à modéré. A l'échelle de la baie, les individus issus de ce recrutement ne représentent respectivement que 25,3 et 10,9 % des populations de *M. balthica* et *C. edule* contre 45,5 et 62,3 % pour les individus issus du recrutement de l'année 2001.

Des suivis à long terme de la dynamique des populations de ces deux espèces en différents sites du littoral du nord-ouest de l'Europe confirment l'existence de fortes fluctuations inter-annuelles du recrutement dont les causes sont multiples : (1) les conditions climatiques, (2) la compétition intra- et inter-spécifique adultes-recrues, (3) la prédation (Desprez et al. 1991, Ducrotoy et al. 1991). Dans le cas spécifique de la mer de Wadden, Beukema et al. (2001) ont montré chez *C. edule* comme chez *M. balthica* l'existence de forts recrutements à l'issue d'un hiver rigoureux qu'ils attribuent à : (1) un effort de reproduction accru, en particulier chez *M. balthica*, (2) une plus faible abondance printanière des prédateurs de l'épifaune augmentant le taux de survie des recrues et (3) une plus forte mortalité de certaines espèces macrobenthiques réduisant ainsi la compétition inter-spécifique.

En l'absence de suivi à long terme des conditions environnementales et des abondances des espèces dominantes du peuplement en baie du Mont-Saint-Michel, aucune de ces causes des fluctuations du recrutement ne peut être retenue de manière privilégiée. Néanmoins, le synchronisme de la réponse de *M. balthica* et *C. edule* en 2003, alors que leurs patrons de distribution sont sensiblement différents, suggère l'influence d'un facteur environnemental agissant à l'échelle de la baie. Le fait que la distribution de ces espèces n'est cependant pas changée de manière importante entre 1999 et 2003 tend à suggérer que les fluctuations inter-annuelles du recrutement ne remettent pas en cause l'organisation générale du peuplement.

II.4.2.3. Variabilité spatiale des structures démographiques

L'examen des structures démographiques de *M. balthica* et *C. edule* indique des variations des patrons de distribution des individus en fonction de leur âge, opposant fortement les secteurs oriental et occidental de la baie. En proportion, les individus les plus jeunes issus du recrutement 2002 sont principalement cantonnés à l'ouest de la baie alors que les individus plus âgés sont observés à l'est. Une telle distinction de localisation entre les juvéniles et les adultes a été constaté pour de nombreuses espèces intertidales incluant *M. balthica* (Armonies & Hellwig-Armonies 1992, Hiddink et al. 2002), *C. edule* (Armonies & Hellwig-Armonies 1992), *Hydrobia ulvae* (Hamon et al. 2002) ou *Arenicola marina*

(Beukema & de Vlas 1989). Elle résulte alors de différences dans le patron initial de sédentarisation des recrues, de migrations actives et de transport passif des juvéniles par remise en suspension ou charriage en réponse à une perturbation physique du sédiment (Armonies & Hellwig-Armonies 1992). A titre d'exemple, dans le cas particulièrement bien étudié de *M. balthica* en mer de Wadden, la sédentarisation initiale des recrues, qui a lieu dans le bas de l'estran dans les zones de faible hydrodynamisme est suivie d'une première migration active des juvéniles à la fin du printemps vers le haut de l'estran ; une seconde migration vers le bas de l'estran se produit en hiver (Beukema 1993). Néanmoins, sur cette même espèce, Bouma et al. (2007) décrivent pour une population de l'estuaire de l'Escault un schéma de migration différent. Dans cet environnement à fort hydrodynamisme, la sédentarisation initiale s'effectue en haut d'estran dans les zones les plus abritées avant que les juvéniles ne migrent vers la partie inférieure de la zone intertidale lorsqu'ils atteignent une taille de 4 mm.

Les mécanismes responsables des différences de distribution des jeunes individus et des individus les plus âgés varient vraisemblablement en fonction des espèces et de leur position sur l'estran. Dans le cas de la coque *C. edule*, l'intense forçage hydrodynamique qui règne dans la partie orientale de la baie et l'instabilité du sédiment qui en résulte rendraient cette zone impropre à la sédentarisation des recrues et au maintien d'une population de juvéniles, expliquant par la même la plus faible proportion observée de jeunes individus. La colonisation de l'est de la baie pourrait alors s'effectuer par des individus âgés de plus d'un an i) par dérive byssale (Sigurdsson et al. 1976, Olivier et al. 1996) [à cet égard, la pose de piège à recrues dans plusieurs sites de la baie a révélé la présence de jeunes coques dans les collecteurs pendant les marées de vives-eaux (Olivier, comm. pers.)] ou ii) par transport passif (ex : charriage) lors des tempêtes hivernales. Les mécanismes de transport d'individus adultes ont été décrits pour expliquer le développement d'une population intertidale de la polychète *Lanice conchilega* en baie des Veys en l'absence de recrutement (Ropert & Dauvin 2000).

Une autre explication faisant appel à des mécanismes de compétition intra-spécifique a pu être avancée pour expliquer les différences de distribution entre adultes et recrues. Ainsi, plusieurs auteurs ont mis en évidence un effet inhibiteur des abondances d'adultes sur le recrutement par ingestion des larves ou perturbation par bioturbation (André & Rosenberg 1991, Bachelet et al. 1992a, Hewitt et al. 1997). De tels mécanismes peuvent également être envisagés à une échelle spatiale plus réduite dans le cas de la coque qui présente une forte hétérogénéité spatiale de ses structures démographiques entre stations voisines.

Une dernière hypothèse envisageable pour rendre compte de la variabilité spatiale de la distribution des différentes classes d'âge concerne une éventuelle variabilité inter-annuelle des zones de forts apports larvaires et de forts recrutements (David et al. 1997). Cette hypothèse semble être la plus vraisemblable pour *M. balthica*. Pour cette espèce, la faible proportion d'individus jeunes dans le secteur est de la baie n'est pas due à des différences de leurs abondances entre l'est et l'ouest mais à de fortes densités d'individus âgés uniquement à l'ouest. Préférentiellement présente dans la partie supérieure de l'estran, dans des zones plus stables d'un point de vue hydrosédimentaire, la sédentarisation des jeunes recrues de cette espèce semble possible à l'échelle de toute la baie. En revanche, des variations inter-annuelles de la localisation des apports larvaires ou de la survie des jeunes recrues suffisent à expliquer les résultats observés.

II.4.2.4. Variabilité spatiale de la croissance et interactions trophiques

Parallèlement à une variabilité spatiale des abondances, des biomasses ou des structures démographiques, des variations locales des taux de croissance ont été observées chez *M. balthica*, *A. alba* et *C. edule*. Pour les deux premières espèces citées, aucune corrélation significative avec les variables abiotiques et biotiques retenues n'a été mise en évidence. Alors qu'il a été démontré pour de nombreux bivalves intertidaux que la croissance pouvait être positivement corrélée au temps d'immersion et négativement corrélée à l'abondance (Harvey & Vincent 1990, Vincent et al. 1994, de Montaudouin & Bachelet 1996, Ramon 1996, Kater et al. 2006), aucun effet de l'altitude et/ou de la densité n'a été détecté dans notre étude. Dans le cas de *C. edule*, seul un effet potentiel négatif de la conchyliculture est mis en évidence avec une meilleure croissance en l'absence d'installations conchylicoles. Un effet possible de compétition pour la ressource trophique, entre le filtreur *Mytilus edulis* et la coque qui influencerait sur la croissance de cette dernière peut être envisagé comme cela a déjà été souligné par divers auteurs (Kamermans 1994, Norén et al. 1999, Williams et al. 2004). D'autre part, la production de fécès et pseudo-fécès par les espèces cultivées est à même d'affecter l'activité de filtration de nombreux suspensivores. Néanmoins, différentes expériences réalisées au laboratoire ont démontré que la coque possédait un comportement de filtration bien adapté pour faire face à de fortes élévations de la concentration en particules et à une variabilité de la valeur nutritive du seston (Iglesias et al. 1996).

A une échelle régionale, la taille moyenne des coques apparaît relativement faible dans la baie du Mont-Saint-Michel au regard des résultats acquis dans d'autres sites européens. Ainsi, dans la baie, la taille moyenne des individus âgés de 1 an varie entre 4,8 et 5,9 mm

alors que celle des individus de 2 ans fluctue entre 10,4 et 18,3 mm. A titre de comparaison, dans des sites aussi divers que la mer de Wadden, la baie de Dublin, la baie de Somme ou le bassin d'Arcachon, la taille des individus G0 à la fin de leur première année de vie benthique varie entre 7,4 et 17,1 mm le long du gradient latitudinal (Ducrotoy et al. 1991). Cette faible croissance propre à la baie du Mont-Saint-Michel pourrait alors résulter d'interactions trophiques fortes entre espèces sauvages et espèces cultivées. Ainsi, en mer de Wadden, les moules sauvages et cultivées dont le stock s'élève à 294 t sur 1149 km² consomment en moyenne sur l'année l'équivalent de 31 % de la production primaire journalière et filtrent la totalité de la masse d'eau en environ une semaine (Dankers & Zuidema 1995). En limitant l'accès à la ressource trophique, les espèces cultivées auraient ainsi un impact négatif fort sur la croissance des suspensivores sauvages comme Kamermans (1993, 1994) l'a observé expérimentalement chez la coque. Par ailleurs, une capacité de filtration 6,25 fois plus importante chez *Mytilus edulis* par rapport à des suspensivores sauvages comme *C. edule* ou *Mya arenaria* accentuerait cet impact (Loo & Rosenberg 1996).

Dans ce contexte, les données acquises au cours de la mission Benthomont-III ont permis d'obtenir pour la première fois une estimation des stocks et de la production secondaire des principales espèces de bivalves de la baie en comparaison avec les espèces cultivées. Avec une valeur de presque 7000 tonnes de poids frais avec coquille, le stock de la coque est équivalent à environ 50 % du stock des espèces cultivées et est trois fois supérieure à celui de *M. balthica*. Si les stocks intertidaux d'*A. alba* et de *S. ovalis* sont assez faibles et se limitent à quelques centaines de tonnes, ils ne sont pas réellement représentatifs de l'importance fonctionnelle de ces deux espèces dont l'essentiel de la distribution est subtidale. En terme de production, la coque ressort comme étant également l'espèce la plus importante avec une production secondaire annuelle moyenne à l'échelle de l'estran comprise entre 1,5 et 3,7 g PSLC m⁻² an⁻² selon la méthode utilisée et une production secondaire maximale de 30,2 à 75,15 g PSLC m⁻² an⁻². La seconde espèce est *M. balthica* avec une production secondaire moyenne variant entre 0,52 et 1,25 g PSLC m⁻² an⁻² et une production maximale de 4,73 à 11,25 g PSLC m⁻² an⁻². Pour la coque, les valeurs maximales obtenues localement sont voisines de celles obtenues sur d'autres estrans européens : 38,16 à 59,33 g PSLC m⁻² an⁻² en mer de Wadden (Ramon 1996) ou 32,5 g PSLC m⁻² an⁻² dans la baie de l'Aiguillon (Sauriau & Kang 2000).

Les différentes méthodes indirectes sont connues pour fournir des estimations très variables de la production secondaire en raison de problèmes multiples incluant la définition imprécise de certains paramètres (poids individuel moyen, biomasse moyenne) ou les

irrégularités dans le recrutement (Medernach & Grémare 1999). Face à ces difficultés, certains auteurs réfutent l'utilisation de ces méthodes en tant que substitut des méthodes directes pour mesurer la production de populations monospécifiques. Bien que nous ne puissions nier les importantes erreurs potentielles des méthodes indirectes, les fortes différences obtenues entre les espèces nous laissent néanmoins supposer que l'importance relative des différentes espèces ainsi établie demeure valide et que les valeurs calculées renseignent au moins sur un ordre de grandeur de la production secondaire à l'échelle de la baie qui peut ainsi être comparé à la demande énergétique par les prédateurs. A titre d'exemple, Le Mao et al. (2006) ont évalué la consommation moyenne par l'avifaune pour l'ensemble de la baie à $2,15 \text{ g PSLC m}^{-2} \text{ an}^{-2}$. Cette valeur faible en comparaison de résultats acquis en Baie de Somme ($7,14 \text{ g PSLC m}^{-2} \text{ an}^{-2}$) ou en Mer de Wadden ($6,6 \text{ à } 17,6 \text{ g PSLC m}^{-2} \text{ an}^{-2}$) amenait ces auteurs à considérer la baie du Mont-Saint-Michel comme un système oligotrophe dont la faible production secondaire intertidale pourrait être limitante pour l'avifaune. Sachant que les bivalves sauvages suspensivores représentent l'essentiel de la biomasse de la baie, nos résultats tendent à démontrer que le système 'baie' n'est pas en surexploitation par l'avifaune.

Afin d'évaluer d'éventuelles compétitions entre les suspensivores sauvages et cultivés et le rôle des filtreurs sur la production phytoplanctonique de la baie du Mont-Saint-Michel, les résultats que nous avons acquis ont été intégrés dans un modèle écologique de production primaire (Cugier et al. soumis). Alors que **le modèle** permet de rendre compte de manière satisfaisante de la dynamique spatiale et temporelle du phytoplancton dans la baie, il **démontre de manière inattendue que les espèces cultivées, huîtres et moules, ne régulent que faiblement la biomasse phytoplanctonique dans la masse d'eau contrairement aux suspensivores sauvages, qu'il s'agisse des espèces indigènes ou de l'espèce invasive *C. fornicata***. Le retrait simulé des huîtres ou des moules de la baie entraînerait seulement une augmentation des teneurs maximales en chlorophylle *a* de respectivement 0,4 et 2-3 % par rapport à une simulation de référence incluant l'ensemble des filtreurs. D'autre part, cet impact réduit en ampleur serait également limité en terme d'emprise spatiale, ne concernant que la baie de Cancale ou le secteur ouest de la baie. Le même exercice appliqué aux espèces sauvages natives indique au contraire une élévation de la concentration maximale en chlorophylle *a* de 7 % dans la partie occidentale et de 37 % dans la partie orientale de la baie. Un tel effet du retrait des espèces sauvages dans l'est s'explique par la présence en abondance de la spisule dans le bas de l'estran et les petits fonds subtidaux de ce secteur et le taux de

filtration élevé de cette espèce estimé à $4 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PSLC à 11°C et $6 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ PSLC à 20°C (Rueda & Smaal 2004). Dans le secteur ouest, l'espèce indigène la plus importante est la coque. Toutefois, l'espèce qui tient le rôle le plus important dans le contrôle de la production primaire de ce secteur de la baie et qui est susceptible d'interagir le plus fortement avec les filtreurs sauvages de l'estran est l'espèce introduite *Crepidula fornicata* dont le stock a été récemment estimé par Blanchard (2009) à 150 000 t, soit plus de 10 fois le stock de moules et de 20 fois celui de l'huître creuse. Selon les résultats issus de la simulation, l'éradication de la crépidule dans la baie se traduirait par une hausse de 13 % de la biomasse chlorophyllienne maximale de la partie occidentale de la baie. A l'échelle d'une année, la crépidule ingère 15,3 % de la production primaire de la baie contre 6,3 % pour *S. ovalis*, 3,5 % pour les moules, 1,2 % pour *C. edule*, et 0,3 % pour les huîtres.

En terme d'organisation comme de fonctionnement trophique de la baie du Mont-Saint-Michel, l'impact direct de la conchyliculture apparaît relativement limité. La conséquence majeure de cette activité serait plutôt un impact indirect lié à l'introduction de la crépidule.

CHAPITRE III

De la connaissance vers la gestion
raisonnée.

III.1. Introduction

Compte tenu des pressions anthropiques croissantes qui s'exercent sur le patrimoine naturel, l'Union Européenne s'est dotée au cours des dernières années de différents moyens visant à **préserver** et à **surveiller** à l'échelle de toute l'Europe son environnement. La préservation de l'environnement littoral et côtier passe ainsi par la création du réseau Natura 2000 qui est fondé sur deux directives majeures :

(1) **La Directive 79-409/CEE du Conseil du 2 avril 1979, dite Directive "Oiseaux"**, concerne la conservation des oiseaux sauvages. Elle organise la protection des oiseaux dans les Etats membres et celle de leurs habitats. Chaque pays de l'Union Européenne doit classer en Zone de Protection Spéciale (ZPS) les sites les plus adaptés à la conservation des habitats de ces espèces en tenant compte de leur superficie et de leur nombre ;

(2) **La Directive 92-43/CEE du Conseil du 21 mai 1992, dite Directive "Habitats"**⁴, concerne la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage. Elle comprend notamment une Annexe I (habitats naturels définis comme étant d'intérêt communautaire et pour certains prioritaires), une Annexe II (espèces animales et végétales pour lesquels les Etats membres doivent désigner des Zones Spéciales de Conservation/ZSC) et une Annexe III relative aux critères de sélection des sites. C'est la première fois que des habitats naturels sont désignés pour eux mêmes en dehors des espèces phares, rares ou à protéger.

Le réseau Natura 2000 est ainsi un réseau écologique européen cohérent constitué de l'ensemble des ZPS et des ZSC et ayant pour objectif de contribuer à préserver la diversité biologique sur le territoire de l'Union Européenne. Ce réseau se compose de sites désignés spécialement par chacun des Etats membres en application des directives susmentionnées. Sur les sites désignés, les Etats membres s'engagent à maintenir les habitats et les espèces concernés dans un état de conservation favorable. En France, la mise en œuvre du réseau Natura 2000 passe par l'élaboration concertée, site par site, de documents de planification appelés "documents d'objectifs Natura 2000". Sa création contribuera en outre à la réalisation des objectifs de la convention sur la diversité biologique adoptée au "Sommet de la Terre" de Rio de Janeiro en juin 1992.

⁴ La directive habitat fournit deux définitions des habitats : *les habitats naturels*, « terrestres ou aquatiques » qui se distinguent par leurs caractéristiques géographiques, abiotiques et biotiques ; *l'habitat d'une espèce* qui définit l'environnement abiotique et biotique dans lequel vit une espèce (Dauvin et al. 2008).

Dans ce contexte, la baie du Mont-Saint-Michel a été classée site Natura 2000 (Code : FR2500077) et est référencée comme Site d'Importance Communautaire (SIC/pSIC) depuis le 03/2002 au regard de la Directive Cadre 92/43 CEE du 21 mai 1992. Conformément à cette directive, cet espace à dominante marine couvre une superficie de 38 747 ha (source : <http://natura2000.environnement.gouv.fr/sites/FR2500077.html>), dont 31 696 ha correspondent à la zone intertidale. Les motivations pour la désignation de ce site sont nombreuses et comprennent :

- l'existence d'un site d'importance internationale d'oiseaux d'eau ;
- des prés salés qui constituent un ensemble phytocoenotique original de valeur internationale ;
- des concrétions biogéniques de maërl considérées comme les plus belles d'Europe ;
- la présence d'une population résidente de phoque veau marin (*Phoca vitulina*) dans la baie et d'une population de grand dauphin (*Tursiops truncatus*) dans le golfe ;
- une définition de la baie correspondant à un vaste écosystème à haute valeur paysagère.

Le site Natura 2000 de la baie du Mont-Saint-Michel a ainsi fait l'objet depuis 2002 de la mise en place d'un document d'objectifs (DOCOB) comprenant notamment une cartographie des habitats naturels d'intérêt européen.

Le réseau d'interactions associé aux écosystèmes côtiers est complexe, et les dégradations naturelles, accidentelles ou volontaires dont ils font l'objet sont à même de provoquer des bouleversements par des modifications de leur structure et de leur dynamique. A ce jour, le maintien de la qualité de l'eau est devenu une préoccupation mondiale majeure qui nécessite la mise en place d'outils de surveillance appropriés, qui intégreront la complexité des écosystèmes côtiers au travers du suivi de leur qualité physique, chimique et/ou biologique. En réponse à cette attente, la **Directive Européenne Cadre sur l'Eau (DCE 2000/60/EC)** a développé le concept de Statut Ecologique (SE) afin d'**assurer la gestion et la protection des eaux par grand bassin hydrographique à l'échelle de l'Europe**. Cette Directive Européenne fixe des objectifs ambitieux pour protéger, améliorer et le cas échéant restaurer l'état de santé des eaux superficielles (eaux douces, eaux de transition, eaux côtières) comme des eaux souterraines. Le but est de parvenir à un 'bon' état écologique d'ici 2015 (Borja et al. 2004, Borja 2005, Borja et al. 2007). Ainsi, cet état écologique doit être non seulement évalué de façon cohérente d'un pays à l'autre mais aussi suivi dans le

temps de manière à s'assurer de l'absence de dégradation des secteurs de qualité et de l'amélioration des secteurs dégradés.

Pour répondre aux exigences de la Directive Cadre sur l'Eau, des méthodes de contrôle et d'évaluation de l'intégrité écologique des écosystèmes qui reposent sur l'usage d'indicateurs biologiques ont été proposées pour les eaux côtières et de transition. Ces programmes de surveillance ont pour objectifs (i) de considérer l'ensemble de la complexité d'un système écologique donné par un très petit nombre d'indices et (ii) de réduire de manière extrême la connaissance de l'information à une valeur unique. Aussi, ces indicateurs écologiques seront sélectionnés selon les principaux critères suivants : un usage facile, une grande sensibilité aux perturbations, une capacité d'anticiper des menaces à même de modifier un système, etc... (voir la liste des critères dans Dale & Beyeler 2001).

D'autre part, la DCE a préconisé d'uniformiser et d'exprimer le statut écologique par un Ratio de la Qualité Ecologique (RQE). Cet indice est défini par le rapport entre la valeur des paramètres biologiques observés pour une masse d'eau donnée et la valeur attendue pour des conditions de référence (i.e. état sain). Sa valeur numérique, comprise entre 0 et 1, décrit un état écologique que la DCE a ordonné en cinq classes de statuts: 'Elevé', 'Bon', 'Modéré', 'Pauvre' et 'Mauvais'. Les valeurs proches de 1 décrivent le meilleur état écologique alors qu'à l'inverse celles proches de 0 reflètent de mauvaises conditions écologiques (Borja et al. 2007, Carstensen 2007). Cette notion de ratio permet de produire une échelle commune pour évaluer le statut écologique d'une zone donnée et le comparer à celui d'autres sites.

L'évaluation du statut écologique (SE) des eaux côtières et de transition nécessite de s'affranchir d'une connaissance minutieuse des processus écologiques et fonctionnels pour définir de la manière la moins biaisée possible la qualité et l'état de santé d'une masse d'eaux (Borja & Elliott 2007). A cet effet, il a été recommandé de définir le statut écologique d'un écosystème en s'appuyant sur (i) les différents compartiments biologiques qui le composent tels que le phytoplancton, le benthos, les poissons, (ii) des paramètres physicochimiques tels que la turbidité ou la transparence des eaux, la température, la salinité, la concentration en oxygène, les concentrations en substances nutritives ou encore les concentrations de certains polluants spécifiques, et enfin (iii) les paramètres hydro-morphologiques incluant les variations de la profondeur, la marée, les houles, les vagues ou le taux de sédimentation des particules (Rogers & Greenaway 2005, Carstensen 2007).

A ce jour, de multiples indices⁵ biologiques ont été développés afin de répondre aux attentes de la DCE, notamment en relation avec le compartiment benthique (ex : Borja et al. 2000, Gómez Gesteira & Dauvin 2000, Samuelson 2001, Rygg 2002, Rosenberg et al. 2004, Rogers & Greenaway 2005, Quintino et al. 2006, Dauvin & Ruellet 2007, Sanchez et al. 2007). En effet, localisés à l'interface entre le sédiment et la colonne d'eau, les organismes benthiques sont de très bons indicateurs biologiques de la qualité du milieu auquel ils sont associés (Pearson & Rosenberg 1978, Gray 1979, Hily 1984, Borja et al. 2003b, Rosenberg et al. 2004). Toutefois, malgré la prolifération de ce type d'indices (voir la revue de Diaz et al. 2004), leur validité reste bien faible dans certains environnements (Dauvin 2007, Puente et al. 2008). Par exemple, une grande majorité des indices proposés pour l'évaluation des communautés benthiques a été développée en domaine subtidal (Simboura & Zenetos 2002, Rosenberg et al. 2004), alors que très peu de tests ont été mis en œuvre en zone intertidale (Borja et al. 2007, Blanchet et al. 2008, Puente et al. 2008). Certains de ces indices biotiques ne parviennent pas à discriminer les perturbations anthropiques dans des zones de transition contraintes par d'importantes fluctuations physico-chimiques telles que les estuaires (Puente & Diaz 2008). Les importantes variations à la fois thermiques et halines mais également du temps d'immersion, des apports terrigènes, de la turbidité et d'autres paramètres, sont autant de contraintes à même de structurer la faune benthique ; dans les cas extrêmes, seules subsistent les espèces tolérantes à ces importantes fluctuations qui affectent souvent de façon chronique ces zones d'interface et/ou de transition (Ysebaert & Herman 2002, Giberto et al. 2004, Kanaya & Kikuchi 2008). En domaine intertidal, l'effet combiné des houles dues au vent et des courants générés par les marées s'ajoute et génère des contraintes hydro-sédimentaires qui structurent les assemblages benthiques (Caron et al. 1993). Ces multiples contraintes associées aux systèmes intertidaux et/ou estuariens ont pour effet de réduire la richesse spécifique de la faune benthique et d'en augmenter les abondances sans que cette diminution de biodiversité soit causée par des pollutions (Attrill et al. 1996). Dans la mesure où l'une des principales difficultés actuellement rencontrées dans l'application et la validation de ces indices est associée au type d'habitat considéré, notamment si l'on s'intéresse aux milieux fortement contraints naturellement, une solution proposée est de prendre en compte l'habitat en complément de la structure des communautés benthiques pour évaluer au mieux la qualité du milieu (Borja et al. 2008).

⁵ La notion d'indice correspond à un regroupement de paramètres ou d'indicateurs pondérés ou non. Sa définition est plus large que celle d'un indicateur qui tient compte d'un paramètre qui est à même de décrire l'état d'un milieu avec une portée qui dépasse la valeur intrinsèque du paramètre.

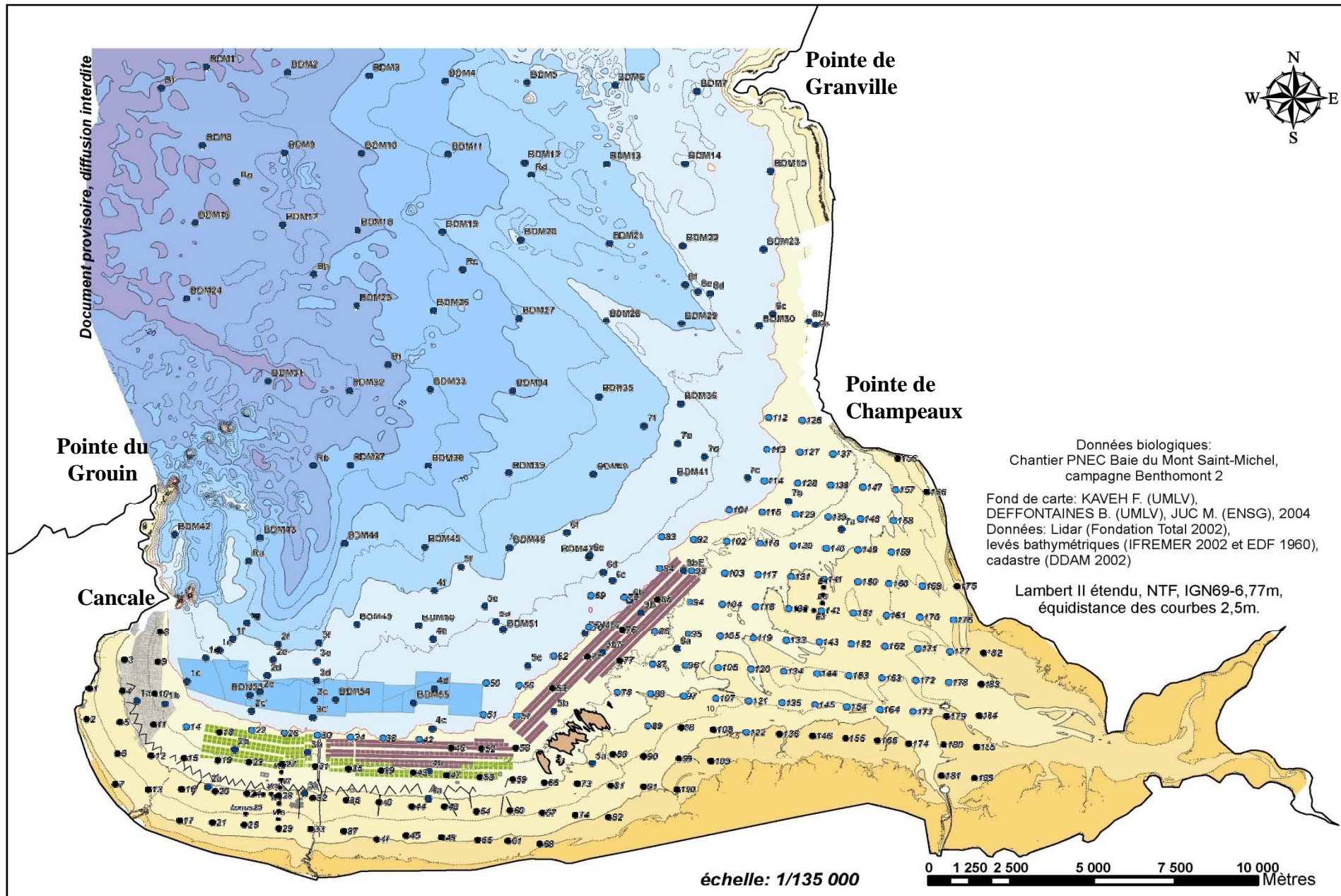


Figure III-1. Positionnement des 257 stations échantillonnées lors des deux campagnes océanographiques « Benthomont-II » et « Benthomont III » sur l'ensemble de la baie du Mont-Saint-Michel.

Comme le soulignent plusieurs auteurs, il devient actuellement nécessaire et urgent d'arrêter la course à la production de nouveaux indices de la qualité du milieu pour sélectionner les critères les plus pertinents sur lesquels seront établies les futures approches comparatives d'évaluation du statut écologique des écosystèmes. Cette démarche, déjà initiée, à l'avantage de permettre de tester les indices et de les corriger *via* des exercices d'intercalibration sur des habitats variés afin qu'ils soient applicables dans toutes les eaux d'Europe et répondent ainsi aux exigences de la DCE (Diaz et al. 2004, Rosenberg et al. 2004, Salas et al. 2004, Muniz et al. 2005, Quintino et al. 2006, Pranovi et al. 2007, Simboura & Reizopoulou 2007, Seilheimer et al. 2009).

En s'appuyant sur les résultats scientifiques obtenus sur la baie du Mont-Saint-Michel depuis 2002 dans le cadre du Chantier PNEC (Programme National d'Environnement Côtier), les objectifs de ce présent chapitre sont doubles au regard des différentes directives européennes mises en place sur l'environnement au cours des dernières années. Dans un premier temps, il s'agira de réaliser une cartographie des habitats naturels des substrats meubles intertidaux et subtidaux d'intérêt Européen dans la baie. Cette procédure se base sur le cahier des charges élaboré par le conservatoire botanique de Brest pour la cartographie des habitats naturels et des espèces végétales appliquée aux sites terrestres du réseau Natura 2000. Dans un second temps, il conviendra d'évaluer le statut écologique de la baie soumise à une double contrainte environnementale, à la fois naturelle et anthropique, principalement en raison du développement de la conchyliculture. Cette démarche reposera sur une approche comparative basée sur six indices biotiques précédemment définis et sera ainsi l'occasion de tester la validité de ces indices sélectionnés dans une zone intertidale fortement perturbée naturellement.

III.2. Matériel & méthodes

III.2.1. La cartographie Natura 2000 de la baie

III.2.1.1 Acquisition des données

L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été réalisé lors de deux campagnes océanographiques couvrant l'ensemble de la baie du Mont-Saint-Michel. Au total, 257 stations ont été prospectées, dont 81 localisées en domaine subtidal (Mission Benthomont-II ; avril 2002) et 176 en domaine intertidal (Mission Benthomont-III ; avril-mai 2003) (Figure III-1). Le protocole d'échantillonnage de la mission « Benthomont-III » ayant déjà été détaillé

lors du précédent chapitre, seul celui de la mission « Benthomont-II » sera décrit dans ce paragraphe. Par ailleurs, il faut souligner que cette étude n'a pu être accomplie que grâce à la collaboration de C. Bonnot-Courtois (Directeur de Recherche CNRS, EPHE-CNRS, Dinard) qui a réalisé et nous a gracieusement fourni la cartographie morpho-sédimentaire de la baie en 2002, et de J. Fournier (Chargé de Recherche CNRS, CNRS-CRESCO, Dinard) pour son aide dans l'utilisation de l'outil de cartographie ArcGIS. Les données de la mission Benthomont II ont été acquises à partir des travaux de DEA de F. Bouyé (2004).

Effectuée du 20 avril au 4 mai 2002 à bord du N.O. 'Côtes de la Manche', la mission « Benthomont-II » avait deux objectifs. Le premier était l'identification et la quantification des composantes de la biomasse du macrozoobenthos subtidal et sauvage de la baie du Mont-Saint-Michel. Pour cela, 53 stations ont été échantillonnées à l'aide d'une benne Hamon pouvant prélever 0,25 m² de sédiment (Figure III-1). Pour chacune de ces stations, 4 répliquats ont été prélevés et tamisés à bord sur un tamis de vide de maille circulaire de 5 mm de diamètre. Le refus ainsi récolté a été fixé directement dans une solution de formol diluée à 7,5 % préalablement tamponné au tétraborate de sodium. En complément, un cinquième prélèvement destiné à l'analyse granulométrique a été réalisé. Le choix de la maille se justifiait par le fait que la biomasse du zoobenthos soit dominée par des bivalves suspensivores de grande taille.

Le second objectif de cette campagne visait à juger de l'influence des structures conchylicoles sur les peuplements sauvages d'invertébrés benthiques du bas de l'estran et des petits fonds subtidaux qui le jouxtent. Pour ce faire, 52 stations ont été prospectées à l'aide d'une benne Hamon. Celles-ci étaient réparties selon 8 transects centrés sur les principales zones de culture (huîtres creuses et plates ; bouchots à moules) actuelles et/ou futures (projet de restructuration des parcs en cours en 2003) et sur des zones qui en sont dépourvues (Figure III-1). A chaque station, 4 échantillons ont été réalisés pour l'étude de la macrofaune et tamisés sur un tamis de vide de maille circulaire de 2 mm ; un échantillon additionnel était destiné à l'étude granulométrique. Pour les stations non accessibles en bateau, l'échantillonnage, les prélèvements ont été effectués en utilisant un quadrat de 0,25 m². Seules 38 stations ont été dépouillées et incluses dans nos analyses.

III.2.1.2. Traitement des échantillons et analyses statistiques

La totalité de la faune récoltée a été identifiée le plus souvent jusqu'au niveau spécifique ; les individus ont alors été comptés et conservés dans une solution de formol diluée à 4,5 %. L'épifaune sessile a été exclue de ce travail.

L'affinité cénotique entre les assemblages des stations échantillonnées le long des radiales lors de la mission « Benthomont-II » a été analysée suivant les mêmes méthodes de groupement et d'ordination que celles employées pour traiter les données acquises au cours de la mission « Benthomont-III » (cf. voir Chapitre II). Elles permettent d'identifier des assemblages biocénotiques qui correspondent à des groupements de stations 'biologiquement homogènes' par leur composition faunistique à un certain degré de similitude. Le degré d'affinité cénotique est calculé entre chaque paire de stations à partir du coefficient de similarité de Bray-Curtis, basé sur l'abondance relative des espèces à chaque station. La matrice de similarité est alors construite après transformation des abondances par une double racine qui permet d'accorder plus de poids aux espèces peu abondantes. Les représentations graphiques du regroupement des stations sont faites par un dendrogramme construit par classification hiérarchique ascendante, puis par une méthode d'ordination qui permet la projection dans un espace réduit à 2 ou 3 dimensions des différents groupes de stations (cadrage multidimensionnel nMDS), où la distance entre les points reflète la dissimilitude entre les échantillons.

L'analyse des échantillons sédimentologiques et l'actualisation de la couverture sédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel ont été élaborées par l'équipe du Laboratoire de Géomorphologie de Dinard. Cette carte a servi de support pour l'élaboration de la cartographie des habitats Natura 2000. La présence d'espèces indicatrices de certains habitats dans les données acquises sur le réseau de 53 stations échantillonnées lors de la mission « Benthomont II » a également été utilisée.

III.2.1.3. Description de la typologie Natura 2000 et des habitats identifiés en baie

En référence à la directive « Habitat » n° 92/43/CEE, les cahiers d'habitats Natura 2000 ont pour objectif, (1) de faire l'état des connaissances scientifiques et techniques sur chaque habitat et espèce pour lesquels la France est concernée, et (2) d'en faire une synthèse sous forme de fiches, selon une double approche : scientifique et technique. Cela vise à rassembler et améliorer les éléments d'information relatifs aux habitats et espèces d'intérêt européen

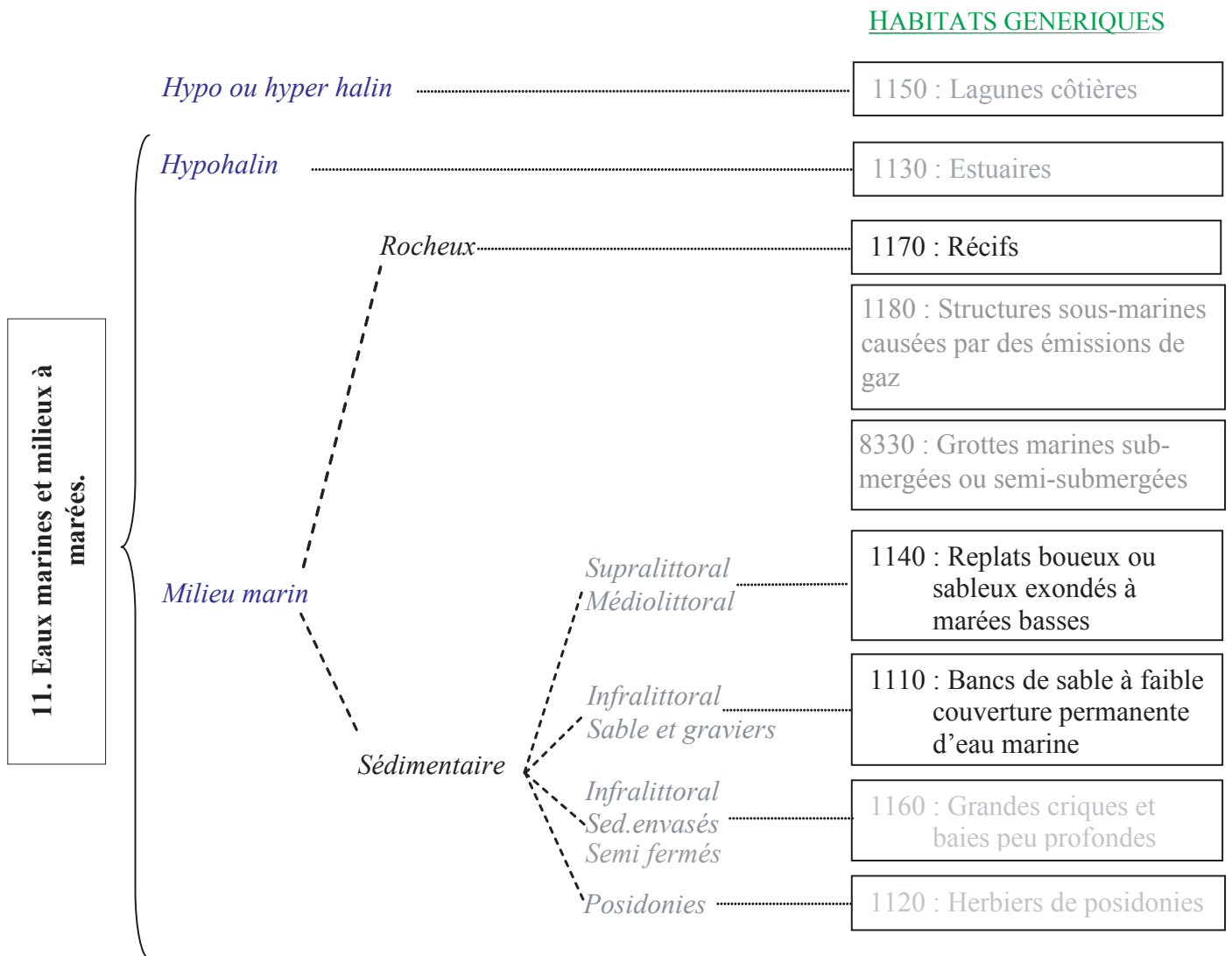


Figure III-2. Organigramme des neuf habitats génériques qui composent les eaux marines et milieux à marée. Les habitats indiqués en noir sont ceux retenus en baie du Mont-Saint-Michel.

présents sur le territoire français. Les cahiers constituent ainsi une base solide, commune et homogène, permettant aux gestionnaires et acteurs du site de dialoguer plus efficacement.

Dans ces documents, un habitat est défini comme un ensemble non dissociable constitué (1) d'un compartiment stationnel (biotope), et (2) d'une communauté d'organismes vivants (biocénose).

Les habitats côtiers sont déclinés dans le Tome II des cahiers d'habitats Natura 2000 (<http://natura2000.environnement.gouv.fr/habitats/cahiers2.html>). Leur définition apparaît comme la stricte application de la définition du « Manuel d'interprétation des habitats de l'Union Européenne » Version EUR15. Cette version est une actualisation de l'ancienne Version EUR 12 qui se base sur la typologie CORINE Biotopes des habitats « naturels » et « semi-naturels ». Cette classification ne prend pas en compte le milieu pélagique mais seulement les organismes benthiques. Les habitats décrits dans le Tome II des cahiers d'habitats regroupent deux grands types de milieux :

(1) Les habitats terrestres côtiers : falaises, plages de galets, végétation de vivaces des rivages, marais et prés salés, dunes maritimes, rivages méditerranéens et grottes marines...

(2) Les habitats marins *sensu stricto* : milieux à marées, bancs de sable, herbiers à posidonies, estuaires, replats boueux, grandes criques, récifs, lagunes...

Alors que 164 habitats génériques naturels sont listés dans la directive habitats, seuls 9 d'entre eux sont marins dont 2 sont classés sur la liste prioritaire. Ces 9 « Habitats génériques » se différencient les uns des autres par (1) les conditions de salinité, (2) les types de substrat (sédimentaire ou rocheux) et, (3) l'étage vertical qu'ils occupent (Figure III-2). Il s'agit de (Dauvin et al. 2008) :

(1) Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine (code 1110)

Bancs de sables sublittoraux submergés de manière permanente ; leur profondeur dépasse rarement 20 m ; bancs de sable sans végétation ou avec une végétation relevant du *Zosteretum marinae* ou du *Cymodoceion nodosae*.

(2) Herbiers à posidonies (code 1120)

Herbiers à posidonies caractéristiques de l'étage infralittoral en Mer Méditerranée présents à une profondeur allant de quelques dizaines de cm à 30-40 m ; sur substrat dur ou meuble ; tolèrent d'assez fortes variations de température ou de conditions hydrodynamiques mais sont sensibles à la dessalure.

(3) Estuaires (code 1130)

Partie aval d'une vallée fluviale soumise à l'influence des marées à partir du début des eaux saumâtres ; l'apport en eaux douces est généralement important ; l'interaction des eaux douces avec les eaux marines ainsi que la réduction des courants dans l'estuaire favorisent les dépôts de sédiments fins en zone intertidale.

(4) Replats boueux et sableux exondés à marée basse (code 1140)

Estrans sableux ou vaseux non immergés à basse mer généralement dépourvus de plantes vasculaires ; des herbiers de zoostères exposés seulement pour quelques heures pendant le cycle de marée peuvent être répertoriés ; habitat important pour l'avifaune.

(5) Lagunes côtières (code 1150)

Etendues d'eau salée côtières, peu profondes, de salinité et de volume d'eau très variables, séparées de la mer par une barrière de sable ou de galets, plus rarement par une barrière rocheuse ; la salinité varie de l'eau saumâtre à l'hyper-salinité en fonction de la pluviosité, de l'évaporation ou d'apports d'eau marine fraîche.

(6) Grandes criques et baies peu profondes (code 1160)

Grandes échancrures de la côte où, contrairement aux estuaires, l'apport en eau douce est faible ; zones peu profondes, généralement abritées des houles, offrant une large gamme de substrats et de sédiments pour des communautés diversifiées ; la limite supérieure correspond aux limites des communautés végétales des *Zosteretea* et *Potametea*.

(7) Récifs (code 1170)

Substrats rocheux et concrétions biogéniques sous-marins ou exposés à marée basse ; ils offrent une stratification variée de communautés benthiques algales et animales.

(8) Structures sous-marines causées par des émissions de gaz (code 1180)

Structures sous-marines complexes composés de blocs, de dallages et de piliers due à l'agrégation de grès avec un ciment carbonaté ; ce ciment résulte de l'oxydation microbienne d'émissions de gaz, essentiellement du méthane ; ces formations abritent un écosystème hautement diversifié.

(9) Grottes marines submergées ou semi-submergées (code 8330)

Grottes situées sous la mer ou ouvertes à la mer au moins pendant la marée haute, y compris les grottes partiellement submergées ; leurs fonds et murs hébergent des communautés marines d'invertébrés et d'algues.

Ces habitats génériques se déclinent en « Habitats élémentaires » principalement en fonction de paramètres environnementaux tels que la nature sédimentaire des substrats ou les conditions d'agitation (mode hydrodynamique) et dans une moindre mesure par la présence d'espèces indicatrices.

Tableau III-1. Groupes écologiques de polluto-sensibilités différentes d'après Hily (1984).

Groupes	Type d'espèces	Caractéristiques	Groupes trophiques
I	Sensibles à une hypertrophisation	<ul style="list-style-type: none"> - Largement dominantes en conditions normale - Caractérisent l'état de référence d'un peuplement non perturbé - Disparaissent les premières lors de l'enrichissement du milieu - Dernières à se réinstaller 	Suspensivores, carnivores sélectifs, quelques dépositores tubicoles de surface
II	Indifférentes à une hypertrophisation	<ul style="list-style-type: none"> - Espèces peu influencées par une augmentation de la quantité de matière organique - Espèces souvent peu abondantes et relativement stables dans le temps 	Carnivores et nécrophages peu sélectifs
III	Tolérantes à une hypertrophisation	- Naturellement présentes dans les vases, mais leur prolifération étant stimulée par l'enrichissement du milieu, elles sont le signe d'un déséquilibre du système	Dépositores tubicoles de surface profitant du film superficiel chargé en matière organique (ex : Spionidae)
VI	Opportunistes de second ordre	- Cycle de vie court (souvent <1 an) proliférant dans les sédiments réduits	Dépositores de surface (ex : Cirratulidae)
V	Opportunistes de premier ordre	- Prolifération dans les sédiments réduits sur l'ensemble de leur épaisseur jusqu'à la surface	Dépositores (ex : Capitellidae)

III.2.2. Calcul des indices biotiques

L'évaluation du statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel au regard de la Directive Cadre sur l'eau est basée exclusivement sur les données faunistiques acquises lors de la mission « Benthomont-III » et présentées dans le Chapitre II. Six indices biotiques réparties en trois grandes catégories d'indicateurs ont été utilisés : (1) les indices basés sur la diversité ; (2) les indices basés sur les groupes écologiques de polluto-sensibilité et (3) les indices multimétriques.

Indices basés sur la diversité :

Un seul indice de cette famille a été utilisé. Il s'agit de l'indice de **diversité de Shannon-Weaver H'**(log₂) défini et calculé dans le chapitre II.

Indices basés sur les groupes écologiques de polluto-sensibilité :

Ces indices sont basés sur le modèle SAB de Pearson & Rosenberg (1978) qui décrit, en réponse à un enrichissement en matière organique, les modifications de la composition des communautés benthiques en termes d'évolution de la richesse spécifique (S), des abondances (A) et des biomasses (B) le long du gradient de pollution. Ces auteurs soulignent également l'existence de groupes écologiques composés d'espèces de polluto-sensibilité différente. Cinq groupes écologiques ont ainsi été formalisés par la suite par Glémarec & Hily (1978), Hily (1984) et Glémarec & Grall (2000) (Tableau III-1).

L'indice emblématique de cette famille d'indice est l'**AMBI (AZTI Marine Biotic Index)** conçu initialement par Borja et al. (2000) sur des bases de données acquises le long de la côte Basque et reposant sur les proportions relatives des 5 groupes écologiques de polluto-sensibilité précédemment décrits. Le calcul de cet indice AMBI consiste à pondérer le pourcentage de chaque groupe écologique (EG) échantillonné par le poids de sa contribution dans la représentation du niveau de perturbation. Sa formule s'écrit comme suit :

$$AMBI = [(0 \times \% EG I) + (1,5 \times \% EG II) + (3 \times \% EG III) + (4,5 \times \% EG IV) + (6 \times \% EG V)] / 100$$

Avec %EG I, l'abondance relative des espèces sensibles aux perturbations, %EG II, l'abondance relative des espèces indifférentes aux perturbations, %EG III, l'abondance relative des espèces tolérantes aux perturbations, %EG IV, l'abondance relative des espèces

opportunistes de second ordre et %EG V, l'abondance relative des espèces opportunistes de premier ordre.

La valeur de cet indice varie entre 0 et 6. De faibles valeurs de l'AMBI sont associées avec une dominance d'espèces sensibles aux perturbations alors que des valeurs élevées indiquent une dominance d'espèces opportunistes. Il présente l'avantage d'avoir été appliqué avec succès dans différents milieux en réponse à des perturbations multiples incluant les effets d'apports d'effluents urbains et industriels, des phénomènes d'hypoxie, des pollutions organiques ou des dragages (Borja et al. 2000, Borja et al. 2003a, Borja et al. 2003b). Il est calculé à partir du logiciel AMBI (version 4.1, 2007) accessible sur le site internet suivant : <http://www.azti.es>, en respectant les conditions d'application formulées par Borja & Muxika (2005).

Le second indice utilisé, basé sur les groupes écologiques, est l'indice Biotique des Polychètes Opportunistes et des Amphipodes (**BOPA: Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods index**) initialement défini par Gómez-Gesteira & Dauvin (2000) et reformulé par Dauvin & Ruellet (2007). Au lieu de s'appuyer sur l'appartenance de l'ensemble de la faune échantillonnée à un groupe de polluto-sensibilité particulier suite à une identification au niveau spécifique, cet indice a le mérite de ne s'appuyer que sur deux groupes zoologiques facilement identifiables et présentant des réponses contrastées à une perturbation : les amphipodes, groupe sensible aux perturbations du milieu et aux accroissements en matière organique, et les polychètes opportunistes proliférant dans les milieux enrichis en matière organique. Ainsi, l'ensemble des amphipodes, hormis le genre *Jassa*, appartient au groupe EG1 de l'AMBI alors que les polychètes opportunistes appartiennent aux groupes EG4 et EG5.

Le BOPA est ainsi défini par le rapport entre la fréquence des polychètes opportunistes et la fréquence des amphipodes tel que (2000) :

$$BOPA\ index = \log\left(\frac{f_P}{f_A} + 1\right)$$

Avec f_P , l'abondance relative des polychètes opportunistes par rapport au nombre total d'individus présents dans un échantillon et f_A l'abondance relative des amphipodes à l'exception du genre *Jassa* par rapport au nombre total d'individus présents dans un

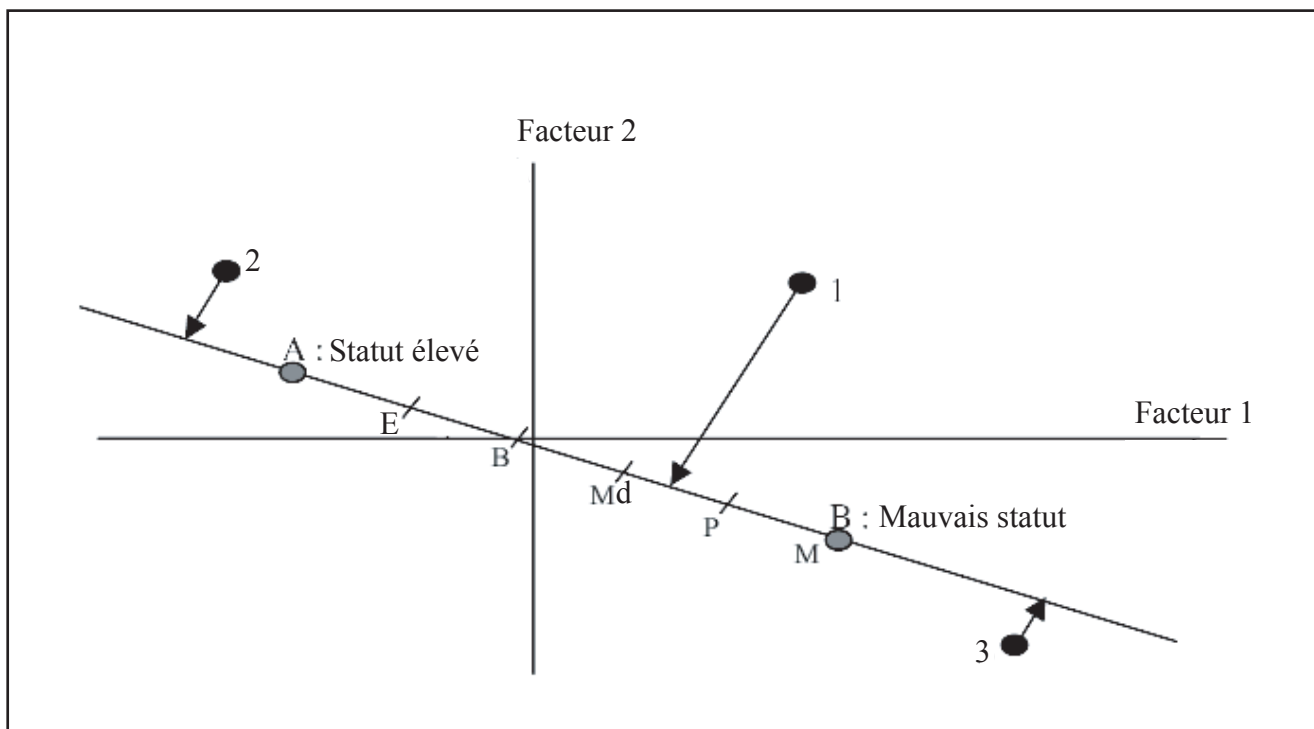


Figure III-3. Définition du statut écologique des stations échantillonnées selon la méthode du M-AMBI, par projection sur l'axe factoriel défini par les conditions de référence (d'après Bald et al. 2005). Les lettres se définissent comme suit : E pour 'élevé', B pour 'bon', Md pour 'modéré', P pour 'pauvre' et M pour 'mauvais'.

échantillon. La valeur du BOPA est nulle en l'absence de polychètes opportunistes et augment progressivement avec la dégradation du milieu. Sa valeur maximale est égale à $\log(2)$.

Indices biotiques basés sur une approche multimétrique :

Différents auteurs ont souligné le caractère réducteur des groupes de polluto-sensibilité et ont conseillé de prendre en considération d'autres paramètres structurant des communautés benthiques tels que la richesse spécifique (S), l'abondance totale (N) ou des indices de diversité (Borcard et al. 2004, Muxika et al. 2007). Dans notre étude, nous avons retenu trois indices appartenant à ce groupe.

Le **M-AMBI** est un indice multimétrique dérivé de l'indice AMBI qui intègre en plus la richesse spécifique (S) et l'indice de diversité de Shannon-Weaver ($H' \log_2$). Il nécessite également la définition d'un état de référence pour ces 3 variables (Bald et al. 2005). Le calcul de cet indice multimétrique est alors établi à partir d'une Analyse Factorielle (AF), qui détermine trois axes perpendiculaires minimisant le critère des moindres carrés. La projection dans ce nouveau repère des deux points de référence, l'un correspondant à l'état le plus dégradé et à l'inverse, le second à un état sain, permet de définir un nouvel axe sur lequel est projeté l'ensemble des points des stations (Figure III-3). Le segment de droite du point le plus sain (A) au plus dégradé (B) forme un axe allant de 0 à 1 (i.e. c'est la distance du M-AMBI). L'état écologique de chaque point sera défini selon le calcul de la distance entre chacun des autres points projetés en fonction du point le plus dégradé.

L'**indice anglais UK** prend en compte dans son calcul l'indice AMBI, l'indice de diversité de Simpson ($1-\lambda'$), la richesse spécifique (S) et enfin le nombre total d'individus par station (N) (Borja et al. 2007). Sa formule s'écrit comme suit :

$$UK\ index = \left(\frac{2 \times (1 - AMBI / 7) + (1 - \lambda')}{3} \right) \times \frac{((1 - 1/S) + (1 - 1/N))}{2}$$

L'**indice danois DK** est calculé à partir de l'indice AMBI, la richesse spécifique (S) ainsi que le nombre total d'individus par stations (N), comme pour l'indice UK (Borja et al. 2007). Toutefois, il ne dépend pas de l'indice diversité de Simpson ($1-\lambda'$) mais des valeurs observées (H') de l'indice de diversité de Shannon-Weaver. D'autre part, il nécessite de connaître la valeur maximale de l'indice de diversité (H'_{max}) correspondant à un état de référence pour le site d'étude. L'indice DK s'écrit selon la formule suivante :

$$DK\ indice = \left(\left(\left(1 - (AMBI / 7) \right) + (H' / H'_{max}) \right) / 2 * \left(\left(1 - (1 / N) \right) + \left(1 - (1 / S) \right) \right) / 2 \right)$$

III.2.3. Conditions de référence

Pour définir le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel, les indices biotiques M-AMBI et DK indice nécessitent de définir des conditions de référence propres à chacune des communautés benthiques présentes dans notre site d'étude. Ces conditions de références permettent de décrire un état non pollué (i.e. « élevé ») et un état très pollué (i.e. « mauvais ») pour chaque communauté en établissant des valeurs minimales et maximales de la richesse spécifique (S), de l'indice de diversité de Shannon-Weaner (H') et de l'AMBI.

Les problèmes associés à la définition des conditions de référence pour le calcul des indices sont multiples et 4 approches ont été proposées par Muxika et al. (2007) : (1) la comparaison avec un site existant 'pristine', (2) l'utilisation de données historiques, (3) l'emploi de modèles conceptuels de communautés et (4) l'avis subjectif d'expert. Toutefois, comme souligné par Borja et al. (2004), il est désormais difficile dans de nombreuses zones côtières européennes de disposer de données présentes ou historiques dont nous soyons certains qu'elles n'aient pas été influencées par des activités humaines.

En nous appuyant sur les résultats des analyses multivariées réalisées précédemment (cf. Chapitre 2), deux peuplements caractéristiques de la baie ont été définis :

(1) Le peuplement à *M. balthica* constitué des 115 stations des assemblages 3 et 4 auxquels ont été ajoutées les stations 100 et 105 également localisées en haut estran ;

(2) Le peuplement à *A. alba* composé de 49 stations de l'assemblage 2 ; les stations de l'assemblage 1 (i.e. faciès de transition à *Nephtys cirrosa*) et les stations 31, 59, 113, 129 et 139 ont également été incluses dans ce peuplement du bas de l'estran.

Pour ces deux peuplements, les valeurs de référence de la richesse spécifique et de l'indice de diversité de Shannon correspondent aux valeurs maximales observées. (Tableau III-2). Les valeurs minimales correspondent à un sédiment azoïque : les valeurs de la richesse spécifique et de la diversité sont nulles et la valeur de l'AMBI est fixée à 7.

Tableau III-2. Etat de référence pour les valeurs de richesse spécifique, de diversité et d'AMBI des deux peuplements macrobenthiques majeurs du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.

Peuplements benthiques	S	H'	AMBI
Peuplement à <i>M. balthica</i>	25	3,49	0,103
Peuplement à <i>A. alba</i>	40	3,74	0,420

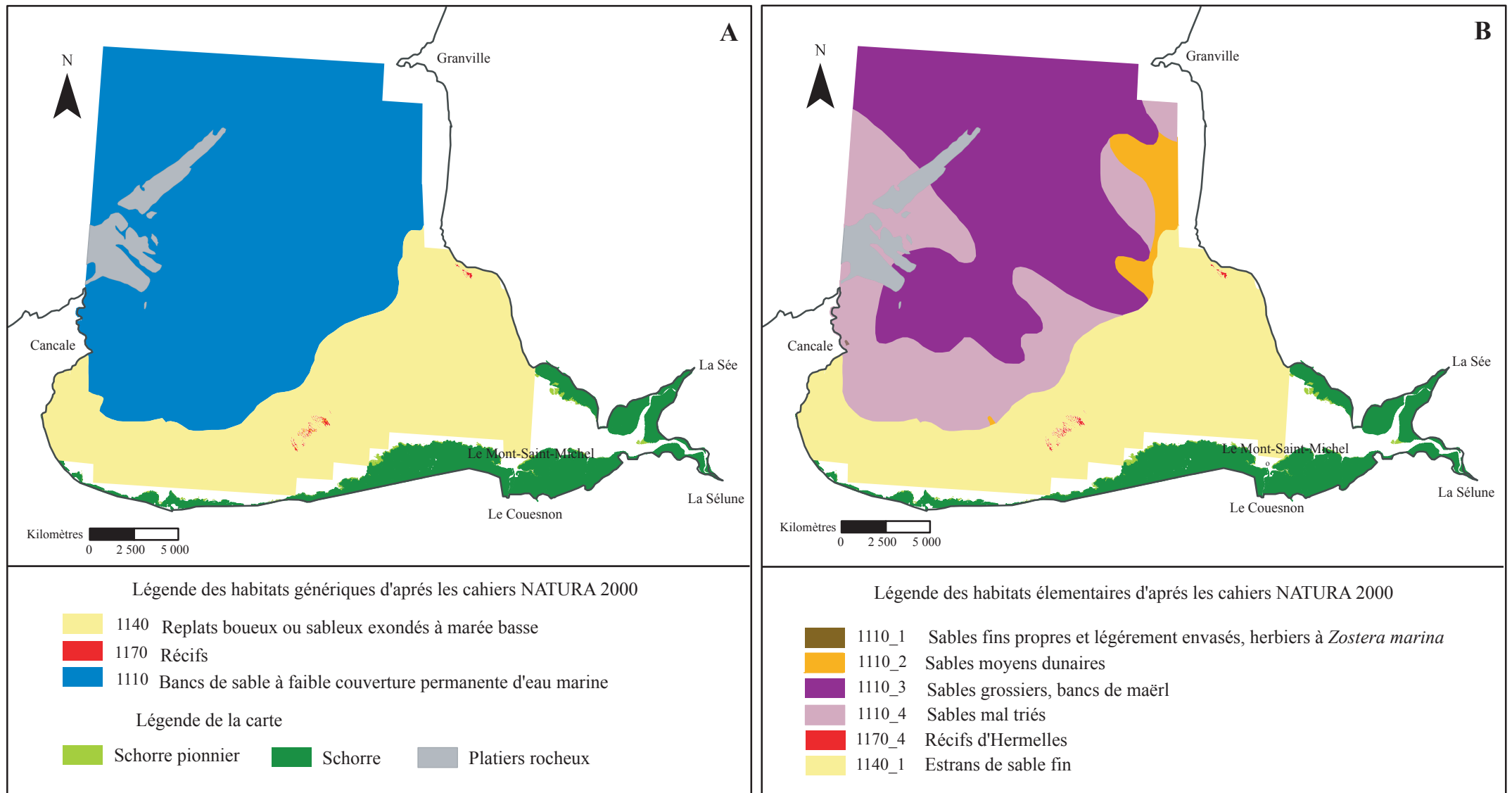


Figure III-4. Cartes des habitats (A) génériques et (B) élémentaires des substrats meubles intertidaux et subtidaux de la baie du Mont-Saint-Michel.

III.2.4. Statuts écologiques selon la Directive Cadre sur l'Eau

La définition du statut écologique (ES) de chacune des stations de la baie du Mont-Saint-Michel nécessite de transposer la valeur calculée d'un indice biotique à l'un des 5 statuts définis par la DCE : (1) élevé ou fort en l'absence de perturbation, (2) bon pour un environnement légèrement perturbé, (3) modéré pour un environnement modérément perturbé, (4) pauvre pour un environnement gravement perturbé et (5) mauvais pour un environnement très gravement perturbé. Les valeurs seuils pour chacun des six indices biotiques précédemment calculés ont été ainsi définies à partir de plusieurs publications récentes propres à chacun des indices utilisés (Labrune et al. 2006, Borja et al. 2007, Dauvin & Ruellet 2007) (Tableau III-3).

Tableau III-3. Valeurs seuils utilisées pour définir les cinq statuts écologiques à partir des valeurs des indices H' (\log_2), BOPA, AMBI, M-AMBI, UK et DK (d'après Borja et al. 2007, Dauvin & Ruellet 2007 et Labrune et al. 2006). Chaque statut est défini par un code couleur.

SE	H'	BOPA	AMBI	M-AMBI	UK	DK
Elevé	$H' > 4$	$0,00000 \leq BOPA \leq 0,06298$	$AMBI \leq 1,2$	$> 0,83$	$> 0,80$	$> 0,80$
Bon	$3 < H' \leq 4$	$0,04576 < BOPA \leq 0,19723$	$1,2 < AMBI \leq 3,3$	$0,62 - 0,83$	$0,65 - 0,80$	$0,60 - 0,80$
Modéré	$2 < H' \leq 3$	$0,13966 < BOPA \leq 0,28400$	$3,3 < AMBI \leq 4,3$	$0,41 - 0,62$	$0,43 - 0,65$	$0,40 - 0,60$
Pauvre	$1 < H' \leq 2$	$0,19382 < BOPA \leq 0,30103$	$4,3 < AMBI \leq 5,5$	$0,20 - 0,41$	$0,20 - 0,43$	$0,20 - 0,40$
Mauvais	$H' \leq 1$	$0,26761 < BOPA \leq 0,30103$	$AMBI > 5,5$	$< 0,20$	$< 0,20$	$< 0,20$

III.3. Résultats

III.3.1. Les Habitats de la Baie du Mont-Saint-Michel

Au total, 3 habitats génériques marins ont été identifiés en baie du Mont-Saint-Michel, dont deux en domaine intertidal (1140 'Replats boueux ou sableux exondés à marée basse' et 1170 'Récifs') et un en domaine subtidal (1110 'Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine') (Figure III-4A). Ceux-ci se subdivisent en différents habitats élémentaires cartographiés sur la Figure III-4B et dont les superficies sont fournies dans le Tableau III-4).

En domaine subtidal, 4 habitats élémentaires ont été observés sur une superficie de 31690,1 ha :

1110-1 : Sables fins propres et légèrement envasés, herbiers à *Zostera Marina*

Cet habitat occupe un espace très réduit à proximité immédiate de la pointe du Grouin à l'ouest de la baie ; la superficie de l'herbier à *Z. marina* est estimée à 3,1 ha ; il s'agit toutefois d'un habitat à forte valeur écologique dans la baie en raison de sa forte diversité et de son rôle potentiel comme nourricerie pour des juvéniles de poissons.

1110-2 : Sables moyens dunaires

Cet habitat correspond à des milieux caractérisés par leur forte mobilité ; il est cantonné à l'extrémité orientale de la baie entre la pointe de Champeaux et celle de Granville et occupe une surface de 1563,4 ha.

1110-3 : Sables grossiers et graviers, bancs de maërl

Cet habitat est le plus important en terme de surface (superficie de 19319,6 ha) et couvre une grande partie du domaine subtidal de la baie ; il est également largement réparti en Manche.

1110-4 : Sables mal triés

D'une superficie de 10804,0 ha, cet habitat occupe une large zone non-découvrante dans la partie occidentale de la baie.

En domaine intertidal, seuls deux habitats élémentaires correspondant chacun à un habitat générique ont été définis sur une superficie prospectée de 17504,8 ha :

1140-3 : Estrans de sable fin

Cet habitat englobe l'essentiel de la zone intertidale prospectée lors de la mission 'Benthomont-III', et couvre une superficie totale de 17443,7 ha ; il s'agit d'un habitat à forte valeur écologique et biologique dont les populations très abondantes de crustacés, polychètes et bivalves constituent une source de nourriture importante pour les poissons et crustacés à marée haute et pour les oiseaux à marée basse.

1170-4 : Récifs d'hermelles

Cet habitat occupe deux zones bien distinctes, l'une au centre de la baie face à la chapelle Sainte-Anne et l'autre à l'extrémité est de la baie près de la pointe de Champeaux. Les deux récifs occupent une superficie de 61,1 ha qui représente la partie colonisée par les vers et non pas le contour externe de l'emprise des formations récifales ; il s'agit d'un habitat

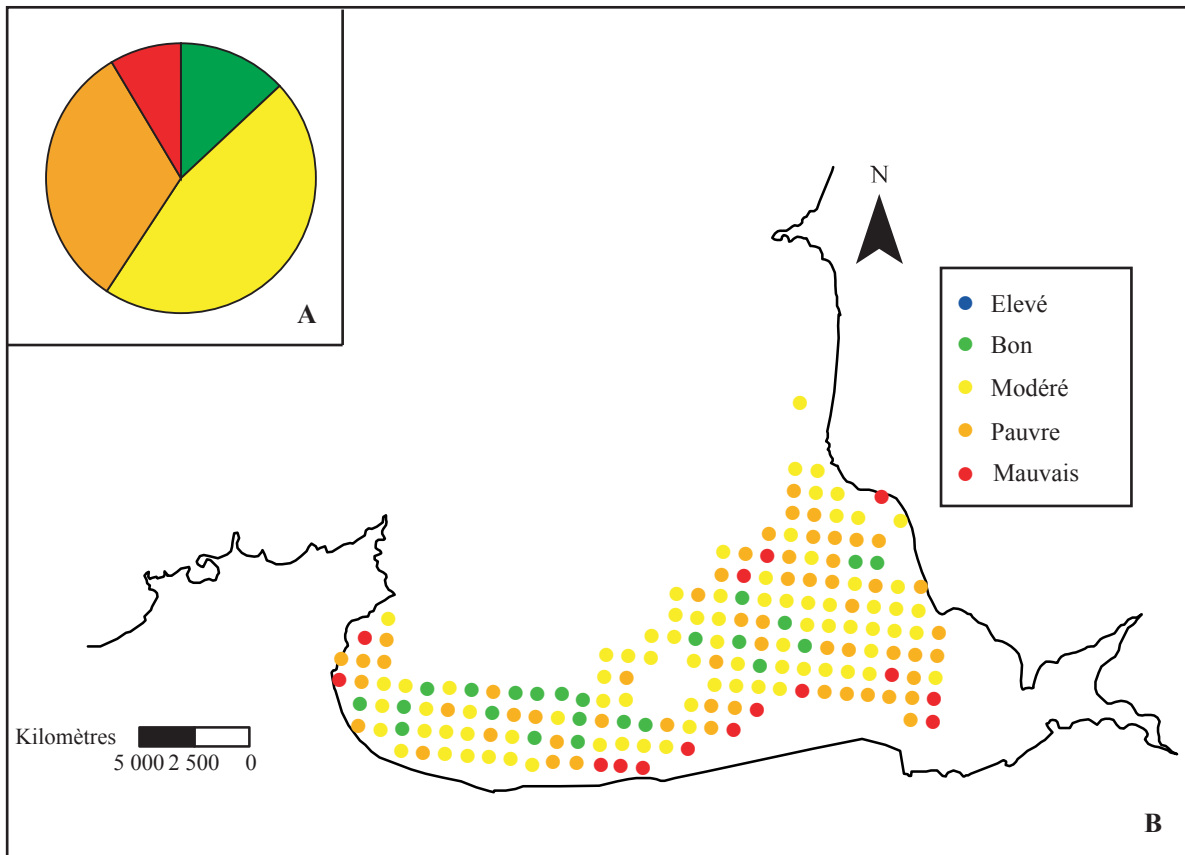


Figure III-5. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H'). (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

très original qui peut jouer un rôle trophique important au regard des densités élevées d'individus.

A ces habitats s'ajoutent environ 3939 ha recouverts par le schorre qui assure la transition avec le domaine continental.

Tableau III-4. Importance des habitats élémentaires cartographiés en baie du Mont-Saint-Michel. Chaque habitat est représenté par une couleur également utilisée sur la carte de distribution des habitats (voir Figure III-4B).

Code	Intitulé	Superficie (ha)	Superficie relative (%)
1110-1	Sables fins propres et légèrement envasés, herbiers à <i>Zostera marina</i>	3,1	0,006
1110-2	Sables moyens dunaires	1563,4	3,178
1110-3	Sables grossiers et graviers, bancs de maërl	19319,6	39,272
1110-4	Sables mal triés	10804,0	21,962
1140-3	Estrans de sable fin	17443,7	35,458
1170-4	Récifs d'hermelles	61,1	0,124
		49194,9	100,0

III.3.2. Le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel

III.3.2.1. Distribution spatiale du statut écologique

Le statut écologique de l'estran de la baie du Mont Saint-Michel varie fortement selon l'indice biotique considéré.

Indice de diversité H'

Les valeurs de l'indice de diversité H' (\log_2) se répartissent essentiellement dans les classes 'Statut écologique modéré' (46,0 %) et 'Statut écologique pauvre' (32,4 %) (Figure III-5A). Sur la base de cet indice, **plus des trois quarts de la baie sont définis comme modérément à gravement perturbés**. La répartition spatiale des stations dont l'état est modéré ou pauvre montre une distribution très étalée sur l'ensemble de l'estran (Figure III-5B). Seuls 13,1 % des stations ont un 'bon' état écologique ; celles-ci se localisent principalement sur le bas de l'estran aussi bien dans le secteur oriental qu'occidental à

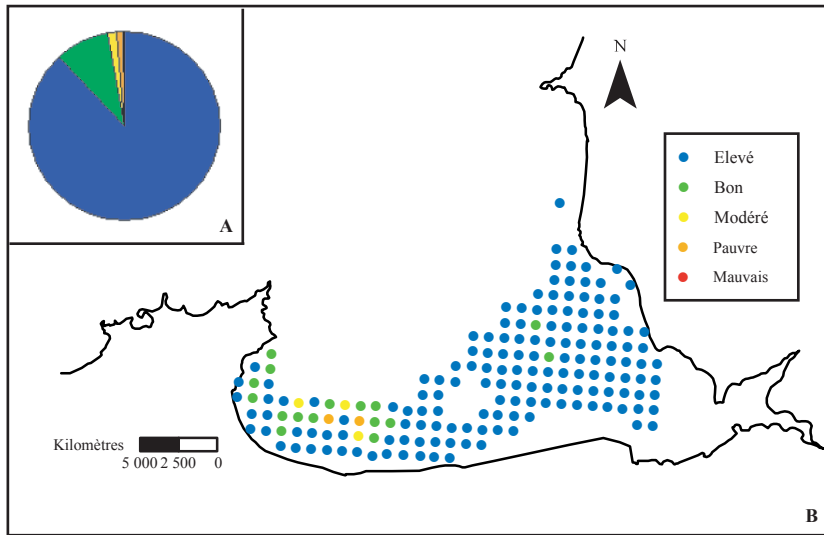


Figure III-6. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice BOPA. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

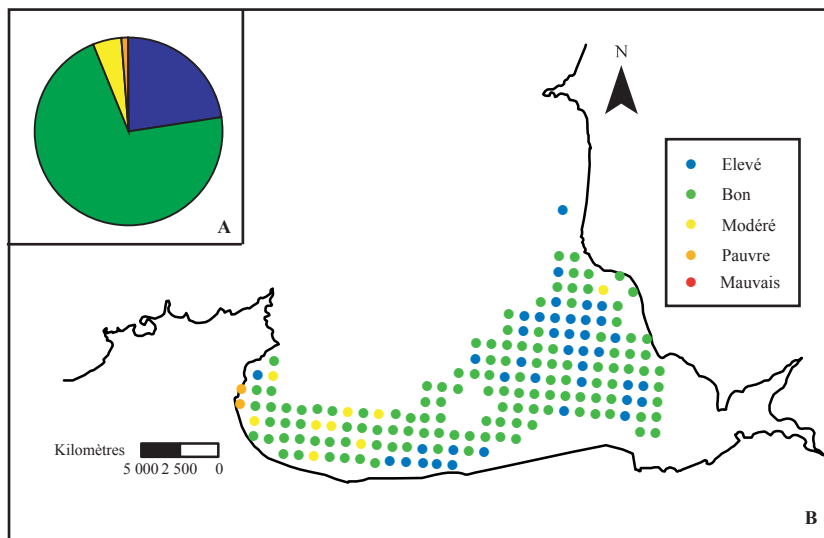


Figure III-7. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice AMBI. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

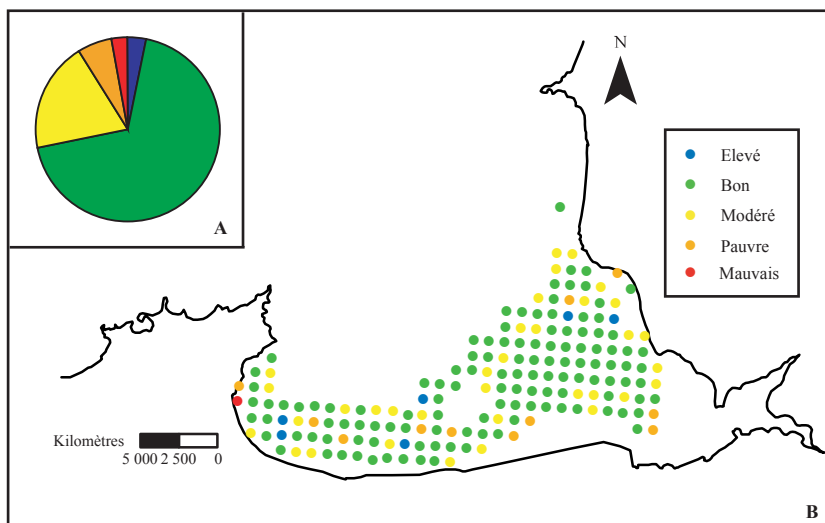


Figure III-8. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice M-AMBI. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

vocation conchylicole (Figure III-5B). A l'inverse, 8,5 % des stations localisées majoritairement à des niveaux bathymétriques élevés sont définies par un 'mauvais' statut écologique ; l'exception concerne deux stations (i.e. stations 93 et 102) situées dans le bas de l'estran de la partie orientale de la baie. La caractéristique de la structure du peuplement benthique associé à ces stations perturbées est la dominance marquée d'une espèce : la station 2 est dominée par les oligochètes, les stations 55, 61, 68, 93 et 102 par le crustacé amphipode *Bathyporeia guilliamsoniana* et les stations 185, 186 et 156 par les *Corophium arenarium*. Au regard de cet indice, aucune station de la baie n'atteint un état écologique 'élevé'.

BOPA

A l'inverse, le calcul de l'indice BOPA indique que plus de 97 % des stations de la baie sont dans un état écologique 'élevé' (i.e. 88%) ou 'bon' (i.e. 9%) (Figure III-6A). La carte de répartition des différents statuts écologiques montrent que les seules cinq stations considérées comme modérément (i.e. 18, 30 et 34) à gravement perturbées (i.e. 27 et 35) sont localisées à proximité des concessions mytilicoles dans l'ouest de la baie (Figure III-6B).

AMBI

A l'instar des indices BOPA, les valeurs AMBI se rattachent en majorité (i.e. 93 %) à des états écologiques 'bon' (i.e. 71 %) ou 'élevé' (i.e. 22 %) (Figure III-7A). Seules 6 % des stations localisées principalement dans la partie ouest de la baie, présentent un état écologique 'modéré' ou 'pauvre' (Figure III-7B). Les indices des deux stations cancalaises 1 et 2, gravement perturbées, traduisent la dominance d'espèces opportunistes dépositores dans les assemblages benthiques.

M-AMBI

La majorité des stations de l'estran présentent des indices M-AMBI révélateurs d'un état écologique 'bon' (i.e. 70 %) ou 'élevé' (3,4 %) (Figure III-8A) qui se distribuent sur l'ensemble de la baie (Figure III-8B). Les autres stations modérément perturbées (i.e. 20 %) et gravement perturbées (i.e. 9 %) se localisent aussi sans réelle préférence sur l'estran. La seule station classée comme très gravement perturbée (i.e. Station 2) est localisée en baie de Cancale et est caractérisée par la nette dominance numérique des oligochètes.

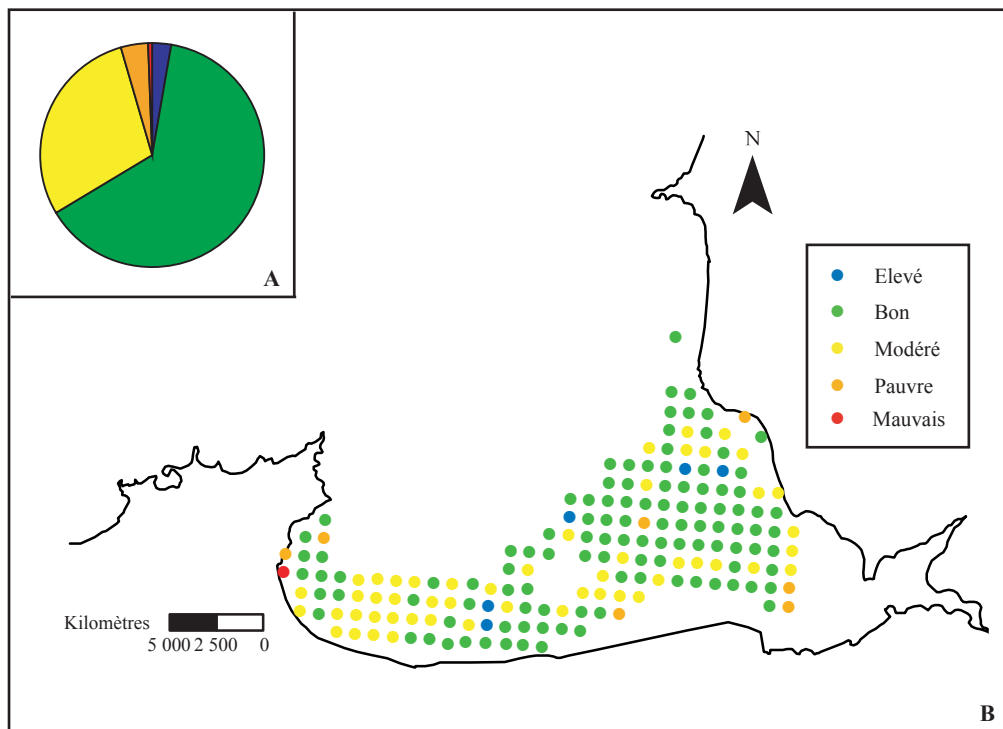


Figure III-9. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice UK. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

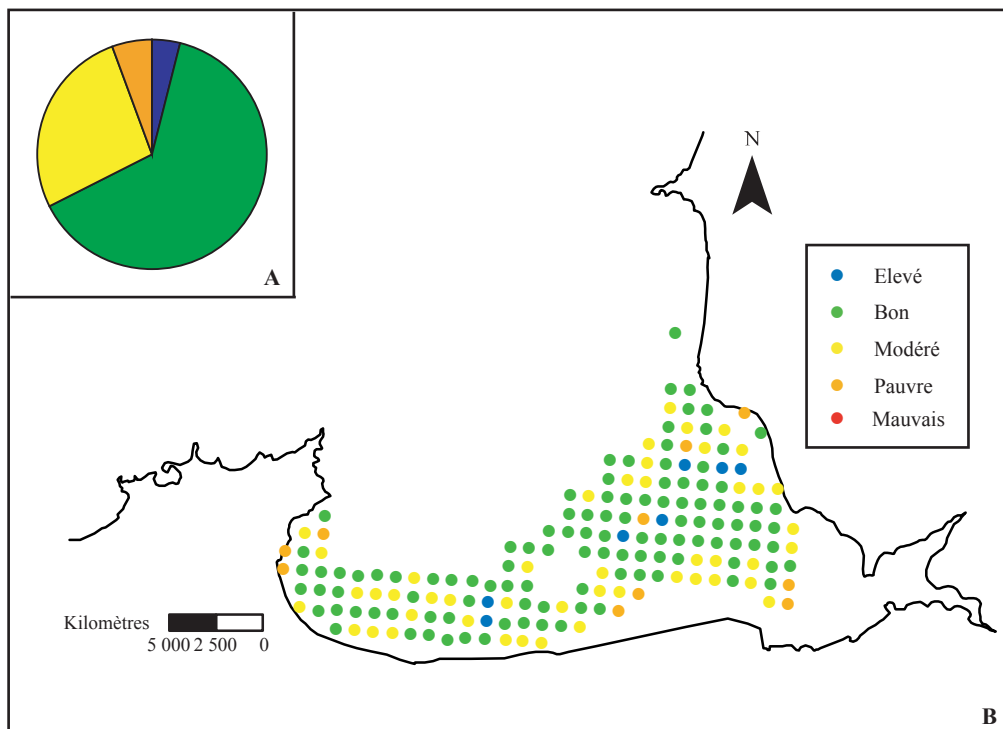


Figure III-10. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice danois DK. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) carte de distribution des statuts écologiques.

Indice anglais UK

Les résultats associés à l'indice anglais UK révèlent de fortes similitudes avec les données M-AMBI : les 2/3 des stations possèdent un statut écologique 'bon' (i.e. 63,6 %) à 'élevé' (i.e. 2,8 %) (Figure III-9A) et se répartissent globalement sur l'ensemble de la baie (Figure III-9B). Une exception notable concerne la zone localisée entre St-Benoit des Ondes et le Vivier sur mer dont les stations présentent surtout un statut écologique modéré. L'état écologique 'pauvre' est observé dans 4,5 % des stations, principalement localisées dans le haut estran, hormis la station 105 situé au centre de la baie. Cette dernière est caractérisée par une richesse spécifique et des abondances très faibles (i.e. $RS = 2$, $N = 6,7 \text{ ind.m}^{-2}$). Comme pour l'indice M-AMBI, seule la station 2 en baie de Cancale possède un statut écologique 'pauvre' (station 2), et sont réparties sur la totalité de la baie du Mont-Saint-Michel.

Indice danois DK

Les états écologiques calculés sur la base de cet indice sont très similaires aux données précédentes. Plus des 2/3 des stations présentent un état écologique 'bon' (i.e. 63,6 %) ou 'élevé' (i.e. 4 %) (Figure III-10A) ; elles se répartissent sur l'ensemble de l'estran (Figure III-10B). Aucune station n'est très gravement perturbée, mais l'état de 26,7 et 5,6 % des stations est respectivement qualifié de 'modéré' et 'pauvre' ; si elles se distribuent sur toute la baie, les stations les plus perturbées se concentrant sur le haut estran et la baie de cancale.

Bien que les équations à la base du calcul de ces trois indices multimétriques (i.e. M-AMBI, indices UK et DK) soient distincts, les résultats qui leur sont associés sont très voisins : la baie est globalement définie par un 'bon' état écologique même s'il existe une variabilité locale.

III.3.2.2. Comparaison des six indices biotiques

L'état écologique de la baie du Mont-Saint-Michel calculé sur la base des 6 indices est très variable. Afin de comprendre les causes de cette variabilité des réponses entre ces indices, nous avons calculé des coefficients de corrélation linéaires entre les valeurs obtenues pour chaque paire d'indices aux 175 stations échantillonnées dans la baie (Tableau III-5). Les corrélations les plus élevées sont observées entre les indices multimétriques, notamment entre le M-AMBI et l'indice UK, et entre les indices UK et DK (i.e. $r_{UK/M-AMBI} = 0,91$; $r_{DK/UK} = 0,89$). A l'inverse, les deux indices BOPA et AMBI reposant sur l'utilisation des groupes écologiques montrent une faible corrélation entre eux (i.e. $r = 0,36$) bien que celle-ci soit significative.

Les combinaisons entre les indices multimétriques et ceux basés sur les groupes écologiques montrent des corrélations souvent faibles et pas nécessairement significatives (Tableau III-5). Ainsi, les coefficients de corrélations entre l'AMBI et les 3 indices multimétriques varient entre -0,27 et -0,74. Ils sont négatifs dans la mesure où les valeurs de l'AMBI augmentent lorsque l'état de santé de l'écosystème se dégrade alors que les valeurs des indices multimétriques diminuent. Le BOPA n'est significativement corrélé qu'à l'indice UK (i.e. $r = -0,20$).

Les valeurs de l'indice de diversité sont toutes corrélées plus ou moins fortement avec les autres indices calculés (Tableau III-5). Toutefois, certaines de ces corrélations telles que les corrélations positives entre H' d'une part et BOPA ou l'AMBI d'autre part traduisent des résultats contradictoires et aberrants. Alors que pour un statut écologique 'élevé', les valeurs de H' sont maximales celles du BOPA et de l'AMBI sont minimales, cela devrait entraîner des corrélations négatives entre le deux familles d'indicateurs.

Tableau III-5. Matrice des coefficients de corrélation linéaire de Pearson entre les six indices biotiques. Les valeurs en gras sont significatives au seuil $p < 0,05$.

Indices	$H' \log 2$	BOPA	AMBI	M-AMBI	UK
BOPA	0,21	1			
AMBI	0,24	0,36	1		
M-AMBI	0,74	0,08	-0,27	1	
UK	0,46	-0,20	-0,74	0,74	1
DK	0,80	-0,01	-0,38	0,91	0,89

III.3.3. Concordance des statuts écologiques fournis par les six indices biologiques

Une autre façon d'appréhender les ressemblances et les divergences dans les réponses fournies par les différents indices est de calculer, pour chaque paire d'indices la concordance des résultats en termes de statuts écologiques. Autrement dit, il s'agit de définir dans quelle proportion les indices apportent des réponses identiques.

Les plus fortes similitudes dans les statuts écologiques identifiés par les différents indices le sont entre les trois indices multimétriques (Tableau III-6). A l'inverse, les plus faibles similitudes sont observées entre les statuts définis par l'indice BOPA et ceux indiqués par les indices multimétriques et H' . A titre d'exemple, moins de 10 % des stations échantillonnées sont classées dans le même statut écologique par le BOPA et n'importe quel indice multimétrique. L'indice de diversité H' classe également les stations dans des statuts écologiques sensiblement différents de ceux fournis par l'AMBI ou les indices

multimétriques. Enfin, environ une station sur deux est rattachée au même statut écologique par l'AMBI et les trois indices multimétriques.

Tableau III-6. Concordance des réponses (en %) fournies par les différents indices biologiques pris par paire en terme de statuts écologiques. Les cinq statuts écologiques définis dans le cadre de la DCE ont été pris en compte.

Indices	H'	BOPA	AMBI	M-AMBI	DK
BOPA	5,1				
AMBI	13,6	31,2			
M-AMBI	19,3	7,9	53,4		
DK	17,0	9,7	53,4	77,3	
UK	22,7	9,1	51,1	69,9	76,7

Les objectifs de la Directive Cadre Eau impliquent à terme que les eaux européennes aient atteint au minimum un statut écologique 'bon' ou 'élevé'. Dans ce contexte, nous avons recalculé les concordances des classements indiqués par les différents indices en ne considérant que deux catégories de stations : celles caractérisées par un bon état écologique (i.e. statuts 'bon' et 'élevé'), celles présentant un état écologique insuffisant au regard de la norme (i.e. statuts 'modéré', 'pauvre' et 'mauvais'). Dans ce cas, le degré de similarité dans les réponses fournies par les différents indices est excellent et excède le plus souvent 90 % (Tableau III-7). Seul l'indice de diversité de Shannon-Weaver se différencie des autres avec un taux de concordance avec les résultats indiqués par les autres indices voisin de 60 %.

Tableau III-7. Concordance des réponses (en %) fournies par les différents indices biologiques pris par paire en terme de statuts écologiques. Seules deux catégories de statuts ont été prises en compte : 'bon-élevé' vs. 'modéré-pauvre-mauvais'.

Indices	H'	BOPA	AMBI	M-AMBI	DK
BOPA	59,1				
AMBI	60,8	97,7			
M-AMBI	64,2	92,6	94,3		
DK	64,2	93,2	96,6	97,7	
UK	64,8	94,3	95,4	96,0	98,9

III.4. Discussion

Les données acquises lors des travaux de recherche menés au sein du Chantier PNEC 'Baie du Mont-Saint-Michel' en terme de description des peuplements benthiques intertidaux et subtidaux ou de distribution des sédiments superficiels offrent l'opportunité de mener une réflexion sur le transfert des connaissances du scientifique vers le gestionnaire au regard des directives européennes établies en matière environnementale.

III.4.1. Les habitats benthiques et la typologie « Natura 2000 » en baie du Mont-Saint-Michel

L'élaboration des « Cahiers d'habitats » est issue de la volonté de définir des habitats européens tout en prenant en compte les spécificités existantes à l'échelle de la France, voire d'une région. La classification Natura 2000 se base essentiellement sur les conditions physiques du milieu en accordant une place prépondérante à la bathymétrie, à l'intensité hydrodynamique ou à la nature des sédiments. Alors que les associations d'espèces résultent en outre d'interactions biotiques (prédation, compétition pour la ressource, facilitation, inhibition...), celles-ci ne sont pas prises en compte dans la déclinaison de la typologie des habitats. Seules quelques espèces indicatrices sont mentionnées dans les fiches détaillant les habitats élémentaires. Or, l'absence d'une espèce indicatrice ne révèle pas nécessairement un changement radical d'habitat. A titre d'exemple, il est tout à fait possible d'identifier une communauté à *Macoma balthica* sans pour autant trouver l'espèce *M. balthica*. A l'inverse, la présence d'un espèce n'indique pas spécifiquement à elle seule la nature de l'habitat prospecté, celle-ci pouvant uniquement traduire des conditions locales particulières. Par ailleurs, la dénomination des habitats génériques et élémentaires est le plus souvent assez ambiguë comme nous pouvons le détailler maintenant pour les principaux habitats rencontrés dans la baie :

(1) Code 1140 : 'Replats boueux ou sableux exondés à marée basse'

Il s'agit là d'une traduction malheureuse et inadaptée des termes anglais 'mudflat' et 'sandflat' jamais utilisé par la communauté des écologistes marins français. D'autre part, elle est à même de générer des confusions dans la mesure où la signification du terme 'replat' en géomorphologie est bien différente de celle supposée dans le contexte de la typologie Natura 2000. En géomorphologie, un replat indique la partie en terrasse d'une pente. D'autre part, une confusion peut exister avec l'habitat 1110 'Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine'. Alors que la dénomination de l'habitat '1140' incite à y rattacher l'ensemble de la zone intertidale, il est stipulé dans la définition de cet habitat que la zone de saturation en eau correspondant à la partie émergée de l'étage infralittoral lors des basses mers moyennes et de vives eaux en est exclus et doit être rattachée à l'habitat '1110'. La délimitation pas toujours nette entre la zone de rétention et la zone de saturation en terme de peuplement benthique peut ainsi conduire à des erreurs de nomenclature. Ce problème s'est posé dans la cadre de notre étude où nous avons rattaché à l'habitat '1140' les deux principaux peuplements observés sur l'estran de la baie : le peuplement dominé par *Bathyporea guilliamsoniana*, *Corophium arenarium*, *Macoma balthica* et *Cerastoderma*

edule, et le peuplement dominé par *Abra alba*, *Mediomastus fragilis*, *Goniadella bobrezkii* et *Nephtys hombergii*. Enfin, cet habitat ne s'applique pas aux vases intertidales telles que décrit en baie de Cancale au prétexte qu'un tel habitat est extrêmement rare en dehors des zones sous influence estuarienne.

(2) Code 1140-3 : 'Estrans de sable fin (façade atlantique)'

La gamme granulométrique de cet habitat élémentaire va des sédiments fins aux graviers et cailloutis ce qui est au-delà de la définition *sensu stricto* de l'habitat générique 'replats boueux et sableux'.

(3) Code 1110 : 'Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine'

Le terme « banc » indique que ce 'modèle' est mobile, ce que ne laisse pas clairement entendre la définition proposée et qui la laisse libre en terme d'interprétation.

(4) Code 1110-1 : 'Sables fins propres et légèrement envasés, herbiers à *Zostera marina*'.

Les herbiers à *Zostera marina* sont décrits comme appartenant aux sables fins propres et légèrement envasés alors que le spectre granulométrique est très large pour cette espèce et ne se limite certainement pas aux sables fins (Larkum et al. 2006).

(5) Code 1110-2 : 'Sables moyens dunaires'

Ils regroupent les bancs de sédiments grossiers très mobiles et les dunes hydrauliques caractérisés par peu d'espèces très adaptées (*Ammodytes* sp., *Armandia polyophtalma*, *Goniadella bobrezkii*, *Spisula ovalis*...). Toutefois, dans la fiche de cet habitat, la description des espèces indicatrices inclue aussi des espèces caractéristiques des sédiments moyens, grossiers voire graveleux comme *Goodallia triangularis*/*Glycymeris glycymeris*/*Paphia rhomboides* qui correspondent davantage à l'habitat élémentaire 1110-3 'Sables grossiers et graviers, bancs de maerl'. De plus, il existe une forte hétérogénéité de la faune au sein de cet habitat que nous n'avons pas illustré volontairement sur la carte de distribution des habitats ; en effet, les assemblages benthiques diffèrent de manière marquée entre la crête et le creux d'une dune hydraulique : le haut de dune correspond bien aux espèces décrites dans l'habitat élémentaire 1110-2 mais le creux, associé à des sédiments hétérogènes plus envasés, se rattacherait sans aucun doute à l'habitat élémentaire 1110-4 'Sables mal triés'.

(6) Code 1110-3 : 'Sables grossiers et graviers, bancs de maerl'

Les assemblages de la baie du Mont-Saint-Michel se rattachant à cet habitat constituent en fait un faciès d'appauvrissement climatique de la communauté des sédiments sablo-graveleux à *Glycymeris glycymeris* du centre de la Manche qui s'accroît au fur et à mesure que l'on pénètre dans le golfe Normano-Breton (Retière 1979).

Tableau III-8. Proposition de correspondance entre les typologies NATURA 2000 et EUNIS pour les habitats cartographiés sur l'ensemble de la baie du Mont-Saint-Michel.

Typologie NATURA 2000		Typologie EUNIS		
Code	Intitulé	Niveau	Code	Intitulé
1110-1	Sables fins propres et légèrement envasés, herbiers à <i>Zostera marina</i>	4	A5.23 A5.24 A5.53	Infralittoral fine sand Infralittoral muddy fine sand Sublittoral seagrass beds
1110-2	Sables moyens dunaires	4	A5.23	Infralittoral fine sand
1110-3	Sables grossiers et graviers, bancs de maërl	4	A5.12 A5.13 A5.51	Infralittoral coarse sand Circalittoral coarse sand Maerl beds
1110-4	Sables mal triés	4	A5.43	Infralittoral mixed sediments
1140-3	Estrans de sable fin	4	A2.23 A2.24 A2.33	Polychaete/amphipod-dominated fine sand shores Polychaete/amphipod-dominated muddy sand shores Marine mud shores
1170-4	Récifs d'hermelles	4	A2.71	Littoral [Sabellaria] reef

(7) Code 1110-4 : ‘Sables mal triés’

Si les espèces indicatrices de cet habitat sont plutôt des espèces sabulicoles relativement ubiquistes sur le plan des exigences édaphiques (*Abra alba*, *Corbula gibba*, *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis*), il est fortement structuré en baie du Mont-Saint-Michel par l'espèce ‘ingénieur’ invasive *Crepidula fornicata*. Dans ce secteur de la Manche, il ne serait pas inintéressant d'en distinguer les fonds, cette espèce constituant son propre biotope avec son propre cortège faunistique.

Actuellement, la référence européenne de classification des habitats pour les domaines terrestres, dulçaquicoles et marins est la classification européenne **EUNIS** (European Nature Information System), développée en remplacement de la classification CORINE Biotopes pour harmoniser la description et l'inventaire des données sur les habitats en Europe site web : <http://eunis.eea.europa.eu>). Le principe de cette typologie repose sur un classement hiérarchique des habitats. En domaine marin (niveau 1), différents niveaux de précision sont décrits allant d'une simple distinction entre les types ‘milieux rocheux’ ou ‘milieux meubles’ (niveau 2), à l'intégration de paramètres tels que le mode d'exposition et le type de substrat (niveau 3), la notion de groupement fonctionnel d'habitats (niveau 4) jusqu'à l'identification précise des peuplements benthiques définis par la présence d'espèces dominantes ou de groupes d'espèces caractéristiques (niveaux 5 et 6).

Dans la présente étude, nous avons tenté dans la mesure du possible de faire correspondre les habitats précédemment définis par les cahiers d'habitats NATURA 2000 avec la typologie EUNIS afin de rechercher les avantages potentiels de cette dernière (Tableau III-8). En se focalisant dans un premier temps uniquement sur le niveau 4 de la typologie EUNIS, nous constatons que celle-ci apporte pour certains habitats plus de détails et de précision. Alors qu'il existe une correspondance directe pour certains habitats (ex : récifs d'hermelles), d'autres habitats de la typologie NATURA 2000 se trouvent subdivisés en deux ou trois, séparant ainsi certains habitats remarquables. A titre d'exemple, l'habitat 1140-3 ‘Estrans de sable fin’ peut être séparé en 3 habitats distincts dans la typologie Eunis permettant de mieux rendre compte des gradients sédimentaires observés dans la baie. Pour l'habitat 1110-3 ‘Sables grossiers et graviers, bancs de maërl’, les bancs de maërl sont individualisés dans la typologie EUNIS. Il en est de même pour les herbiers de l'habitat 1110-1 ‘Sables fins propres et légèrement envasés, herbiers à *Zostera marina*’. Il convient cependant de noter que l'herbier infralittoral à *Zostera* ne ressort dans la typologie EUNIS qu'au niveau 5.

L'utilisation des niveaux 5 et 6 de la typologie EUNIS permettrait alors d'aboutir à une description très fine des habitats de la baie du Mont-Saint-Michel, en particulier en ce qui concerne la zone intertidale pour laquelle les différents habitats listés ci-dessous pourraient être proposés au regard des caractéristiques du sédiment et des assemblages faunistiques mis en évidence dans le chapitre 2 :

- A2.2313 '*Nephtys cirrosa*-dominated littoral fine sand'
- A2.242 '*Cerastoderma edule* and polychaetes in littoral muddy sand'
- A2.244 '*Bathyporeia pilosa* and *Corophium arenarium* in littoral muddy sand'
- A2.245 '*Lanice conchilega* in littoral sand' pour rendre compte de la banquette à *Lanice* décrite par Godet et al. (2008)

D'autre part, pour les sédiments hétérogènes, elle offre la possibilité d'individualiser un habitat caractérisé par la présence de crépidule : A5.431 '*Crepidula fornicata* with ascidians and anemones on infralittoral coarse mixed sediment'.

A l'heure actuelle, la démarche entreprise par le programme NATURA 2000 afin de préserver la faune, la flore et les habitats, est un outil essentiel pour pallier aux problèmes de gestion et de conservation du patrimoine naturel à l'échelle de l'Union Européenne. Par rapport aux Cahiers d'habitats, la mise en place de la typologie EUNIS s'avère être une avancée indéniable résolvant un certain nombre d'ambiguïtés dans la définition des habitats. Elle génère évidemment d'autres difficultés d'interprétation comme la difficulté à représenter les sables infralittoraux de la typologie EUNIS avec les habitats de sables fins propres et sables moyens dunaires définis dans la typologie 'Cahiers d'habitats'. Il est bien évident qu'uniformiser et mettre en place une nomenclature qui définira le plus justement possible les divers habitats Européen nécessitera de longues années d'expérience et de concertation entre les divers états membres, ne serait ce que pour s'accorder sur le vocabulaire (Dauvin et al. 2008). Par ailleurs, l'une des étapes les plus délicates – outre le coût financier nécessaire pour ce type de projets – réside dans la divergence des perceptions des différents acteurs scientifiques, gestionnaires ou politiciens. Alors que certains se soucient d'une connaissance approfondie et minutieuse d'un habitat ciblé, d'autres chercheront à extrapoler l'information et la synthétiser au maximum. Dans la mesure où il n'est pas envisageable de mettre en place une typologie adaptée à chaque micro-habitat et ce à l'échelle de toute l'Europe, typologie parfaitement inutile et inexploitable, un équilibre est nécessaire entre un manque ou un excès

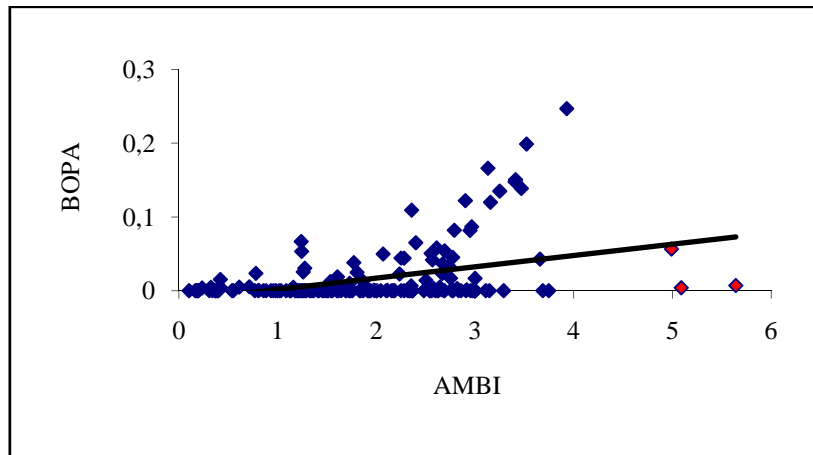


Figure III-11. Limite d'utilisation de l'indice BOPA (Dauvin & Ruellet 2007) à travers l'exemple d'une régression linéaire entre celui-ci et l'indice AMBI. Les points indiqués en rouge renferment de fortes abondances en oligochètes classées comme opportunistes et que l'indice BOPA n'intègre pas dans son calcul.

de précision. La structure hiérarchisée de la typologie EUNIS représente ainsi un réel avantage permettant de fixer un niveau de précision en fonction de l'échelle de l'étude.

Face à la destruction des habitats, l'urgence actuelle est d'avoir un maximum d'informations sur les divers habitats d'Europe, pour lesquels des mesures de concertation doivent être établies, faisant appel à des spécialistes de disciplines à la fois diverses et complémentaires. Cette approche permettra de corriger les ambiguïtés associées aux cahiers d'habitats NATURA 2000, et de développer une typologie plus fine telle que la norme EUNIS, toujours en évolution. Il convient néanmoins de souligner que la cartographie des habitats ne représente qu'une étape préliminaire à la définition d'une politique de gestion ou de conservation. Une question centrale est alors : Quel habitat préservé en priorité ? Selon quels critères ?

III.4.2. Quel est le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel ? Quelle est la pertinence des indices biologiques utilisés ?

Basés sur la méthode des groupes écologiques, les indices AMBI et BOPA définissent la baie du Mont-Saint-Michel dans un état écologique 'bon' et/ou 'élevé' pour une grande majorité des stations. En comparaison avec l'indice BOPA, l'indice AMBI semble apporter un classement moins biaisé du statut des stations de la baie. Alors que l'AMBI permet de relever la présence d'espèces opportunistes ou tolérantes à un enrichissement en matière organique dans certaines stations du bas et du haut estran, la sensibilité de l'indice BOPA semble inférieure : seules 5 stations perturbées sont identifiées par ce dernier. L'avantage principal du BOPA est la facilité de son application qui peut alors être réalisée par une personne ne disposant pas d'un bagage important en taxinomie. Il repose ainsi sur le concept de suffisance taxonomique selon lequel une identification des organismes jusqu'au niveau spécifique n'est pas nécessaire pour détecter une perturbation, les espèces d'un même genre ou d'une même famille répondant de manière identique à une perturbation (Dauvin et al. 2003b, Dauvin & Ruellet 2007). A titre d'exemple, un argument avancé par Dauvin & Ruellet (2007) pour justifier l'utilisation de l'indice BOPA est que l'ensemble des amphipodes hormis ceux du genre *Jassa* sont classés dans le groupe EGI 'Espèces sensibles aux perturbations' alors que les polychètes opportunistes appartiennent aux groupes EG5 et EG6. L'inconvénient majeur de l'indice BOPA est cependant qu'il ne tient pas compte des autres taxons opportunistes qui peuvent être abondants tels que les oligochètes ; il tend donc à surestimer la qualité écologique de certaines stations par rapport à l'AMBI (Figure III-11). A titre d'exemple, l'état écologique des stations 1 et 2 dominées par des oligochètes passe du statut

‘élevé’ avec l’indice BOPA au statut ‘pauvre’ avec l’indice AMBI, traduisant une pollution organique locale. A ces deux stations, les oligochètes représentaient respectivement 69,7 et 87,1 % contre 0,9 et 1,6 % pour les polychètes opportunistes. D’autre part, le BOPA a été mis en place dans un premier temps pour détecter les perturbations engendrées par des pollutions aux hydrocarbures dans des habitats où les amphipodes étaient abondants et constituaient un groupe zoologique particulièrement sensible (Dauvin 1987, Dauvin 1998, Gómez Gesteira & Dauvin 2000, Dauvin & Ruellet 2007). Or, il existe de nombreux habitats côtiers, intertidaux ou subtidaux, dans lesquels les amphipodes sont peu abondants sans que cela trahisse une quelconque perturbation. Ces deux indices basés sur les groupes écologiques donnent donc des informations complémentaires qui ne sont pas toujours comparables (Blanchet et al. 2008, Bakalem et al. 2009) même s’il semble que la vision générale de la baie fournie par le BOPA soit trop optimiste.

A l’inverse de l’indice BOPA, **l’indice de diversité de Shannon-Weaver (H’)** tend vraisemblablement à sous-estimer l’état écologique de l’ensemble de l’estran de la baie du Mont-Saint-Michel classé en état ‘modéré’ ou ‘pauvre’. Ne tenant compte que du nombre d’espèces et de leur abondances, cet indice n’a aucune capacité à différencier les zones non anthropisées mais faiblement diversifiées en réponse aux fortes contraintes environnementales ‘naturelles’ (durée d’émersion, instabilité sédimentaire...), des zones anthropisées par un excès de matière organique qui favorise la cohabitation de nombreuses espèces opportunistes. La majorité des assemblages benthiques de l’estran de la baie du Mont Saint-Michel sont naturellement oligospécifiques, particulièrement en haut d’estran. Dans les cas extrêmes, la macrofaune est dominée par un très petit nombre d’espèces très adaptées à de longues périodes d’émersion et aux stress thermo-halins (ex : *Corophium arenarium*, *Macoma balthica*...). A l’inverse, les peuplements de bas niveaux, au sein ou en dehors des installations conchylicoles, associés à des sédiments hétérogènes envasés, se retrouvent classés par cet indice en état écologique ‘bon’ en dépit de la présence potentielle d’espèces opportunistes. L’inadéquation de l’indice de diversité H’ à rendre compte de l’état de santé d’un écosystème comme l’atteste la corrélation positive entre H’ et l’AMBI avait déjà été souligné pour les peuplements benthiques de l’estuaire du Mondego (Salas et al. 2004) ou du Golfe du Lion (Labruno et al. 2006). Plus récemment, Blanchet et al. (2008) ont montré une corrélation positive entre l’indice H’ et la proportion de sédiments fins, les peuplements inféodés à ce milieu étant souvent plus riches. Ces mêmes auteurs expliquent ainsi le mauvais classement de certains sites par l’absence d’intégration de paramètres écologiques propres à

l'habitat qui rendraient compte de leur véritable statut écologique. Ils considèrent ainsi que l'utilisation de l'indice H' est inadaptée dans les fonds de baies et les estuaires. Il en est de même dans les systèmes lagunaires soumis aux très fortes contraintes thermohalines. En Méditerranée, Magny et al. (2009) ont mis en évidence une corrélation négative entre l'indice H' et la salinité, l'état écologique se dégradant au fur et à mesure que la salinité augmente. **Nous pouvons donc conclure que l'indice de Shannon-Weaver doit être écarté de toute démarche d'évaluation du statut écologique de systèmes caractérisés par de forts gradients environnementaux, comme c'est le cas en baie du Mont Saint-Michel.**

C'est dans ce contexte que plusieurs auteurs ont proposé de prendre en compte simultanément plusieurs paramètres caractéristiques d'un peuplement et d'exclure toute utilisation d'indices univariés afin d'analyser au mieux les eaux de transitions et de leur attribuer la plus juste évaluation écologique (Salas et al. 2006, Bouchet & Sauriau 2008, Puente et al. 2008). **En appliquant ces méthodes multimétriques (M-AMBI, DK et UK), nous avons défini majoritairement la baie du Mont-Saint-Michel dans un état écologique 'bon'**. Néanmoins, les secteurs de la baie classés en états 'pauvre' et 'mauvais' correspondent aux assemblages de haut niveau qui se rattachent à la communauté à *Macoma balthica*, naturellement très contrainte par les facteurs environnementaux. Les effets relatifs à la diversité et aux groupes écologiques semblent transparaître des résultats obtenus par le calcul de ces indices. En effet, la présence d'espèces opportunistes et/ou la dominance numérique d'un très petit nombre d'espèces, classent les sites comme pollués ou très pollués. Autant la présence d'oligochètes ou de vers Capitellidae atteste très justement d'un enrichissement en matière organique dans ces zones, autant la structure géométrique d'un assemblage (Ricklefs & Miller 2005) caractéristique d'un stade pionnier dans la succession écologique (Frontier & Pichod-Viale 1993) n'est pas directement indicatrice d'un 'mauvais' état écologique. Il semble que l'application des indices multimétriques est inadaptée pour les assemblages en limite du domaine supralittoral, connu pour être soumis à de forts stress thermohalins qu'un nombre limité d'espèces est à même de tolérer, de part l'importance que revêt la mesure de la diversité dans le calcul de ces indices.

III.4.3. Comparaison des statuts écologiques entre les différents indices

Malgré une tendance générale qui classe la baie du Mont-Saint-Michel dans un '**bon**' état écologique, **l'observation récurrente de cette étude indique une grande variabilité locale de la définition du statut écologique selon l'indice biologique utilisé.** En effet, qu'il

s'agisse d'indices univariés basés sur la diversité ou les groupes écologiques, ou d'indices multivariés, la classification attribuée à chacun des sites prospectés est hautement variable, le pourcentage de concordance fluctuant entre moins de 10 % (i.e. BOPA et indices multimétriques ou H') et presque 80% (i.e. DK et MAMBI ou UK). Ce résultat corrobore ceux de Borja et al. (2007) qui ont également obtenus de fortes corrélations entre les indices M-AMBI, DK et UK le long des côtes européennes, du nord de l'Espagne jusqu'à la Norvège.

La qualité écologique estimée sur un site de l'estran de la baie semble difficile à évaluer car il n'y a pas d'analogie entre les données produites par les différentes méthodes. Les raisons complexes semblent reliées (1) à l'hétérogénéité spatiale de la nature et de l'intensité des contraintes environnementales et (2) au degré de sensibilité de chaque indice, fonction de sa capacité à distinguer les stress environnementaux naturels et/ou anthropiques.

Les contraintes environnementales qui structurent le système baie du Mont-Saint-Michel, à l'interface entre les eaux côtières et estuariennes, sont diversifiées, intenses et principalement d'origine naturelle. En effet, dans le précédent chapitre, nous avons clairement montré que les peuplements macrobenthiques intertidaux se distribuaient principalement en réponse aux forts gradients environnementaux, bathymétrique et hydrosédimentaire, et que le rôle des activités conchylicoles était mineur à l'échelle d'observation de notre étude. Ainsi, les caractéristiques intrinsèques de la baie, à la fois physiques (ex : exposition aux courants de marée, mobilité/texture sédimentaire, rythmicité et amplitude de la marée...) et chimiques (ex : température et salinité de l'eau, turbidité...), affectent le compartiment benthique à différentes échelles spatiales, auxquelles se surimposent des effets anthropiques concentrés dans sa partie occidentale.

A l'exception de l'indice BOPA créé à l'origine pour détecter des perturbations de type catastrophique à la suite d'une marée noire, les autres indices sont basés sur le modèle conceptuel de Pearson & Rosenberg (1978) qui décrit les phases successives de réponses des peuplements macrobenthiques à un enrichissement croissant de matière organique. Il serait donc logique qu'il y ait une cohérence des états écologiques déterminés par ces indices ; ce n'est malheureusement pas ce que nous observons à l'échelle d'une station d'étude. Des conclusions similaires ont déjà été émises à la suite d'approches comparatives de multiples indices biologiques menées dans des sites variés : baies algériennes (Bakalem et al. 2009), golfe du Lion (Labruno et al. 2006), baies et lagons de la côte tunisienne (Afli et al. 2008), estuaire de Mondego (Portugal) (Pinto et al. 2009) et baie de Chesapeake (Etats-Unis) (Borja et al. 2008). Dernièrement, Blanchet et al. (2008) ont souligné le manque de sensibilité de certains indices, pourtant présélectionnés par la Directive Européenne qui les considère

potentiellement satisfaisants pour répondre à ses attentes. Ils mettent ainsi en exergue, sur la base de recherches menées dans le bassin d'Arcachon et dans l'estuaire de la Seine, les imperfections et les manques de pertinence et de robustesse de ces indices pour évaluer l'état de santé d'écosystèmes côtiers. Ces biais sont particulièrement évidents dès que l'on s'intéresse aux habitats semi-fermés ou aux eaux de transition qui sont souvent naturellement 'stressés'. Les eaux de transitions comme les zones intertidales sont souvent caractérisées par une faible richesse spécifique et la dominance numérique de quelques espèces très tolérantes aux multiples stress naturels qui structurent ces systèmes (Muniz et al. 2005, Chainho et al. 2006, McLusky & Elliot 2007, Borja et al. 2008, Puente et al. 2008, Pinto et al. 2009). En outre, ce manque de sensibilité soulève la difficulté de certains indices à différencier les sources de perturbations naturelles telles que les variations de salinité et de température, des perturbations engendrées par l'homme tels que les rejets urbains, industriels ou autres (Diaz et al. 2004, Muniz et al. 2005, Puente et al. 2008, Zettler et al. 2008).

III.4.4. Comment homogénéiser les statuts écologiques entre les indices ?

Afin de pouvoir répondre aux exigences de la DCE, plusieurs solutions ont été proposées pour diminuer ce manque de cohérence des évaluations écologiques lié aux divers indices. Le premier point est la nécessité de prendre en compte des conditions de références propres à chaque habitat qui apporteront une information cruciale sur les paramètres écologiques qui le structurent. Cette démarche est celle que nous avons entreprise dans la mise en œuvre des indices multimétriques en différenciant les deux principaux peuplements de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel. Le second est un besoin d'exercices d'intercalibration afin de réajuster les limites attribuées à chaque indice dès lors qu'il s'agit d'un habitat 'particulier' (ex : systèmes stressés naturellement tel que les estuaires) (Borja et al. 2007). Si la mise en œuvre de la DCE repose bien sur la différenciation de 5 statuts écologiques, l'objectif de cette directive est avant tout que l'ensemble des masses d'eau conservent ou retrouvent un bon état écologique d'ici 2015. De manière plus pragmatique du point de vue du gestionnaire, nous avons procédé dans la présente étude à la fusion de certaines classes (i.e. élevé-bon et modéré-pauvre-mauvais) selon ce critère. Une telle fusion apporte alors une nette amélioration dans l'homogénéité des réponses fournies par les différents indices, particulièrement lorsque ceux-ci se rattachent à des catégories différentes (ex : groupe écologique vs. indices multimétriques). A titre d'exemple, les concordances des réponses proposées par les trois indices multimétriques variaient initialement entre 70 % et 77 % ; le regroupement des classes de statuts écologiques en deux catégories a permis

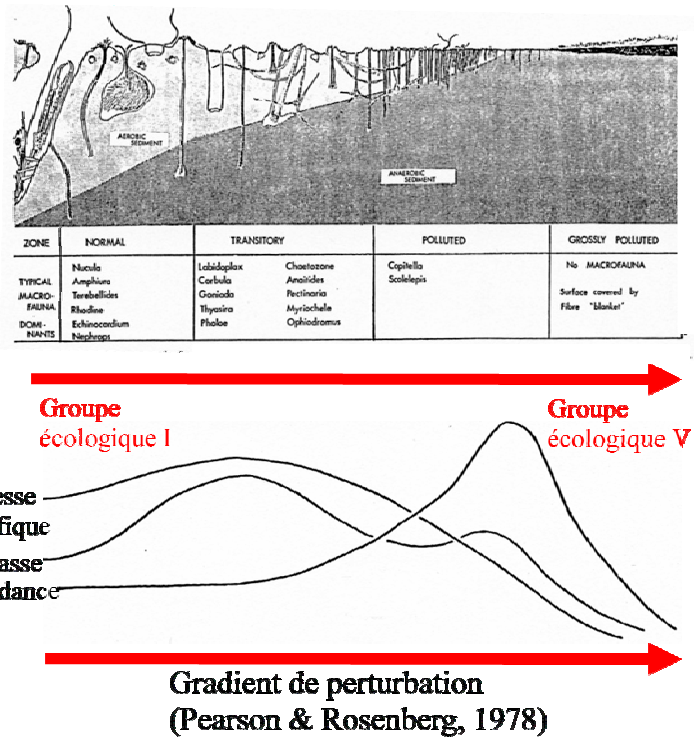


Figure III-12. Modèle général des effets de l'enrichissement en matière organique sur la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse des organismes benthiques d'après Pearson & Rosenberg (1978), ainsi que sur les cinq groupes écologiques.

d'augmenter ces pourcentages de concordance à plus de 96 %. D'autre part, cette manipulation a permis d'augmenter la concordance entre l'indice AMBI et les indices multimétriques d'environ 50 % à plus de 94 %.

Le calcul des corrélations linéaires entre les trois indices multimétriques et les autres indices univariés n'a pas abouti à des valeurs élevées des coefficients de corrélation, suggérant qu'une révision des limites des classes écologiques de chaque indice lors d'un exercice d'intercalibration ne suffira pas à effacer l'hétérogénéité des réponses données en terme de statut écologique. Un point important à soulever dans le calcul de ces indices multimétriques est que les changements de structure des communautés benthiques en termes d'abondance, de richesse spécifique mais aussi de groupes écologiques en réponse à un enrichissement en matière organique n'évoluent pas de manière linéaire (Pearson & Rosenberg 1978) (Figure III-12). Le long du gradient d'enrichissement, les différents groupes écologiques se succèdent de manière continue depuis les espèces sensibles dans les zones non polluées vers des espèces de plus en plus tolérantes à un enrichissement en matière organique jusqu'aux espèces opportunistes dans les cas les plus extrêmes. Au contraire, les abondances ou la richesse spécifique ne varient pas linéairement avec l'intensité de la perturbation. Ainsi, la richesse spécifique n'est pas maximale lorsque le système est non perturbée mais au contraire lorsqu'il est soumis à une légère perturbation. Pour leur part, les abondances sont souvent faibles dans un système peu perturbé et sont maximales dans un environnement pollué où dominant les espèces opportunistes. Or, à titre d'exemple, de fortes densités tendent à faire augmenter la valeur de l'indice UK.

Bien que de nombreux auteurs recommandent une approche multimétrique (Dauvin 2007, Muxika et al. 2007, Puente & Diaz 2008, Bakalem et al. 2009), nos résultats montrent que ces indices ne sont pas particulièrement satisfaisants. S'il ne s'agit pas là de réfuter leur philosophie qui vise à prendre en compte différents descripteurs d'un peuplement pour définir le statut écologique d'un milieu, ils sont peu pertinents dans une zone intertidale soumise à de fortes perturbations d'origine naturelle ou anthropique. Par ailleurs, l'utilisation des indices BOPA ou H' tendent à sensiblement surestimer ou sous-estimer le statut écologique de la baie. **L'indice AMBI reposant sur les groupes écologiques apparaît finalement être celui qui renseigne le plus correctement sur le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel** (i.e. bon état écologique) même si le classement de chaque espèce dans un groupe de polluto-sensibilité repose en premier lieu sur des avis d'experts qui peuvent être divergents. **Si la question relative à la pertinence des indices biologiques dans**

les eaux de transition ou les habitats naturellement stressés reste à l'ordre du jour, mettre au point un nouvel indice de qualité capable de nous renseigner sur l'état écologique des multiples habitats côtiers à partir des seules données sur le compartiment benthique apparaît être une voie sans issue. La définition de l'état de santé de l'écosystème repose alors plus vraisemblablement sur la prise en compte de plusieurs compartiments de l'habitat abiotique et biotique (Borja et al. 2008).

**CONCLUSION GENERALE &
PERSPECTIVES**

5. Conclusion générale & Perspectives

Dans un contexte général de gestion et de préservation des écosystèmes côtiers, le présent travail avait pour but de mieux comprendre les mécanismes structurant les peuplements benthiques subtidiaux du golfe Normano-Breton, et intertidaux de la baie du Mont-Saint-Michel soumis à des pressions environnementales naturelles et anthropiques importantes et originales, parmi lesquelles il convient principalement de mentionner les spécificités hydrodynamique de la zone d'étude (structures tourbillonnaires résiduelles, important marnage) et la conchyliculture. De par la sédentarité des organismes et la longévité de nombreuses espèces, la macrofaune benthique constitue ainsi un témoin privilégié des fluctuations et des perturbations de l'environnement à différentes échelles temporelles et en est un bon indicateur biologique (Dauvin 1993).

A l'échelle du golfe normano-breton

L'examen du rôle des structures tourbillonnaires sur la structure du peuplement de sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* ne nous a pas permis de montrer un effet clair de ces dernières qui se traduirait par l'identification d'assemblages faunistiques propres à chacune d'elles. Au contraire, il existe plutôt une relative homogénéité de la composition faunistique du peuplement.). En accord avec les observations de Retière (1979), les causes premières de la variation de la structure du peuplement apparaissent imputables en premier lieu (1) à la présence de fronts thermiques dans la partie septentrionale du golfe qui limiteraient la pénétration de certaines espèces sténothermes dans le golfe, et (2) à l'existence de faciès édaphiques d'appauvrissement. A long terme, il semble que l'hydrodynamisme induit par ces tourbillons emboîtés favorise plutôt une individualisation du golfe par rapport au reste de la Manche qu'une structuration interne du peuplement de sédiments grossiers au sein du golfe.

A une échelle de temps plus courte que celle gouvernant à la mise en place et au maintien d'un peuplement, l'analyse des structures démographiques et de la croissance des trois principales espèces de bivalves des sédiments grossiers du golfe (i.e. *Paphia rhomboides*, *Glycymeris glycymeris* et *Timoclea ovata*) démontre l'existence de différences significatives entre les différents tourbillons suggérant que ceux-ci puissent influencer sur la dynamique de leurs populations. En agissant sur les modalités du transport larvaire, les structures hydrodynamiques gyrotoires favoriseraient l'homogénéisation des apports larvaires au sein de chaque tourbillon mais limiteraient la connectivité entre les tourbillons.

Bien que le golfe normano-breton soit situé à un carrefour où se mélangent des espèces d'affinité biogéographique différente (ex : espèces boréales sténothermes, espèces boréales eurythermes, espèces lusitaniennes), l'élévation des températures de 1,5 °C depuis ces trente dernières années dans le golfe, comparable à de nombreuses observations réalisées sur le plateau continental du nord-ouest de l'Europe ne s'est pas traduite par de profondes modifications des aires de répartition des espèces communes de la macrofaune. Les seules exceptions notables concernent l'espèce boréale *Spisula elliptica* et l'espèce sarnienne *Nucula nucleus*. L'aire de distribution de *S. elliptica* a ainsi sévèrement diminué. Commune dans l'ensemble du golfe au cours des années 70, l'espèce a maintenant quasiment disparu et demeure cantonnée aux environs de l'île de Guernesey. A l'inverse, *N. nucleus* a nettement progressé et est désormais observée dans la quasi-totalité des stations prospectées. Par ailleurs, aucune espèce méridionale indiquant une migration d'espèces tempérées chaudes vers le nord n'a été observée, venant ainsi contrecarrer plusieurs observations récentes réalisées autour des îles britanniques (Hawkins et al. 2003, Hiscock et al. 2004, Mieszkowska et al. 2007). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cet état de fait : (1) pour les peuplements benthiques côtiers soumis à des stress anthropiques multiples (Cloern 2001), la perturbation climatique n'est qu'une perturbation qui s'ajoute à d'autres, (2) les spécificités hydrodynamiques du golfe liées à la présence des structures tourbillonnaires peuvent ralentir l'installation d'espèces nouvelles, (3) l'échelle d'observation qui a été la nôtre dans le cadre de ce travail était peut-être inadaptée.

En plus du réchauffement des eaux de surface, l'impact de la pêche peut jouer un rôle important dans la compréhension de l'évolution des patrons de distribution des populations du golfe normano-breton. En effet, bien développée le long des côtes bretonnes et normandes depuis les années 80 pour l'exploitation de différentes espèces de bivalves, la pêche est susceptible d'engendrer des bouleversements sur la structure des peuplements benthiques. Pour des espèces exploitées comme la praire, la pêche peut-être la cause directe du déclin des abondances pour cause de surexploitation. D'autre part, les effets indirects des engins de pêche traînants (ex : chalut, drague) sont multiples. Ils peuvent accroître la mortalité des espèces de l'épifaune sessile et de certaines espèces de l'endofaune blessées, favoriser le développement de carnivores et de nécrophages (ex : crustacés, gastéropodes et étoiles de mer) au détriment des filtreurs (ex : bivalves), entraîner un développement d'espèces opportunistes au détriment d'espèces longévives à croissance lente, l'ensemble se traduisant par des changements significatifs de la composition des peuplements benthiques (Frid et al. 2000, Rumohr & Kujawski 2000). Enfin, ces engins sont susceptibles d'induire des

modifications de la texture sédimentaire et une homogénéisation des communautés benthiques (Hily et al. 2008). Des effets potentiels des activités de pêche ont ainsi été pressentis pour expliquer le déclin des bivalves *Parvicardium scabrum*, *Venus verrucosa* et *Timoclea ovata* ou du scaphopode *Antalis vulgaris*, et au contraire le développement des polychètes *Lumbrineris latreilli* et *Notomastus latericeus*. Néanmoins, afin d'évaluer plus justement le réel impact de la pêche, de plus amples informations nous seraient nécessaires sur la répartition spatiale fine de l'effort de pêche (ex : types d'engins utilisés, temps d'exploitation, etc....).

Bien que la Manche occidentale constitue une zone de transition biogéographique entre les provinces lusitanienne et boréale, appréhender le plus justement possible l'effet des changements climatiques sur les patrons de distribution des espèces requiert de toute évidence une approche à une échelle plus vaste, susceptible de minimiser les effets locaux. Une telle approche ne peut ainsi reposer que sur une démarche collégiale entre laboratoires permettant la construction de bases de données historiques et actuelles. A l'échelle de la Manche, de la mer Celtique et du sud de la Mer du Nord, de telles données récoltées lors d'un minimum thermique dans les années 60-70 existent (données L. Cabioch, F. Gentil, R. Glaçon et C. Retière) et constituent de ce fait une référence de base remarquable. A l'avenir, les initiatives visant à construire des bases de données actuelles ou la réalisation de campagnes océanographiques d'envergure mais portant sur quelques taxons sélectionnés constituent deux voies à privilégier.

A l'échelle de la baie du Mont-Saint-Michel

A cette échelle, une forte variabilité spatiale de la structure des peuplements benthiques et de la répartition des principales populations de bivalves sauvages (i.e. *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Spisula ovalis* et *Abra Alba*) a été observée. Cette forte hétérogénéité des patrons de distribution (i.e. densités, biomasses et structures démographiques) s'établit selon un double gradient vertical haut-bas d'estran, et horizontal secteur est-secteur ouest de la baie. La variable altimétrique est ainsi la variable essentielle autour de laquelle s'agence le peuplement. Celle-ci intègre un ensemble de gradients de stress physico-chimique que nous n'avons pas mesurés (hydrodynamisme, intensité des variations thermohalines, temps d'immersion) à même d'affecter certaines fonctions biologiques telles que la respiration ou la nutrition. Par ordre d'importance, la seconde variable principale qui affecte la distribution des organismes est la nature du sédiment (i.e. texture et stabilité) qui varie selon les deux gradients, vertical et horizontal. Ainsi, nous retrouvons une organisation spatiale tributaire du

degré de tolérance des organismes benthiques aux stress environnementaux (Peterson 1991). Suivant cette logique, la richesse spécifique tend à être plus faible dans la partie haute de l'estran dominé par un nombre réduit d'espèces tolérantes aux fortes pressions naturelles telles que le bivalve *Macoma balthica*, et les amphipodes *Bathyporeia guilliamsoniana* et *Corophium arenarium*. A l'inverse, le bas d'estran, sujet à des fluctuations moins prononcées est colonisé par davantage d'espèces dont certaines sont caractéristiques des petits fonds infralittoraux tel que le bivalve *Abra alba* et la polychète *Mediomastus fragilis*. Le degré d'instabilité plus prononcé des sédiments de sables fins de la partie orientale de la baie se traduit par une plus faible richesse spécifique dans cette zone. Il convient cependant de souligner que les variables environnementales prises en compte dans notre étude n'expliquent guère plus de 35 % de la variabilité des jeux de données et ne permettent de rendre compte que des principaux gradients à l'échelle de toute la baie. Elles ne permettent pas de décrire correctement l'hétérogénéité à petite échelle qui peut résulter tout aussi bien d'une dynamique hydrosédimentaire complexe liée à des mécanismes de dépôts et remise en suspension des sédiments (Cayocca et al. 2008) que d'interactions biologiques.

Le rôle primordial de la dynamique sédimentaire dans l'environnement hautement énergétique qu'est baie du Mont-Saint-Michel se retrouve dans l'examen des dynamiques de populations de *M. balthica* et *C. edule* avec une forte opposition entre les secteurs oriental et occidental de la baie. Dans le cas de la coque, une très faible proportion de jeunes individus est observée à l'est de la baie, vraisemblablement en relation avec l'intense forçage hydrodynamique et l'instabilité du sédiment qui en découle, rendant cette zone défavorable à la sédentarisation des jeunes recrues (Bouma et al. 2007). Une telle opposition est-ouest des abondances de jeunes n'est pas perçue chez *M. balthica* qui, à l'inverse de la coque, occupe une position plus haute sur l'estran dans un environnement sédimentaire plus stable. L'hétérogénéité spatiale des structures démographiques observées chez *M. balthica* pourrait résulter principalement de la variabilité inter-annuelle du transport larvaire, de l'intensité et de la localisation des recrutements dans la baie (Ayata et al. 2009). A l'avenir, une étude approfondie des mécanismes de déplacement des organismes benthiques sur l'estran, par charriage ou remise en suspension, au stade juvénile ou adulte, permettrait de tester ces hypothèses.

Qu'en est-il de l'effet de la conchyliculture ?

L'impact relatif des activités conchylicoles sur la structure du peuplement benthique apparaît relativement mineur et localisé. La prédominance des pressions environnementales naturelles sur les peuplements a tendance à tamponner l'effet de cette activité à l'échelle à laquelle nous avons travaillé, c'est-à-dire celle de la baie. Ces observations viennent conforter les travaux d'Harstein & Rowden (2004) qui ont montré des degrés d'impact de la mytiliculture variables en réponse à l'intensité des régimes hydrodynamiques. Dans les zones soumises à de fortes contraintes hydrodynamiques, les courants tendent à disperser les fécès et pseudo-fécès produits par les espèces cultivées et à amoindrir l'envasement et l'enrichissement en matière organique du sédiment. Dans notre cas, l'impact des activités conchylicoles est surtout réduit à quelques stations de la baie de cancale où un envasement notable est observé en corollaire avec le développement d'espèces opportunistes, qu'il s'agisse d'oligochètes ou de polychètes Cirratulidae. De manière générale, en comparaison avec d'autres pratiques d'élevage, les conséquences environnementales de la culture des moules et des huîtres sont bien moins élevées que celles d'élevages de poissons tel que le saumon (Gao et al. 2005, Buschmann et al. 2006). En effet, alors que la conchyliculture a surtout pour conséquence d'amplifier le couplage benthos-pélagos en termes de flux de matière et d'énergie, l'aquaculture de poissons nécessite l'ajout d'additifs nutritionnels qui entraîne une augmentation de la quantité de déchets sous les installations (Naylor et al. 2000, Buschmann et al. 2006).

Si les particularités hydrodynamiques de la baie tendent à minimiser les dépôts de particules fines et par conséquent les effets sur la faune benthique associée de la conchyliculture, d'autres effets en réponse à cette activité humaine peuvent influencer significativement la dynamique des peuplements. L'ingestion de larves méroplanctoniques par les espèces cultivées avec un fort impact sur le recrutement a été évoquée par plusieurs auteurs (Lehane & Davenport 2004, Dubois et al. 2007). Si cet effet ne peut être écarté dans le cas de la baie du Mont-Saint-Michel, nos résultats ne permettent cependant pas de détecter un tel effet. Seul l'examen des contenus stomacaux de moules et la comparaison des peuplements mésozooplanctoniques de part et d'autres des bouchots fourniraient des éléments de réponses pertinents.

D'autre part, un effet de compétition pour la ressource trophique entre les espèces sauvages et les espèces cultivées au sein de la baie a été avancé pour expliquer les différences de croissance de certaines espèces comme la coque entre les zones conchylicoles et les zones non conchylicoles. Plusieurs travaux ont démontré un tel effet des espèces exploitées sur les

filtreurs sauvages (Ramon 1996). Toutefois, des travaux récents de modélisation de la production primaire dans la baie du Mont-Saint-Michel ont mis en avant un rôle somme toute très limité des espèces cultivées sur le contrôle de la production primaire (Cugier et al. soumis). Au contraire, ceux-ci ont montré qu'une grande partie du phytoplancton produit était ingérée par l'espèce invasive *Crepidula fornicata*. Cela nous a ainsi amené à insister sur un autre effet indirect potentiellement désastreux associé à la conchyliculture : l'introduction accidentelle par le transfert d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* d'espèces exotiques. Au regard de la prolifération spectaculaire de la crépidule au large de la baie, avec une augmentation du stock de plus de 50 % entre 1996 et 2004, celui-ci atteignant désormais 150 000 t (Blanchard 2009), cette espèce pourrait engendrer de graves changements sur :

(1) l'environnement sédimentaire à travers une homogénéisation à grande échelle des fonds mais une augmentation locale de l'hétérogénéité du substrat par les apports coquilliers et l'envasement du à la production de biodépôts (Ehrhold et al. 1998, Hamon et al. 2002) ;

(2) la structure des peuplements résultant des modifications de l'habitat et de phénomènes de compétition avec d'autres espèces sauvages (Thouzeau et al. 2000) ;

(3) la capacité fonctionnelle de la baie en diminuant la disponibilité de la ressource pour les autres filtreurs et en influençant les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment (Chauvaud et al. 2000, Martin et al. 2006).

L'évolution de la distribution spatiale de certaines espèces subtidales en baie du Mont-Saint-Michel telles que *Abra alba*, *Glycymeris glycymeris*, *Paphia rhomboides*, et *Spisula ovalis* atteste déjà de tels changements (Bouyé 2004).

L'« anthroposystème » baie du Mont-Saint-Michel est-il en danger ?

Les résultats acquis au cours de cette thèse sur la structure des peuplements benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel nous amène plutôt à répondre par la négative à cette question au regard du poids essentiel tenu par les diverses contraintes environnementales. D'ailleurs, l'intégration de nos données dans un exercice d'évaluation de l'état écologique de la baie à l'aide de différents indicateurs biologiques développés dans le cadre de la Directive Européenne Cadre sur l'Eau le confirme. Les indices utilisés reposaient soit sur une mesure de la diversité, soit sur la définition de groupes écologiques de polluto-sensibilité différente, soit sur une approche multimétrique incluant abondance, richesse spécifique, diversité et groupes écologiques. Pour la grande majorité des indices, la baie dans son ensemble est ainsi définie comme étant dans un bon état écologique, à l'exception de quelques stations localisées en baie de Cancale. Leur pertinence à évaluer le statut écologique

de certaines régions soumises à de fortes pressions environnementales naturelles demeure toutefois discutable. A titre d'exemple, les zones du haut estran se retrouvent souvent mal évaluées en raison de la faible richesse spécifique qu'elles renferment couplée à des densités importantes. Quelques solutions sont possibles pour améliorer la pertinence des réponses de ces indices tels qu'un réajustement des limites fixées pour attribuer le statut écologique d'un site. Néanmoins, il semble illusoire dans de tels milieux de vouloir statuer sur l'état de santé de l'écosystème en s'appuyant sur les seules indications fournies par les peuplements benthiques. Il serait vraisemblablement souhaitable de considérer plusieurs variables abiotiques et différents compartiments biologiques (Rogers & Greenaway 2005, Borja et al. 2008). Dans le cas de la baie du Mont-Saint-Michel, les paramètres qui nous paraissent les plus pertinents sont les biomasses et les concentrations chlorophyllienne dans la colonne d'eau, la présence d'espèces phytoplanctoniques indicatrices de phénomènes de dystrophie ou encore l'état des nurseries de poissons plats. Ainsi, une récente réévaluation du rôle de nurserie de poissons plats dans la baie suggère un effet négatif des installations conchylicoles du secteur occidentale de la baie sur les abondances de juvéniles de sole et de plie (Kostecki & Desroy, comm. pers.)

Doit-on favoriser l'extension des concessions conchylicoles au sein de la baie ?

Depuis la mission Benthomont-III au cours de laquelle l'échantillonnage de l'ensemble du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel a été réalisé, un plan de restructuration partielle des concessions mytilicoles et ostréicoles a été mis en place. Ce plan incluait en particulier le transfert des bouchots de la partie comprise entre St-Benoît des Ondes et Hirel vers une zone située à l'est de la Chapelle Sainte Anne, et l'implantation dans la partie ainsi libérée des tables à huîtres initialement présentes en baie de Cancale. De tels aménagements vont probablement générer une évolution des conditions édaphiques (ex : texture du sédiment, enrichissement en matière organique) qu'il sera important de suivre à intervalle régulier. Au regard des données que nous avons acquises, plusieurs questions peuvent être soulevées : (1) Assistera-t-on à un désenvasement partiel de la baie de Cancale attestant du rôle des biodépôts d'huîtres dans le processus observé ? (2) Existera-t-il une dégradation de l'environnement dans le secteur de St-Benoît des Ondes suite au remplacement des bouchots à moules par des tables à huîtres ? (3) Dans la partie la plus orientale de la baie, peut-on s'attendre à un accroissement de la richesse spécifique suite à l'apparition d'espèces pionnières tolérantes ou indifférentes à l'enrichissement en matière organique, et à un remplacement dans le bas d'estran du faciès à *Gonadiella bobrezkii*-*Mediomastus fragilis* par celui à *Abra alba*-*Nephtys*

homborgii. Le secteur oriental de la baie étant plus exposé aux courants et aux houles, l'impact de la mytiliculture pour le compartiment benthique pourrait néanmoins être amoindri (Chamberlain et al. 2001, Hartstein & Rowden 2004).

La réorganisation de l'activité conchylicole dans la baie du Mont-Saint-Michel représente ainsi une expérience grandeur nature dont le suivi de la structure des peuplements benthiques peut nous permettre de tester certaines des hypothèses développées dans la présente étude et de vérifier si l'effet de la conchyliculture est également fonction de l'ancienneté de cette activité.

Vers une gestion concertée de la baie du Mont-Saint-Michel...

Si à ce jour plusieurs mesures de classement ont été attribués à la baie (ex : site classé au patrimoine mondial de l'UNESCO, site Ramsar pour les zones humides, site d'Importance Communautaire pour les oiseaux), quelle attention particulière doit on accordé à ses diverses richesses biologiques en dehors d'une approche uniquement « oiseaux-centrée » ? L'élaboration des documents Natura 2000 permet ainsi de cartographier les différents habitats à l'échelle du continent et constitue un préalable indispensable au travail des gestionnaires et des décisionnaires pour la préservation et le maintien d'activités humaines respectueuses de l'environnement. La construction de la carte Natura 2000 réalisée à partir d'une combinaison de données biologiques et sédimentaires en baie du Mont-Saint-Michel correspondait à une demande faite par la DIREN 'Basse Normandie'. A l'avenir, des améliorations notables pourront être apportées à ce travail en s'appuyant sur la norme EUNIS.

En s'appuyant sur de telles études cartographiques à l'échelle de l'Europe, les mesures de gestion de la biodiversité et la mise en place de zones prioritaires à classer devra considérer différents critères tels que la vulnérabilité des habitats, leur rareté, ou leur richesse spécifique, et également inclure l'importance fonctionnelle d'un habitat ou d'une espèce au sein d'un écosystème (Derous et al. 2007). En prenant l'exemple des banquettes à *Lanice conchilega* de la baie du Mont-Saint-Michel, Godet et al. (2008) soulignent l'importance de la préservation de cette espèce de polychètes pourtant commune en Europe en raison de sa forte valeur fonctionnelle. En effet, espèce ingénieur de l'écosystème, elle offre un habitat pour plusieurs espèces faisant accroître la diversité locale, elle est une source potentielle de nutrition importante pour l'avifaune et les poissons, et elle a une certaine valeur socioéconomique en relation avec la pratique de la pêche à pied.

En baie du Mont-Saint-Michel, les mesures de conservation doivent s'appuyer sur cet aspect fonctionnel du macrobenthos dont divers auteurs ont démontré l'importance, qu'il

s'agisse de (1) son importance nutritionnelle pour l'avifaune (Le Mao et al. 2006), (2) de son rôle dans le contrôle de la production primaire (Cugier et al. soumis) ou (3) de sa fonction dans la définition d'habitats originaux et remarquables tels que les banquettes à *Lanice* (Godet et al. 2008) ou les récifs d'Hermelles (Dubois et al. 2007).

La baie du Mont-Saint-Michel forme un environnement dont les activités anthropiques ont modelés les paysages littoraux depuis le XIème siècle (ex : poldérisation, endiguement, exploitation via des pêcheries). La conchyliculture dont les présentes données tendent à attester d'un rôle mineur dans l'organisation des peuplements benthiques doit donc être appréhendée dans ce contexte historique. Il conviendrait alors de mener une réflexion sur l'importance que revêt cette activité dans la définition de la valeur paysagère de la baie par ces habitants permanents ou de passage. Par ailleurs, la gestion environnementale de la baie passe par un respect des divers usages multiples dont elle fait l'objet, à travers le tourisme, la conchyliculture, l'agriculture, la pêche et les loisirs, en évitant la confiscation de l'espace par un groupe socio-économique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références Bibliographiques

- Abarnou A, Burgeot T, Chevreuil M, Leboulanger F, Loizeau V, Madoulet-Jaouen A, Minier C (2000) Les contaminants organiques: quels risques pour le monde vivant ? Ifremer, Programme Scientifique Seine-Aval, fascicule 13, Rouen.
- Afli A, Ayari R, Zaabi S (2008) Ecological quality of some Tunisian coast and lagoon locations, by using benthic community parameters and biotic indices. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80: 269-280.
- Airoidi L, Beck MW (2007) Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 45: 345-405.
- André C, Jonsson PR, Lindergarth M (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 97: 183-192.
- André C, Rosenberg R (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Serie* 71: 227-234.
- Ankar S (1980) Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom. *Ophelia* 1: 31-48.
- Arbach Leloup F, Desroy N, Le Mao P, Pauly D, Le Pape O (2008) Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 111-120.
- Archambault P, Bourget E (1996) Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136: 111-121.
- Armonies W, Hellwig-Armonies MH (1992) Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 371-378.
- Attrill MJ, Ramsay PM, Thomas RM, Trett MW (1996) An estuarine biodiversity hot-spot. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 161-175.
- Ayata SD, Ellien C, Dumas F, Dubois S, Thiébaud E (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research* 29: 1605-1623.
- Azouzi L, Bourget E, Borcard D (2002) Spatial variation in the intertidal bivalve *Macoma balthica* : biotic variables in relation to density and abiotic factors. *Marine Ecology Progress Serie* 234: 159-170.
- Bachelet G (1980) Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary (SW France). *Marine Biology* 59: 105-117.
- Bachelet G (1986) Recruitment and year to year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia* 142: 233-248.
- Bachelet G (1993) Variabilité spatiale à méso-échelle des structures démographiques du macrozoobenthos côtier: un reflet des conditions locales de l'environnement. *Actes du III Colloque International "Océanographie du Golfe de Gascogne"*: 247-252.
- Bachelet G, Dauvin J-C (1993) Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta* 16: 83-97.
- Bachelet G, Desprez M, Davoult D, Dewarumez J-M (1997) Substrats meubles intertidaux - Atlantique, Manche et Mer du Nord. In: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord: synthèse, menaces et perspectives*. (ed. Dauvin J-C). Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie-Service du Patrimoine Naturel, Paris.

- Bachelet G, Desprez M, Ducrotoy JP, Guillou J, Labourg PJ, Rybarczyk H, Sauriau PG, Elkaïm B, Glémarec M (1992a) Rôle de la compétition intraspécifique dans la régulation du recrutement chez la coque, *Cerastoderma edule* (L.). *Annales de l'Institut Océanographique* 68: 75-87.
- Bachelet G, Guillou G, Labourg PJ (1992b) Adult larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule* (L.): field observations and experiments. In: *Marine eutrophication and population dynamics*. (ed. Colombo G). Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.
- Bailly du Bois P, Guéguéniat P (1999) Quantitative assessment of dissolved radiotracers in the English Channel: sources, average impact of La Hague reprocessing plant and conservative behaviour (1983, 1986, 1988, 1994). *Continental Shelf Research* 19: 1977-2002.
- Bakalem A, Ruellet T, Dauvin JC (2009) Benthic indices and ecological quality of shallow Algeria fine sand community. *Ecological Indicators* 9: 395-408.
- Bald J, Borja A, Muxika I, Franco J, Valencia V (2005) Assessing reference conditions and physico-chemical status according to the European Water Framework Directive: A case-study from the Basque Country (Northern Spain). *Marine Pollution Bulletin* 50: 1508-1522.
- Baptist JM, Leopold MF (sous presse) The effects of shorenourishments on *Spisula* and scoters in the Netherlands. *Marine Environmental Research*.
- Barbera C, Bordehore C, Borg JA, Glémarec M, Grall J, Hall-Spencer JM, De La Huz CH, Lanfranco E, Lastra M, Moore PG, Mora J, Pita ME, Ramos-Espla AA, Rizzo M, Sanchez-Mata A, Seva A, Schembri PJ, Valle C (2003) Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: S65-S76.
- Barnay AS, Ellien C, Gentil F, Thiébaud E (2003) A model study on variations in larval supply: are populations of the polychaete *Owenia fusiformis* in the English Channel open or closed? *Helgoland Marine Research* 56: 229-237.
- Beaugrand G, Reid PC, Ibañez F, Lindley JA, Edwards M (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296: 1692-1694.
- Bertalanffy LV (1938) A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10: 181-213.
- Berthou P, Blanchard M, Noel P, Vergnaud-Grazzini C (1986) L'analyse des isotopes stables de la coquille appliquée à la détermination de l'âge de 4 bivalves du Golfe Normano-Breton (Manche Occidentale). *International Council for the Exploration of the Sea K*: 16.
- Beukema JJ (1993) Successive changes in distribution patterns as an adaptative strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* 47: 287-304.
- Beukema JJ, de Vlas J (1989) Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juvenile of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea (Netherlands) to the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 52: 193-200.
- Beukema JJ, Dekker R, Essink K, Michaelis H (2001) Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences. *Marine Ecology Progress Series* 211: 143-155
- Beverton RJH (1954) Notes on the use theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. North Carolina.
- Beverton RJH, Holt SJ (1957) *On the dynamics of exploited fish populations*. London.
- Bhattacharya CG (1967) A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.

- Blanchard L, Morvan C, Quiniou F (1986) Dynamique de la population de la Palourde rose *Tapes rhomboides* (Penant, 1977) dans le Golfe Normano-Breton. *Haliotis* 15: 91-101.
- Blanchard M (1997) Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. *Scientia Marina* 61: 109-118.
- Blanchard M (2009) Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquatic Living Resources* 22: 11-19.
- Blanchard M, Ehrhold A (1999) Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata* L.) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis* 28: 11-20.
- Blanchet H, Lavesque N, Ruellet T, Dauvin JC, Sauriau PG, Desroy N, Desclaux C, Leconte M, Bachelet G, Janson AL, Bessineton C, Duhamel S, Jourde J, Mayot S, Simon S, de Montaudouin X (2008) Use of biotic indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats-Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 8: 360-372.
- Blott SJ, Pye K (2001) Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26: 1237-1248.
- Bonnot-Courtois C, Bassoullet P, Tessier B, Cayocca F, P LH, Baltzer A (2008) Remaniements sédimentaires superficiels sur l'estran occidental de la baie du Mont Saint-Michel. *European Journal of Environmental and Civil Engineering* 12: 51-65.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.
- Borja A (2005) The European Water Framework Directive: a challenge for nearshore, coastal and continental shelf research. *Continental Shelf Research* 25: 1768-1783.
- Borja A, Dauer DM, Díaz R, Llansó RJ, Muxika I, Rodríguez JG, Schaffner L (2008) Assessing estuarine benthic quality conditions in Chesapeake Bay: A comparison of three indices. *Ecological Indicators* 8: 395-403.
- Borja A, Elliott M (2007) What does 'good ecological potential' mean, within the European Water Framework Directive? *Marine Pollution Bulletin* 54: 1559-1564.
- Borja A, Franco J, Muxika I (2003a) Classification tools for marine ecological quality assessment: the usefulness of macrobenthic communities in an area affected by a submarine outfall. ICES CM 2003/Session J-02, Tallinn, Estonia.
- Borja A, Franco J, Perez V (2000) A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within european etuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40: 1100-1114.
- Borja A, Franco J, Valencia V, Bald J, Muxika I, Belzunce MJ, Solaun O (2004) Implementation of the European water framework directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Marine Pollution Bulletin* 48: 209-218.
- Borja A, Josefson AB, Miles A, Muxika I, Olsgard F, Phillips G, Rodriguez JG, Rygg B (2007) An approach to the intercalibration of benthic ecological status assessment in the North Atlantic ecoregion, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 42-52.
- Borja A, Muxika I (2005) Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin* 50: 787-789.
- Borja A, Muxika I, Franco J (2003b) The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Marine Pollution Bulletin* 46: 835-845.

- Bouchet VMP, Sauriau P-G (2008) Influence of oyster culture practices and environmental conditions on the ecological status of intertidal mudflats in the Pertuis Charentais (SW France): A multi-index approach. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1898-1912.
- Bouma TJ, van Duren LA, Temmerman S, Claverie T, Blanco-Garcia A, Ysebaert T, Herman PMJ (2007) Spatial flow and sedimentation patterns within patches of epibenthic structures: Combining field, flume and modelling experiments. *Continental Shelf Research* 27: 1020-1045.
- Bouyé F (2004) Rôle des facteurs environnementaux et anthropiques sur le structure des peuplements benthiques d'interface entre le domaine subtidal et intertidal de la baie du Mont Saint-Michel. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Université Pierre & Marie Curie, Paris.
- Brazeiro A (2001) Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Marine Ecology Progress Series* 224: 35-44.
- Breton G, Vincent T, Painblanc A, Duchemin A (2005) L'endofaune des bassins du port du Havre (Manche Orientale). *Bulletin de la Société Géologique* 92: 5-18.
- Brey T (1990) Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforschung* 32: 329-343.
- Brey T (2004) Empirical relations in aquatic populations. In: *Population Dynamics in Benthic Invertebrates: A virtual handbook*. Alfred Wegener Institute, Bremerhaven.
- Brown AC, McLachlan A (1990) *Ecology of Sandy Shores*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Burke LA, Kura Y, Kassem K, Revenga C, Spalding MD, McAllister D (2001) *Coastal ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Buschmann AH, Cabello F, Young K, Carvajal J, Varela DA, Henríquez L (2009) Salmon aquaculture and coastal ecosystem health in Chile: Analysis of regulations, environmental impacts and bioremediation systems *Ocean and Coastal Management* (accepted).
- Buschmann AH, Riquelme VA, Hernandez-Gonzalez MC, Varela D, Jiménez JE, Henriquez LA, Vergara PA, Guiné R, Filun L (2006) A review of the impacts of salmonid farming on marine coastal ecosystems in the southeast Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1338-1345.
- Butman CA, Fréchette M, Geyer WR, Starczak VR (1994) Flume experiments on food supply to the blue mussel *Mytilus edulis* L. as a function of boundary-layer flow. *Limnology Oceanography* 39: 1755-1768.
- Cabioch L (1969) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Université Pierre & Marie Curie, Paris.
- Cabioch L, Dauvin JC, Retière C, Rivain V, Archambault D (1982) Evolution de peuplements benthiques des fonds sédimentaires de la région de Roscoff, perturbés par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 491-501.
- Cabioch L, Gentil F, Glacon R, Retière C (1977) Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche: Distribution générale en écologie. In: *Biology of benthic organisms*. (eds. Keegan BF, O'Ceidigh P, Boaden PJS). Proceedings of the 11th European Marine Biology Symposium. Pergamon Press, Oxford, pp. 115-128.
- Callaway R, Engelhard GH, Dann J, Cotter J, Rumohr H (2007) A century of North Sea epibenthos and trawling: comparison between 1902–1912, 1982–1985 and 2000 *Marine Ecology Progress Series* 346: 27-43.
- Calvez I (2003) Approche de la variabilité spatiale des stades larvaires et post-larvaires d'une population de la palourde japonaise, *Ruditapes philippinarum*. Thèse de Doctorat Université de Bretagne Occidentale, Brest.

- Cardoso JFMF, Witte IJ, Van der Veer HW (2007) Habitat related growth and reproductive investment in estuarine waters, illustrated for the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) in the western Dutch Wadden Sea. *Marine Biology* 152: 1271–1282.
- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.
- Caron A, Olivier M, Desrosiers G, Hudier E, Cote S, Koutitonsky VK, Miron G, Retiere C (1993) Distribution spatiale d'une espèce benthique épitoque en zone intertidale: rôle de l'hydrodynamisme? *Vie & Milieu* 43: 85-93.
- Carstensen J (2007) Statistical principles for ecological status classification of Water Framework Directive monitoring data. *Marine Pollution Bulletin* 55: 3-15.
- Cayocca F, Bassoullet P, Le Hir P, Jestin H, Cann P (2008) Chapter 29: Sedimentary processes in a shellfish farming environment, Mont-Saint-Michel Bay, France. In: *Sediment and Ecohydraulics: INTERCOH 2005*. 9. (eds. Kusuda T, Yamanishi H, Spearman J, Gailani JZ). Elsevier, pp. 431-446.
- Chainho P, Costa JL, Chaves ML, Lane MF, Dauer DM, Costa MJ (2006) Seasonal and Spatial Patterns of Distribution of Subtidal Benthic Invertebrate Communities in the Mondego River, Portugal – A Poikilohaline Estuary. *Hydrobiologia* 555: 59-74.
- Chamberlain J, Fernandes TF, Read P, Nickell TD, Davies IM (2001) Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding surficial sediments. *ICES Journal of Marine Science* 58: 411-416.
- Chauvaud L, Jean F, Ragueneau O, Thouzeau G (2000) Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series* 200: 35-48.
- Chiswell SM, Booth JD (1999) Rock lobster *Jasus edwardsii* larval retention by the Wairarapa eddy off New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 183: 227-240.
- Christian RR, Mazzilli S (2007) Defining the coast and sentinel ecosystems for coastal observations of global change. *Hydrobiologia* 577: 55-70.
- Chua TE, Paw JN, Gurin FY (1989) The environmental impact of aquaculture and the effects of pollution on coastal aquaculture development in Southeast Asia. *Marine Pollution Bulletin* 20: 335-343.
- Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community pattern: the 2-way layout with no replication. *Marine Biology* 118: 167-176.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- Cloern JE (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223-253.
- Collignon J (1991) *Ecologie et biologie marine: introduction à l'halieutique*. Masson, France.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cosentino A, Giacobbe S (2008) Distribution and functional response of sublittoral soft bottom assemblages to sedimentary constraints. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 263–276.
- Costanza R, D'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Crawford CM (2003) Environmental management of marine aquaculture in Tasmania, Australia. *Aquaculture* 226: 129-138.
- Crawford CM (2004) Aquaculture: the ecological issue. In: *Ecological Issues Series 230*. (eds. Davenport J, Black K, Burnell G, Cross T, Culloty S, Ekaratne S, Furness B, Mulcahy M, Thetmeyer H). British Ecological Society, Oxford, United Kingdom, pp. 581-582.

- Crawford CM, Macleod CKA, Mitchell IM (2003) Effects of shellfish farming on the benthic environment. *Aquaculture* 224: 117-140.
- Créach V, Schricke MT, Bertru G, Mariotti A (1997) Stable Isotopes and Gut Analyses to Determine Feeding Relationships in Saltmarsh Macroconsumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 599-611.
- Crowell M, Edelman S, Coulton K, McAfee S (2007) How many people live in coastal areas? *Journal of Coastal Research* 23: iii-vi.
- Cugier P, Struski C, Blanchard M, Mazurié J, Pouvreau S, Olivier F, Trigui RJ, Thiébaud E (soumis) Enlightening the role of benthic filter-feeders on phytoplanktonic production : the case of the Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Marine Systems*.
- Currie DR, Parry GD (1996) Effects of scallop dredging on a soft sediment community: a large-scale experimental study. *Marine Ecology Progress Series* 134: 131-150.
- Cushing DH (1972) The production cycle and the numbers of marine fish. *Symposia of the Zoological Society of London* 29: 213-232.
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations - An update of the match-mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26: 249-293.
- Cushing DH, Horwood JW (1994) The growth and death of fish larvae. *Journal of Plankton Research* 16: 291-300.
- Cusson M, Bourget E (1997) Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community. *Marine Ecology Progress Serie* 150: 181-193.
- Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Marine Ecology Progress Serie* 297: 1-14.
- Dahl E (1952) Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4: 1-27.
- Dale VH, Beyeler SC (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3-10.
- Dame RFD (1996) Ecology of marine bivalves: an Ecosystem Approach. *Marine Science Series*. CRC Press, New York.
- Dankers N, Beukema JJ (1983) Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. Rotterdam.
- Dankers N, Zuidema D (1995) The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wadden Sea. *Estuaries* 18: 71-80.
- Dauer DM (1993) Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin* 26: 249-257.
- Dauvin J-C (1987) Evolution a long terme (1977-1986) des populations d'Amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche Occidentale) apres la catastrophe de l'Amoco Cadiz. *Marine Environmental Research* 21: 247-273.
- Dauvin J-C (1997a) Evolution à long terme des peuplements de sédiments fins sablo-vaseux de la Manche et de la mer du Nord. *Océanis* 23: 113-144.
- Dauvin J-C (1997b) Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives. IEGB/MNHN, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie-Service du Patrimoine Naturel, Paris.
- Dauvin J-C (1998) Typologie des données du macrobenthos en Manche et en mer du Nord. *Océanis* 24: 81-93.
- Dauvin J-C (2007) Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55: 271-281.
- Dauvin J-C, Dewarumez J-M, Gentil F (2003a) Liste actualisée des espèces d'annélides polychètes présentes en Manche. *Cahiers de Biologie Marine* 44: 67-95.

- Dauvin J-C, Gentil F, Irlinger J-P, Elkaim B (1986) Elements de synthèse sur la biologie et la dynamique du bivalve *Abra alba* dans la Manche. *Halictis* 15: 103-111.
- Dauvin J-C, Gomez Gesteira JL, Salvande Fraga M (2003b) Taxonomic sufficiency: an overview of its use in the monitoring of sublittoral benthic communities after oil spills. *Marine Pollution Bulletin* 46: 552-555.
- Dauvin J-C, Lozachmeur O (2006) Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion intégrée: exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-Est). *Vertigo* 7: 1-25.
- Dauvin J-C, Thiébaud E, Gesteirac JLG, Ghertsosa K, Gentil F, Roperte M, Sylvand B (2004) Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 307: 217-235.
- Dauvin JC (1985) Dynamique et production de *Venus ovata* Pennant (mollusque bivalve) de la baie de Morlaix (Manche Occidentale). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 91: 109-123.
- Dauvin JC, Bellan G, Bellan-Santini D (2008) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology, Part II. Application of the European Directives. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 18: 446-456.
- Dauvin JC, Desroy N, Janson AL, Vallet C, Duhamel S (2006) Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.
- Dauvin JC, Ruellet T (2007) Polychaete/amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin* 55: 215-224.
- Davenport J, Smith RJJW, Parcker M (2000) Mussels *Mytilus edulis*: Significant consumers and destroyers of mesozooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 198: 131-137.
- David P (1996) Structures génétiques et relation génotype-phénotype en milieu marin: le cas du bivalve *Spisula ovalis*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier-II, Montpellier.
- David P, Berthou P, Noel P, Jarne P (1997) Patchy recruitment patterns in marine invertebrates: a spatial test of the density-dependent hypothesis in the bivalve *Spisula ovalis*. *Oecologia* 111: 331-340.
- de Castro M, Gomez-Gesteira M, Alvarez I, Gesteira JLG (2009) Present warming within the context of cooling-warming cycles observed since 1854 in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 29: 1053-1059.
- de Montaudouin X, Bachelet G (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica Acta* 19: 449-463.
- de Montaudouin X, Sauriau PG (1999) The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 1069-1077.
- de Paz L, Neto JM, Marques JC, Laborda AJ (2008) Response of intertidal macrobenthic communities to long term human induced changes in the Eo estuary (Asturias, Spain): Implications for environmental management. *Marine Environmental Research* 66: 288-299.
- Dennison WC (2008) Environmental problem solving in coastal ecosystems: A paradigm shift to sustainability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77: 185-196.
- Deros S, Agardy T, Hillewaert H, Hostens K, Jamieson G, Lieberknecht L, Mees J, Mouleart I, Olenin S, Paelinckx D, Rabaut M, Rachor E, Roff J, Stienen EWM, van der Wal JT, van Lancker V, Verfaillie E, Vincx M, Weslawski JM, Degraer S (2007) A concept for biological valuation in the marine environment. *Oceanologia* 49: 99-128.

- Désauney Y, Guérault D, Le Pape O, Poulard J-C (2006) Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 70S1: 193-200.
- Desprez M, Bachelet G, Beukema JJ, Ducrotoy JP, Essink K, Marchand J, Michaelis H, Robineau B, Wilson JG (1991) Dynamique des populations de *Macoma balthica* (L.) dans les estuaires du Nord-Ouest de l'Europe: première synthèse. In: Estuaries and coast: spatial and temporal intercomparaisons. (eds. Elliot M, Ducrotoy JP). Olsen & Olsen, Fredensborg, Danemark, pp. 159-166.
- Desprez M, Ducrotoy JP, Sylvand B (1986) Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia* 142: 246-270.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321: 926 - 929.
- Diaz RJ, Solan M, Valente RM (2004) A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management* 73: 165-181.
- Dinter WP (2001) Biogeography of the OSPAR maritime area. A synopsis and synthesis of biogeographical distribution patterns described for the North-East Atlantic. Federal Agency for Nature Conservation. Bonn, Germany.
- Dippner JW (1993) Larvae survival due to eddy activity and related phenomena in the German Bight. *Journal of Marine Systems* 4: 303-313.
- Dittmann S (2000) Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* 43: 33-51.
- Drévès L (2001) Effets climatiques sur les écosystèmes marins: exemple du recrutement des crustacés Cirripèdes de la côte ouest du Cotentin. *Hydroécologie Appliquée* 1: 101-112.
- Drévès L, Abernot-Le Gac C, Antajan E, Lampert L, Martin J, Nogues L, Schlaich I (2008) Surveillance écologique et halieutique du site électronucléaire de Flamanville, année 2007. Rapport scientifique annuel. Rapport RST DOP/LER/08.02, Ifremer, France.
- Dubois S (2003) Ecologie des formations récifales à *Sabellaria alveolata* (L.): valeur fonctionnelle et patrimoniale. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Dubois S, Comtet T, Retière C, Thiébaud E (2007) Distribution and retention of *Sabellaria alveolata* larvae (Polychete: Sabelliidae) in the Bay of Mont-Saint-Michel, France. *Marine Ecology Progress Serie* 346: 243-254.
- Dubois S, Retière C, Olivier F (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabelliidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 817-826.
- Ducrotoy JP, Rybarczyk H, Souprayan J, Bachelet G, Beukema JJ, Desprez M, Dörjes K, Guillou J, Michaelis H, Sylvand B, Wilson JM, Elkaïm B, Ibanez F (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*, L.) in North-Western Europe. In: Estuaries and coast: spatial and temporal intercomparaisons. (eds. Elliot M, Ducrotoy JP). Olsen & Olsen, Fredensborg, Danemark, pp. 173-184.
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Dunstan PK, Bax NJ (2007) How far can marine species go? Influence of population biology and larval movement on future range limits. *Marine Ecology Progress Series* 344: 15-28.

- Dupont L, Ellien C, Viard V (2007) Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model. *Marine Ecology Progress Series* 349: 125–138.
- Dupouy H, Latrouite D (1979) Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, Bulletin del'Institut des Pêches maritimes* 292: 13-19.
- Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881-884.
- EEA (2006) The changing faces of Europe's coastal areas. Copenhagen.
- Ehrhold A (1999) Dynamique de comblement d'un bassin sédimentaire soumis à un régime mégatidal: exemple de la baie du Mont Saint Michel. Thèse de Doctorat, Université de Caen, Caen.
- Ehrhold A, Blanchard M, Auffert JP, Garlan T (1998) The role of *Crepidula fornicata* in the modification of the sedimentary tidal environment in Mont-Saint-Michel Bay (The Channel, France). *Earth and Planetary Sciences* 327: 583-588.
- Ehrhold A, Guillou S, Auffert JP, Garlan T, Dan Nguyen K (2003) Bedload transport modelisation in a bay characterized by a macrotidal environment: example of the Mont Saint Michel Bay (Manche, France). *Oceanologica Acta* 26: 443-455.
- FAO (2007) Situation de l'aquaculture mondiale 2006. Food and Agriculture Organisation of the United Nation, Rome.
- Fauvel P (1923) Faune de France: Polychètes errantes. Paris.
- Feunteun E, Laffaille P (1997) Les peuplements piscicoles de la baie du Mont-Saint-Michel. *Penn Ar Bed* 164: 50-56.
- Folk RL, Ward WC (1957) Brazos River Bar: A study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary and Petrology* 27: 3-26.
- Frid CLJ, Harwood KG, Hall SJ, Hall JA (2000) Long-term changes in the benthic communities on North Sea fishing grounds. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1303–1309.
- Frontier S, Pichod-Viale D (1993) Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution (2^{ème} édition). Dunod, France.
- Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2004) Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution (3^{ème} édition). Dunod, France.
- Fujii T (2007) Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 101-119.
- Gaines SD, Roughgarden J (1985) Larval settlement rate, a leading determinant of structure in an ecological community of the intertidal zone *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 82: 3707-3711.
- Galap C, Leboulenger F, Grillot JP (1997) Seasonal variations in biochemical constituents during the reproductive cycle of the female dog cockle *Glycymeris glycymeris*. *Marine Biology* 129: 625-634.
- Galap C, Netchitaïlo P, Leboulenger F, Grillot J-P (1999) Variations of fatty acid contents in selected tissues of the female dog cockle (*Glycymeris glycymeris* L., Mollusca, Bivalvia) during the annual cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 122: 241–254.
- Gao Q, Cheung K, Cheung S, Shin PKS (2005) Effects of nutrient enrichment derived from fish farming activities on macroinvertebrate assemblages in a subtropical region of Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin* 51: 994-1002.

- Gaspar MB, Castro M, Monteiro CC (1995) Age and growth rate of the clam, *Spisula solida* L., from a site off Vilamoura, south Portugal, determined from acetate replicas of shell sections. *Scientia Marina* 59: 87-93.
- Gentil F (1976) Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris.
- Giberto DA, Bremec CS, Acha EM, Mianzan H (2004) Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Rio de la Plata estuary and adjacent shelf waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61: 1-13.
- GIEC (2007) Consensus scientifique sur le changement climatique. Groupe D'expert Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat,
- Giménez L, Dimitriadis C, Carranza A, Borthagaray AI, Rodriguez M (2006) Unravelling the complex structure of a benthic community: A multiscale-multianalytical approach to an estuarine sandflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 462-472.
- Glémarec M (1964) Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cahiers de Biologie Marine* V: 33-96.
- Glémarec M (1968) Distinction de deux Mactridae des côtes européennes *Spisula solida* (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby). *Cahiers de Biologie Marine* 9: 167-174.
- Glémarec M (1969) Les peuplements benthiques du plateau continental nordgascogne. Thèse d'Etat, Paris.
- Glockzin M, Zettler ML (2008) Spatial macrozoobenthic distribution patterns in relation to major environmental factors- A case study from the Pomeranian Bay (southern Baltic Sea). *Journal of Sea Research* 59: 144-161.
- Godet L, Toupoint N, Olivier F, Fournier J, Retière C (2008) Considering the Functional Value of Common Marine Species as a Conservation Stake: The Case of Sandmason Worm *Janice conchilega* (Pallas 1766) (Annelida, Polychaeta) Beds. *AMBIO* 37: 347-355.
- Gollasch S (2006) Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters. *Helgoland Marine Research* 60: 84-89.
- Gómez Gesteira JL, Dauvin JC (2000) Amphipods are Good Bioindicators of the Impact of Oil Spills on Soft-Bottom Macrobenthic Communities. *Marine Pollution Bulletin* 40: 1017-1027.
- Gosselin LA, Qian P-Y (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 146: 265-282.
- Gouletquer P, Bachelet G, Sauriau P-G, Noël P (2002) Open Atlantic coast of Europe - a century of introduced species into french waters. In: *Invasive aquatic species of Europe*. (eds. Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pays-Bas, pp. 276-290.
- Govaere JCR, Van Damme D, Heip C, De Coninck LAP (1980) Benthic communities in the Southern Bight of the North Sea and their use in ecological monitoring. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 33: 507-521.
- Grall J, Hall-Spencer JM (2003) Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: S55-S64.
- Grant J, Hatcher A, Scott DB, Pocklington P, Schafer CT, Winters GV (1995) A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. *Estuaries* 18: 124-144.
- Gray JS (1974) Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 12: 223-261.
- Gray JS (1979) Pollution-induced changes in populations. *Philosophical transaction on the Royal Society of London Series B* 286: 545-561.

- Gray JS, Aschan M, Carr MR, Clarke KR, Green RH, Pearson TH, Rosenberg R, Warwick RM (1988) Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. *Marine Ecology Progress Series* 46: 151-165.
- Grémare A, Amouroux JM, Vétion G (1998) Long-term comparison of macrobenthos within the soft bottoms of the Bay of Banyuls-sur-mer (northwestern Mediterranean Sea). *Journal of Sea Research* 40: 281-302.
- Gros P, Cochard JC (1978) Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) dans le secteur nord du golfe de Gascogne. *Annales de l'Institut Océanographique* 54: 25-46.
- Guichard F, Levin SA, Hastings A, Siegel D (2004) Toward a dynamic metacommunity approach to marine reserve theory. *Bioscience* 54: 1003-1011.
- Guichardiere C (2004) Variabilité spatiale de la croissance et de la biométrie de *Glycymeris glycymeris* dans le golfe normando-breton. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Université Pierre & Marie Curie, Paris.
- Halgand D, Cochard M-L, Huet J, Lamper L, Dagault F (2005) Surveillance écologique et halieutique du site électronucléaire de Penly. Rapport scientifique annuel. Rapport CN/EMH-05.01, Ifremer, France.
- Halliday RG, Pinhorn AT (2009) The roles of fishing and environmental change in the decline of Northwest Atlantic groundfish populations in the early 1990s. *Fisheries Research* 97:163-182.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319: 948-952.
- Hamon D, Blanchard M (1994) Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de St-Brieuc. Rapport 94-14, Ifremer/DEL, Brest.
- Hamon D, Blanchard M, Houlgatte E, Blanchet A, Gaffet JD, Cugier P, Ménesguen A, Bassoulet P, Cann P, Domalain D, Haubois AG (2002) La crépidule: identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion. Chantier baie de Saint-Brieuc Rapport final LITEAU 1ère tranche, Ifremer DEL, Brest, France.
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228-241.
- Hartstein ND, Rowden AA (2004) Effect of biodeposits from the mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Marine Environmental Research* 57: 339-357.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296: 2158-2162.
- Harvey M, Vincent B (1989) Spatial and temporal variations of the reproduction cycle and energy allocation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 129: 199-217.
- Harvey M, Vincent B (1990) Density, size distribution, energy allocation and seasonal variations in shell and soft tissue growth at two tidal levels of a *Macoma balthica* (L.) population. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142: 151-168.
- Hasselblad V (1966) Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics* 8: 431-446.

- Hatcher A, Grant J, Schofield B (1994) Effects of suspended mussel culture (*Mytilus* spp.) on sedimentation, benthic respiration and sediment nutrient dynamics in a coastal bay. *Marine Ecology Progress Series* 115: 219-235.
- Hawkins SJ, Southward AJ, Genner MJ (2003) Detection of environmental change in a marine ecosystem: evidence from the western English Channel. *The Science of The Total Environment* 310: 245-256.
- Hayward PJ, Ryland JS (1995) *Handbook of the marine fauna of the North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford.
- Helmuth B, Mieszkowska N, Moore P, Hawkins SJ (2006) Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 373-404.
- Hewitt JE, Legendre P, McArdle BH, Thrush SF, Bellehumeur C, Lawrie SM (1997) Identifying relationships between adult and juvenile bivalves at different spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 77-98.
- Hiddink JG, Jennings S, Kaiser MJ, Queiros AM, Duplisea DE, Piet GJ (2006) Cumulative impacts of seabed trawl disturbance on benthic biomass, production, and species richness in different habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 721-736.
- Hiddink JG, Marijnissen SAE, Troost K, Wolff WJ (2002) Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269: 223-248.
- Hily C (1984) Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Thèse de Doctorat, Bretagne Occidentale, Brest.
- Hily C, Le Loc'h F, Grall J, Glémarec M (2008) Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited: Long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 413-425.
- Hiscock K, Southward A, Tittley I, Hawkins S (2004) Effect of changing temperature on benthic marine life in Britain and Ireland. *Marine and Fresh Water Ecosystems* 14: 333-362.
- Hixon MA, Boersma PD, Hunter Jr ML, Micheli F, Norse EA, Possingham HP, Snelgrove PVR (2001) Ocean at risk: Research in marine conservation biology. In *Research priorities for the next decade*. (eds. Soulé ME, Orians GH). Conservation Biology, Island Press, Washington, DC, pp. 125-154.
- Holme NA (1961) The bottom fauna of the English Channel. *Journal of Marine and Biological Association of the United Kingdom* 41: 397-461.
- Holme NA (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of the Marine and Biological Association of the United Kingdom* 46: 401-493.
- Honkoop PJC, Pearson GB, Lavaleye MSS, Piersma T (2006) Spatial variation of the intertidal sediments and macrozoo-benthic assemblages along Eighty-mile Beach, North-western Australia. *Journal of Sea Research* 55: 278-291.
- Honkoop PJC, van der Meer J (1997) Reproductive output of *Macoma balthica* populations in relation to winter-temperature and intertidal-height mediated changes of body mass. *Marine Ecology Progress Series* 149: 155-162.
- Hummel H (1985) Food intake of *Macoma balthica* (mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 19:
- Huxham M, Richards M (2003) Can postlarval bivalve select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *Journal of Experimental Biology and Ecology* 288: 279-293.

- Iglesias JIP, Urrutia MB, Navarro E, Alvarez-Jorna P, Larretxea X, Bougrier S, Héral M (1996) Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 197: 121-143.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LM, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Nature* 293: 629-637.
- Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34:201-352.
- Jewett SC, Gardner LA, Rusanowski PM, 1989. Food and feeding habits of red king crab from NW Norton Sound Alaska. In *Proceedings of the International Symposium on the King Tanner Crab*, (ed. Report SG). University of Alaska, USA, pp. 219-232.
- Jolly MT, Thiébaud E, Ellien C, Gentil F, Viard F, Jollivet D (sous presse) Lack of strong genetic structure in the polychaete tubeworm *Pectinaria koreni* (Malmgren) around the British Isles inferred from highly polymorphic microsatellite markers. *Limnology and Oceanography*.
- Jones NS (1950) Marine bottom communities. *Biological Reviews* 25: 283-313.
- Kaiser A, Spence RJ (2002) Inconsistent temporal changes in the megabenthos of the English Channel. *Marine Biology* 141: 321-331.
- Kaiser MJ, Laing I, Utting SD, Burnell GM (1998) Environmental impacts of bivalve mariculture. *Journal of Shellfish Research* 17: 59-66.
- Kaiser MJ, Ramsay K, Richardson CA, Spence FE, Brand AR (2000) Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology* 69: 494-503.
- Kamermans P (1993) Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): Influences of location on tidal flat and of nearby presence of mussel beds. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 71-81.
- Kamermans P (1994) Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 104: 63-75.
- Kanaya G, Kikuchi E (2008) Spatial changes in a macrozoobenthic community along environmental gradients in a shallow brackish lagoon facing Sendai Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 674-684.
- Karlsson O, Jonsson PR, Larsson AI (2003) Do large seston particles contribute to the diet of the bivalve *Cerastoderma edule*? *Marine Ecology Progress Series* 261: 161-173.
- Kater BJ, Geurts Van Kessel AJM, Baars JJMD (2006) Distribution of cockles *Cerastoderma edule* in the Eastern Scheldt: habitat mapping with abiotic variables. *Marine Ecology Progress Serie* 318: 221-227.
- Kirby RR, Beaugrand G, Lindley JA, Richardson AJ, Edwards M, Reid PC (2007) Climate effects and benthic-pelagic coupling in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 330: 31-38.
- Knottnerus OS (2005) History of human settlement, cultural change and interference with the marine environment. *Helgoland Marine Research* 59: 2-8.
- Kruskal JB (1964) Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29: 1-27.
- Labruno C, Amouroux JM, Sarda R, Dutrieux E, Thorin S, Rosenberg R, Gremare A (2006) Characterization of the ecological quality of the coastal Gulf of Lions (NW Mediterranean). A comparative approach based on three biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 52: 34-47.

- Lammens JJ (1967) Growth and reproduction in an intertidal flat population of *Macoma balthica* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 3: 315-382.
- Lampert L, Abernot-Le gac C, Antajan E, Davlout D, Meirland A, Migne A, Nogues L, Delpech J-P (2008) Surveillance écologique et halieutique du site de Paluel, année 2007. Rapport scientifique annuel. Rapport RST-LERN 08.01, Ifremer, France.
- Largier JL (2003) Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications* 13: 971-889.
- Larkum A, Orth R, Duarte C (2006) *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Larsonneur C, Bouysse P, Auffret JP (1982) The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology* 29: 851-864.
- Le Mao P, Gerla D (1998) La baie du Mont Saint-Michel (fasc. 3) - La conchyliculture. *Penn ar Bed* 169: 28-37.
- Le Mao P, Pasco P-Y, Provost S (2006) Consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont Saint Michel. *Alauda* 74: 23-36.
- Leblond E, Daurès F, Berthou P, Bermell S, Merrien C, Jezequel M, Planchot M, Demaneche S, Brigaudeau C (2005) Synthèse des flottilles de pêche 2005. Flotte mer du Nord-Manche-Atlantique. Ifremer, France.
- Lee TN, Clarke ME, Williams E, Szmant AF, Berger T (1994) Evolution of the Tortugas gyre and its influence on recruitment in the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science* 54: 621-646.
- Lee TN, Rooth C, Williams E, McGowan M, Szmant AF, Clarke ME (1992) Influence of Florida Current, gyres and wind-driven circulation on transport of larvae and recruitment in the Florida Keys coral reefs. *Continental Shelf Research* 12: 971-1002.
- Lefebvre A, Antajan E, Delesmont R, Dewarumez J-M, Luczak C (2006) Surveillance écologique et halieutique site de Gravelines. Rapport scientifique annuel. Rapport LER/BL/RST/08/01, Ifremer, France.
- Lefebvre A, Ellien C, Davoult D, Thiébaud E, Salomon J-C (2003) Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection/diffusion model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57: 421-433.
- Lefevre J-C, Bouchard V (2002) From a civil engineering project to an ecological engineering project: An historical perspective from the Mont Saint Michel bay (France). *Ecological Engineering* 18: 593-606.
- Lefevre J-C, Laffaille P, Feunteun E, Bouchard V, Radureau A (2003) Biodiversity in salt marshes: from patrimonial value to ecosystem functioning. The case study of the Mont-Saint-Michel bay. *Comptes Rendus Biologies* 326: 125-131.
- Legendre L (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre P, Birks HJB (sous press) Chapter 7: From classical to canonical ordination. In: *Tracking Environmental Change using Lake Sediments, Volume 5: Data handling and numerical techniques*. (eds. Birks HJB, Lotter AF, Juggins S, Smol JP). Springer, Dordrecht.
- Legendre P, Fortin M-J (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. 2nd English Edition. Elsevier Science, Amsterdam.
- Legendre P, Thrush SF, Cummings VJ, Dayton PK, Grant J, Hewitt JE, Hines AH, McArdle BH, Pridmore RD, Schneider DC, Turner SJ, Whitlatch RB, Wilkinson MR (1997)

- Spatial structure of bivalves in a sandflat: Scale and generating processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 99-128.
- Lehane C, Davenport J (2002) Ingestion of mesozooplankton by three species of bivalve; *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edulis* and *Acquiptecten opercularis*. *Journal of Marine Biology* 82: 615-619.
- Lehane C, Davenport J (2004) Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels. *Marine Biology* 145: 101-107.
- Leppäkoski E, Olenin S (2000) Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions* 2: 151-163.
- Lindergarth M, André C, Jonsson PR (1995) Analysis of the spatial variability in abundance and age structure of two infaunal bivalves, *Cerastoderma edule* and *C. lamarcki*, using hierarchical sampling programs. *Marine Ecology Progress Serie* 116: 85-97.
- Ling SD, Johnson CR, Ridgway K, Hobday AJ, Haddon M (2009) Climate-driven range extension of a sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Global Change Biology* 14:
- Loo LO, Rosenberg R (1996) Production and energy budget in marine suspension feeding populations: *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria* and *Amphiura filiformis*. *Journal of Sea Research* 35: 199-207.
- Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Kay MC, Kidwell SM, Kirby MX, Peterson CH, Jackson JBC (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312: 1806-1809.
- Lynam CP, Gibbons MJ, Axelsen BE, Sparks CAJ, Coetzee J, Heywood BG, Brierley AS (2006) Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology* 16: R492.
- Martin S, Thouzeau G, Chauvaud L, Jean F, Guérin L, Clavier J (2006) Respiration, calcification, and excretion of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata* L.: implications for carbon, carbonate, and nitrogen fluxes in affected areas. *Limnology and Oceanography* 51: 1996-2007.
- McKenzie BR, Schiedek D (2007) Daily ocean monitoring since 1860s shows record warming of northern European seas. *Global Change Biology* 13: 1335-1347.
- McLachlan A (1996) Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Marine Ecology Progress Serie* 131: 205-217.
- McLachlan A, Turner I (1994) The interstitial environment of sandy beaches. *Marine Ecology* 15: 177-212.
- McLusky DS, Elliot M (2007) Transitional waters: a new approach, semantics or Just muddying the waters? . *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 359-363.
- Medernach L, Grémare A (1999) Comparaison de méthodes de l'évaluation de la production secondaire d'une population de l'annélide polychète *Ditrupea arietina* (O.F. Muller). *Oceanologica Acta* 22: 337-352.
- Ménesguen A, Cugier P, Loyer S, Vanhoutte-Brunier A, Hoch T, Guillaud JF, Gohin F (2007) Two- or three-layered box-models versus fine 3D models for coastal ecological modelling? A comparative study in the English Channel (Western Europe). *Journal of Marine Systems* 64: 47-65.
- Ménesguen A, Dreves L (1987) Sea-temperature anomalies and population dynamics variations: effects on growth and density of three bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 36: 11-21.
- Ménesguen A, Gohin F (2006) Observation and modelling of natural retention structures in the English Channel. *Journal of Marine Systems* 63: 244-256.

- Ménesguen A, Hoch T (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermohaline stratification. *Marine Ecology Progress Series* 146: 173-188.
- Méziane T (1997) Le réseau trophique benthique en baie du Mont Saint Michel: intégration de la matière organique d'origine halophile à la communauté à *Macoma balthica*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes 1, Rennes.
- Méziane T, Retiere C (2002) Growth of *Nereis diversicolor* (L.) juveniles fed with detritus of halophytes. *Oceanologica Acta* 25: 119-124
- Meziane T, Retière C (2001) Role of the biotic interactions on seasonal migrations of the macrozoobenthos living in the upper tidal- flat of the Western part of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Oceanologica Acta* 24 569-573
- Mieszowska N, Hawkins SJ, Burrows MT, Kendall MA (2007) Long-term changes in the geographic distribution and population structures of *Osilinus lineatus* (Gastropoda: Trochidae) in Britain and Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 537-545.
- Mieszowska N, Leaper R, Moore P, Kendall MA, Burrows MT, Lear D, Poloczanska E, Hiscock K, Moschella PS, Thompson RC, Herbert RJ, Laffoley D, Baxter J, Southward AJ, Hawkins SJ (2005) Marine biodiversity and climate change: assessing and predicting the influence of climatic change using intertidal rocky shore biota. *Marine Biological Association of the United Kingdom* 20: 53.
- Miramand P, Guyot T, Rybarczyk H, Mouny P, Dauvin J-C, Bessineton C (2001) Contamination of the biological compartment in the Seine estuary by Cd, Cu, Pb and Zn. *Estuaries* 24: 1056-1065.
- Miron G, Landry T, Archambault P, Frenette B (2005) Effects of mussel culture husbandry practices on various benthic characteristics. *Aquaculture* 250: 138-154.
- Monbet Y, Deprez M (1997) Aménagement des grands ports: effet des aménagements, effets sur les biocénoses. In: Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantiques, Manche et mer du Nord: synthèse, menaces et perspectives. (ed. Dauvin J-C). Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie-Service du Patrimoine naturel /IEGB/MNHN, Paris.
- Muniz P, Venturini N, Pires-Vanin AMS, Tommasi LR, Borja A (2005) Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Marine Pollution Bulletin* 50: 624-637.
- Muus K (1973) Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. *Ophelia* 12: 79-116.
- Muxika I, Borja A, Bald J (2007) Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 16-29.
- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280-283.
- Naylor RL, Goldburg RJ, Primavera JH, Kautsky N, Beveridge MCM, Clay J, Folke K, Lubchenco I, Mooney H, Troell M (2000) Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature* 405: 1017-1024.
- Nehring S (2006) Four arguments why so many alien species settle into estuaries, with special reference to the German river Elbe. *Helgoland Marine Research* 60: 127-134.
- Newell RC, Seiderrer LJ, Robinson JE (2001) Animal: Sediment relationships in coastal deposits of the eastern English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 1-9.

- Nicodic J (1981) Dynamique sédimentaire dans la partie occidentale de la baie du Mont Saint Michel. Thèse de Doctorat, Université de Nantes, Nantes.
- Noël P, Blanchard M, Berthou P (1995) Cartographie et évaluation des principaux mollusques filtreurs du golfe Normano-Breton. Rapport interne DEL/95.11 et rapport du Laboratoire Côtier DRV/RH, Ifremer, Brest.
- Norén F, Haamer J, Lindahl O (1999) Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* mussel bed. Marine Ecology Progress Serie 191: 187-194.
- Occhipinti-Ambrogi A (2007) Global change and marine communities: Alien species and climate change. Marine Pollution Bulletin 55: 342-352.
- OFIMER (2008) Les chiffres clés de la filière pêche et aquaculture en France. Office national interprofessionnel des produits de la mer et de l'aquaculture, France.
- Olafson EB (1989) Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. Marine Ecology Progress Serie 55: 171-179.
- Olafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post- settlement processes. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 32: 65-109.
- Olivier F, Vallet C, Dauvin J-C, Retiere C (1996) Drifting in postlarvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 199: 89-109.
- Onitsuka G, Morimoto A, Takikawa T, Watanabe A, Moku M, Yoshikawa Y, Yanagi T (2009) Enhanced chlorophyll associated with island-induced cyclonic eddies in the eastern channel of the Tsushima Straits. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81: 401-408.
- Orbi A, Salomon J-C (1988) Dynamique de marée dans le golfe normand-breton. Oceanologica Acta 11: 55-64.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F (1998) Fishing down marine food webs. Science 279: 860-863.
- Pearson T, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanography and Marine Biology Annual Review 16: 229-311.
- Peterson CH (1991) Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. American Scientist 79: 236-249.
- Philippart CJM, Van Akel HM, Beukema JJ, Bos OG, Cadée GC, Dekker R (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. Limnology and Oceanography 48: 2171-2185.
- Pielou EC (1969) An introduction to mathematical ecology. Wiley, New York.
- Pingree RD, Forster GR, Morrison GK (1974) Turbulent convergent tidal fronts. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 54: 469-479.
- Pingree RD, Maddock L (1977) The eddies and coastal discharge. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 57: 869-875.
- Pinto R, Patrício J, Baeta A, Fath BD, Neto JM, Marques JC (2009) Review of estuarine biotic indices to assess benthic condition. Ecological Indicators 9: 1-25.
- Pitel M, Berthou P, Fifas S (2001) 1 - Dredge design and fisheries; 2 - Environnemental impact; 3 - Management. Rapport interne.DRV/RH/LBREST Ifremer, Brest.
- Poore GCB, Wilson GDF (1993) Marine species richness. Nature 361: 597-598
- Pörtner HO, Berdal B, Blust R, Brix O, Colosimo A, De Wachter B, Giuliani A, Johansen T, Fischer T, Knust R, Lannig G, Naevdal G, Nedenes A, Nyhammer G, Sartoris FJ, Serendero I, Sirabella P, Thorkildsen S, Zakhartsev M (2001) Climate induced

- temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Continental Shelf Research* 21: 1975-1997.
- Pranovi F, Da Ponte F, Torricelli P (2007) Application of biotic indices and relationship with structural and functional features of macrobenthic community in the lagoon of Venice: an example over a long time series of data. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1607-1618.
- Puente A, Diaz RJ (2008) Is it possible to assess the ecological status of highly stressed natural estuarine environments using macroinvertebrates indices? *Marine Pollution Bulletin* 56: 1880-1889.
- Puente A, Juanes JA, García A, Álvarez C, Revilla JA, Carranza I (2008) Ecological assessment of soft bottom benthic communities in northern Spanish estuaries. *Ecological Indicators* 8: 373-388.
- Quintino V, Elliott M, Rodrigues AM (2006) The derivation, performance and role of univariate and multivariate indicators of benthic change: Case studies at differing spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 368-382.
- Raffaelli D, Hawkins S (1999) *Intertidal ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pays-Bas.
- Ramon M (1996) Relationships between the bivalve *Mytilus edulis* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in a soft bottom environment: an example of interaction at small spatial scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 204: 179-194.
- Ramsay K, Kaiser MJ, Richardson CA, Veale LO, Brand AR (2000) Can shell scars on dog cockles (*Glycymeris glycymeris* L.) be used as an indicator of fishing disturbance? *Journal of Sea Research* 43: 167-176.
- Retière C (1979) *Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normanno-Breton*. Thèse d'état, Université de Rennes, Rennes.
- Rhoads DC (1974) organisme-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 12: 263-300.
- Ricciardi A, Bourget E (1998) Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 163: 245-251.
- Ricklefs RE, Miller L (2005) *Ecologie* (1^{ère} édition). De Boeck Université.
- Riera P (2007) Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 33-41.
- Rippon S (2000) *The transformation of coastal wetlands: exploitation and management of marshland landscapes in North West Europe during the Roman and Medieval periods* British Academy, London.
- Robertson AI (1979) The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38: 193-202.
- Rogers SI, Greenaway B (2005) A UK perspective on the development of marine ecosystem indicators. *Marine Pollution Bulletin* 50: 9-19.
- Ropert M, Dauvin JC (2000) Renewal and accumulation of a *Lanice conchylega* (Pallas) population in the baie des Veys, western Bay of Seine *Oceanologica Acta* 23: 529-546.
- Rosenberg R, Blomqvist M, Nilsson H, Cederwall H, Dimming A (2004) Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 49: 728-739.
- Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli V, Neofotis P, Wu Q, Casassa G, Menzel A, Root TL, Estrella N, Seguin B, Tryjanowski P, Liu C, Rawlins S, Imeson A (2008) Attributing

- physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453: 353-357.
- Rueda JL, Smaal AC (2004) Variation of the physiological energetics of the bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) within an annual cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 301: 141-157.
- Rumohr H, Kujawski T (2000) The impact of trawl fishery on the epifauna of the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1389-1394.
- Rygg B (2002) Indicator species index for assessing benthic ecological quality in marine waters of Norway. Oslo.
- Salas F, Marcos C, Neto JM, Patrício J, Pérez-Ruzafa A, Marques JC (2006) User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. *Ocean & Coastal Management* 49: 308-331.
- Salas F, Neto JM, Borja A, Marques JC (2004) Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators* 4: 215-225.
- Salomon J-C (1990) Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La mer* 28: 211-217.
- Salomon J-C (1991) Hydrodynamic action on benthic macrofauna in tidal coastal zones. *ICES Journal of Marine Science* 192: 15-23.
- Salomon J-C, Breton M (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. In: *Proceeding of the International Colloquium on the environment of epicontinental seas*. Lille 20-22 March 1990. *Oceanologica Acta* 11: 47-53.
- Salomon JC, Breton M (1993) An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanologica Acta* 16: 439-448.
- Salvat B (1964) Les conditions hydrodynamiques interstitielle des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la jeune endogée. *Cahiers de Recherche de l'Académie des Sciences* 259: 1567-1579.
- Samuelson GM (2001) Polychaetes as Indicators of Environmental Disturbance on Subarctic Tidal Flats, Iqaluit, Baffin Island, Nunavut Territory. *Marine Pollution Bulletin* 42: 733-741.
- Sanchez E, Colmenarejo MF, Vicente J, Rubio A, Garcia MG, Travieso L, Borja R (2007) Use of the water quality index and dissolved oxygen deficit as simple indicators of watersheds pollution. *Ecological Indicators* 7: 315-328.
- Sanders HL, Goudsmit EM, Mills EL, Hampson GE (1962) A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* 7: 63-79.
- Sauriau PG, Kang CK (2000) Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia* 440: 317-329.
- Savina M (2004) Modélisation écologique des populations de palourdes roses (*Paphia rhomboïdes*) et d'amandes des mers (*Glycymeris glycymeris*) en Manche. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, Marseille.
- Savina M, Ménesguen A (2007) The growth of the banded carpet shell (*Paphia rhomboïdes*) in a contrasted region, the English Channel (Western Europe): A modelling study. *Ecological Modelling* 205: 39-51.
- Savina M, Pouvreau S (2004) A comparative ecophysiological study of two infaunal filter-feeding bivalves: *Paphia rhomboïdes* and *Glycymeris glycymeris*. *Aquaculture* 239: 289-306.
- Schrope M (2006) The real sea change. *Nature* 443: 622-624.

- Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series* 31: 131-142.
- Seed R, Brown RA (1977) A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* (L.) in Strangford Lough, Northern Ireland. *Oecologia* 30: 173-188.
- Seilheimer TS, Mahoney TP, Chow-Fraser P (2009) Comparative study of ecological indices for assessing human-induced disturbance in coastal wetlands of the Laurentian Great Lakes. *Ecological Indicators* 9: 81-91.
- Seitz RD, Lipcius RN, Hines AH, Eggleston DB (2001) Density-dependent predation, habitat variation and the persistence of the marine bivalve prey. *Ecology* 82: 2435-2451.
- Sherman K, Sissenwine M, Christensen V, Duda A, Hempel G, Ibe C, Levin S, Lluch-Belda D, Matishov G, McGlade J, O'Toole M, Seitzinger S, Serra R, Skjoldal H-R, Tang Q, Thulin J, Vandeweerd V, Zwanenburg K (2005) A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series* 300: 275-279.
- Sigurdsson JB, Titman CW, Davies PA (1976) The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature* 262: 386-387.
- Simboura N, Reizopoulou S (2007) A comparative approach of assessing ecological status in two coastal areas of Eastern Mediterranean. *Ecological Indicators* 7: 455-468.
- Simboura N, Zenetos A (2002) Benthic indicators to use in ecological quality classification of mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science* 3/2: 77-111.
- Snelgrove PVR, Butman CA (1994) Animal-sediment relationships revisited: causes versus effect. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32: 111-177.
- Sornin JM (1981) Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchylicultures. Thèse de Doctorat, Université de Nantes, Nantes.
- Southward AJ (1995) The importance of long time-series in understanding the variability of natural systems. *Helgoland Marine Research* 49: 329-333.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdana ZA, Finlayson M, Halpern BS, Al-Lombana MAJ, Lourie SA, Martin KD, Mc-Manus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573-583.
- Stachowicz JJ, Bruno JF, Duffy JE (2007) Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 739-766.
- Stamatopoulos C, Caddy JF, 1999. Estimation of von Bertalanffy growth parameters - A versatile linear regression approach. Regional Office for Africa, Accra: F.A.O.
- Stenton-Dozey JME, Jackson LF, Busby AJ (1999) Impact of mussel culture on macrobenthic community structure in Saldanha Bay, South Africa. *Marine Pollution Bulletin* 39: 357-366.
- Stephenson TA, Stephenson A (1949) The universal features of zonation between tide marks on rocky coasts. *Journal of Ecology* 37: 289-308.
- Streftaris N, Zenetos A, Papathanassiou E (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 43: 419-453.
- Surugi V, Dauvin J-C, Gillet P, Ruellet T (2008) Can seamounts provide a good habitat for polychaete annelids? Example of the northeastern Atlantic seamounts. *Deep Sea Research* 155: 1515-1531.

- Tebble N (1976) British bivalve seashells: a handbook for identification. British Museum of Natural History, London.
- Tegner MJ, Basch LV, Dayton PK (1996) Near extinction of an exploited marine invertebrate. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 278-280.
- Thiébaud E, Cabioch L, Dauvin JC, Retière C, Gentil F (1997) Spatio-temporal persistence of the *Abra alba*-*Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine (English Channel). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77: 1165-1185.
- Thorin S, Radureau A, Feunteun E, Lefeuvre J-C (2001) Preliminary results on a high east-west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-Michel bay. *Continental Shelf Research* 21: 2167-2183.
- Thouzeau G, Chauvaud L, Grall J, Guérin L (2000) Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Séries III – Sciences de la Vie* 323: 815-825.
- Thrush SF (1991) Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 75-79.
- Thrush SF, Schneider DC, Legendre P, Whitlatch RB, Dayton PK, Hewitt JE, Hines AH, Cummings VJ, Lawrie SM, Grant J, Pridmore RD, Turner SJ, McArdle BH (1997) Scaling-up from experiments to complex ecological systems: where to next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 243-254.
- Tomlinson PK (1971) NORMSEP: normal distribution separation. In: Computer program for fish stock assessment. (ed. Abramson NJ). FAO Fisheries Technical Paper N° 101.
- Tronzynski J, Munsch C, Moisan K (1999) Les contaminants organiques qui laissent des traces: sources, transport et devenir. Editions Ifremer, Programme Scientifique Seine-Aval, fascicule 12, Rouen.
- Tyler P (1977) Sub-littoral community structure of Oxwich Bay, South Wales in relation to sedimentological, physical, oceanographic and biological parameters. In: *Biology of Benthic organisms*. (eds. Keegan BF, O'Ceidigh PO, Boaden PJS). Proceedings of the 11th European Symposium on Marine Biology, pp. 559-566.
- van Aken HM (2008) Variability of the water temperature in the western Wadden Sea on tidal to centennial time scales. *Journal of Sea Research* 60: 227-234.
- van der Meer DL, van den Thillart GE, Witte F, de Bakker MA, Besser J, Richardson MK, Spaink HP, Leito JT, Bagowski CP (2005) Gene expression profiling of the long-term adaptive response to hypoxia in the gills of adult zebrafish *American Journal of Physiology* 289: R1512 -R1519.
- Van Hoey G, Vincx M, Degraer S (2007) temporal variability in the *Abra alba* community determined by global and local events. *Journal of Sea Research* 58: 144-155.
- Vaquier-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 15452-15457
- Viard F, Ellien C, Dupont L (2006) Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Marine Research* 60: 144-152.
- Vincent B, Joly D, Harvey M (1994) Spatial variation in growth of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat: effects environmental factors and intraspecific competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 223-238.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of world's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Weinberg JR (2005) Bathymetric shift in the distribution of Atlantic surfclams: response to warmer ocean temperature. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1444-1453.

- Williams ID, Van Der Meer J, Dekker R, Beukema JJ, Holmes SP (2004) Exploring interaction among intertidal macrozoobenthos of the Dutch Wadden Sea using population growth models. *Journal of Sea Research* 52: 307-319.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.
- Ysebaert T, Hart M, Herman PMJ (2009) Impacts of bottom and suspended cultures of mussels *Mytilus* spp. on the surrounding sedimentary environment and macrobenthic biodiversity. *Helgoland Marine Research* 63: 59–74.
- Ysebaert T, Herman PMJ (2002) Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 244: 105-124.
- Zacherl D, Gaines SD, Lonhart SI (2003) The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *Journal of Biogeography* 30: 913-924.
- Zettler ML, Schiedek D, Glockzin M (2008) Chapter 17: Zoobenthos. In *State and evolution of the Baltic Sea, 1952 - 2005. A detailed 50-year survey of meteorology and climate, physics, chemistry, biology, and marine environment.* (eds. Feistel R, Nausch G, Wasmund N). John Wiley & Sons, Hoboken, pp. 517-541.

LISTE DES FIGURES

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** La Manche et ses différents compartiments (d'après Holme 1966).
- Figure 2.** Distribution des différents sédiments en Manche d'après Larsonneur (1982) in Savina (2004)
- Figure 3.** Courants résiduels en Manche calculés (A) sans vent, (B) pour un vent constant de sud-ouest, et (C) pour un vent constant de nord-est (d'après Salomon & Breton 1993).
- Figure 4.** Les principaux sites conchylicoles de la Manche.
- Figure 5.** Distribution des différents types de sédiment dans le golfe Normano-Breton (selon Larsonneur 1982).
- Figure 6.** Répartition des températures (A) hivernales et (B) estivales des eaux de surface dans le golfe normano-breton en 2008 (Images SeaWifs, Ifremer : Source Satellite Application Facility O&SI d'EUMETS AT et MétéoFrance à Lannion). Les zones blanches traduisent des zones nuageuses ou sans données.
- Figure 7.** Image satellite des teneurs moyennes annuelles de chlorophylle- α , dans les eaux de surface de l'ensemble de la Manche (d'après Ménesguen et al. 2007).
- Figure 8.** Carte de répartition des peuplements benthiques du golfe normano-breton selon les travaux de Retière (1979). Les données ont été numérisées dans le cadre du Réseau de surveillance de la flore et de la faune benthique marine (REBENT).
- Figure 9.** Localisation géographique de la baie du Mont-Saint-Michel ainsi que ses installations conchylicoles anciennes et nouvelles en 2003.
- Figure 10.** Cartographie morphosédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel en 2002 (Réalisée par Bonnot-Courtois, 2007).
- Figure I-1.** Photos des trois espèces de bivalves (A) *P. rhomboides*, (B) *G. glycymeris* et (C) *T. ovata* (source C. Houbin).
- Figure I-2.** Localisation des 72 stations échantillonnées le long des 11 transects coupant les différentes structures tourbillonnaires dans le golfe Normand-Breton. Les stations indiquées par des cercles rouges n'ont pas été prospectées. La station G616, à l'est de Guernesey, a été prélevée lors de la mission DISPRO-4.
- Figure I-3.** Photographie de la benne Hamon (A), et (B) schématisation de son mécanisme de fonctionnement.
- Figure I-4.** Représentation superposée (A) des quatre modèles de croissance en fonction du nombre d'individus N et du temps t , et (B) des quatre équations différentielles qui décrivent les différents modèles de croissance.
- Figure I-5.** Positionnement des 892 stations échantillonnées entre 1970 et 1976 lors des travaux antérieurs de Retière (1979).
- Figure I-6.** Photo de la drague Raillier du Baty (A), et (B) schéma descriptif de son mécanisme.
- Figure I-7.** Répartition spatiale des différents paramètres granulométriques : (A) la médiane, (B) les pourcentages de graviers, (C) les pourcentages de vases et enfin (D) les pourcentages de sables.
- Figure I-8.** Représentation graphique des stations échantillonnées lors de la mission Benthomont-I selon (A) le diagramme de Sheppard réalisé sur la base de trois systèmes de coordonnées granulométriques : les graviers (> 2 mm), les sables ($0,063 - 2$ mm) et les vases ($< 0,063$ mm) ; une carte de distribution spatiale des différents groupes texturaux définis par le triangle de Sheppard ; (C) une carte de distribution spatiale de l'indice de tri.
- Figure I-9.** Dendrogramme effectué à partir de la matrice des distances euclidiennes, calculée d'après les données granulométriques suivantes : la médiane (μm), l'indice de tri, et les pourcentages de graviers (< 2 mm), de sables ($0,063 - 2$ mm) et de vases ($> 0,063$ mm). Deux principaux ensembles sont identifiés dont le plus important est subdivisé en deux sous-ensembles.
- Figure I-10.** Représentation sous forme de camemberts des différents pourcentages de contribution respectivement avec et sans les stations Rb et Lb en termes (A, C) de richesse spécifique 'RS' et (B, D) d'abondance.
- Figure I-11.** Histogrammes des 10 principales espèces, avec et sans les stations rb et Lb, classées selon leurs densités moyennes (A, C) et leurs pourcentages d'occurrence (B, D).
- Figure I-12.** Cartes de distribution spatiale des densités exprimées en individus par m^2 (A), de la richesse spécifique (B) et de la diversité H' (C) au sein du golfe Normano-breton
- Figure I-13.** Répartition des moyennes d'abondance (A) et de la richesse spécifique (B) au sein des graviers sableux et des sables graveleux.
- Figure I-14.** Proportions des groupes trophiques en termes (A) d'abondances moyennes ($ind.m^{-2}$) et (B) de richesse spécifique.
- Figure I-15.** Représentation (A) du dendrogramme effectué à partir de l'indice de similarité de Bray-Curtis, et (B) du MDS, sur l'ensemble de la macrofaune benthique du golfe Normano-breton. Données transformées

en log (x+1). Deux principaux assemblages faunistiques ont été identifiés, ainsi que cinq petits groupes de stations.

- Figure I-16.** Carte de distribution des assemblages faunistiques définis selon le dendrogramme, en fonction des cinq structures tourbillonnaires du golfe normano-breton.
- Figure I-17.** Cartes de répartition spatiale en densité (Ind.m⁻²) des trois populations de mollusques bivalves *P. rhomboïdes* (A), *G. glycymeris* (B) et *T. ovata* (C), au sein du golfe Normano-breton.
- Figure I-18.** Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *P. rhomboïdes*.
- Figure I-19.** Relation âge-longueur pour les trois espèces de bivalves du golfe Normano-breton : *P. rhomboïdes* (A), *G. glycymeris* (B) et *T. ovata* (C). La courbe de croissance suit le modèle de Von Bertalanffy (1938) et est représentée graphiquement en rouge, les valeurs observées en bleu, et la ligne verte représentant la longueur infinie atteinte par chacune des espèces au sein de chaque tourbillon.
- Figure I-20.** Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *G. glycymeris*.
- Figure I-21.** Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge (nombre de stries d'arrêts de croissance, exprimé en années) pour *T. ovata*.
- Figure I-22.** Evolution Evolution des moyennes de température depuis 1979 de l'eau de surface (A) annuelles, (B) hivernales et (C) estivales. Les données de Cancale sont indiquées par un trait rouge (données ROCCH transmises par N. Desroy et A. Legendre, Ifremer, CRESCO-Dinard) ; celles de Flamanville sont indiquées par un trait bleu (données EDF-CNPE de Flamanville transmises par L. Drévès, Centre Ifremer de Brest) ; et par un trait vert sont indiquées les données de Guernesey (données transmises par David Wilkinson du 'Guernsey Department Of Fisheries').
- Figure I-23.** Cas d'une distribution inchangée et ubiquiste d'une espèce de bivalve *P. rhomboïdes* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.
- Figure I-24.** Cas d'une distribution inchangée littorale d'une espèce de bivalve *S. ovalis* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.
- Figure I-25.** Cas d'une distribution inchangée et ubiquiste et limitée au sud de Jersey, d'une espèce de bivalve *G. minima* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.
- Figure I-26.** Cas d'une distribution occidentale restée inchangée d'une espèce de polychète *E. oculata* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.
- Figure I-27.** Cas d'une distribution en progression du bivalve *N. nucleus* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.
- Figure I-28.** Cas d'une distribution en progression du polychète *N. latericeus* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.
- Figure I-29.** Cas d'une distribution en régression du bivalve *S. elliptica* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 dans le golfe normano-breton.
- Figure I-30.** Cas d'une distribution en régression du bivalve *T. ovata* (A) durant les années 70 et (B) en 2002 et durant les travaux de Retière 1979.
-
- Figure II-1.** Photographies des quatre modèles biologiques : *Macoma balthica* (A), *Cerastoderma edule* (B), *Spisula ovalis* (C) et (D) *Abra alba*.
- Figure II-2.** Grille d'échantillonnage des 176 stations prospectées sur l'ensemble du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel lors de la mission Benthomont-III.
- Figure II-3.** Photos du quadrat (A) et de la benne Smith Mc-Intyre (B) utilisés pour les prélèvements des 176 stations couvrant l'ensemble de l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel lors de la mission Benthomont-III. Ces deux types d'échantillonneurs ont une surface de récolte de 0,1 m² de sédiment chacun.
- Figure II-4.** Cartes de distribution des groupes texturaux (A), de la médiane (B) et de l'indice de tri (C) en baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-5.** Cartes des différentes proportions (A) de graviers (> 2mm), (B) de sables ([0,063 – 2[mm) et (C) de vases (< 0,063 mm) en baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-6.** Proportion des différents groupes écologiques en termes d'abondance et de richesse spécifique de l'ensemble de la macrofaune benthique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-7.** Densités moyennes (ind.m⁻²) et pourcentage d'occurrence des 10 principales espèces de la macrofaune benthique de la baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-8.** Cartes de distribution spatiale des densités (A), et de la richesse spécifique (B) en baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-9.** Cartes de distribution spatiale de l'indice (A) de diversité de Shannon-Weaver H' (log base 2), de l'indice (B) de Simpson (1-Lambda') en baie du Mont-Saint-Michel.

- Figure II-10.** Proportions des différents groupes trophiques en termes d'abondance (ind.m⁻²) et de richesse spécifique (RS), de l'ensemble de la macrofaune du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-11.** Dendrogramme effectué à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis, des espèces présentes dans plus de 5% des stations (A), et (B) représentation du MDS en 3D avec une valeur de stress de 0,17. Les données ont subi une transformation log(x+1). Quatre assemblages faunistiques se distinguent à 25% de similarité. Les assemblages 2 et 3 se subdivisent respectivement en deux et trois sous-assemblages (indiqués par les encadrés rose et bleu).
- Figure II-12.** Cartes de distribution spatiale des quatre principaux assemblages benthiques (A) et des sous-assemblages (B) en baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure II-13.** Proportions des groupes trophiques en abondance (ind.m⁻², A) et en terme de richesse spécifique (B).
- Figure II-14.** Diagramme de double projection de l'Analyse Canonique de Redondance réalisé sur les données du peuplement macrobenthique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel. Le diagramme représente les espèces (croix rouges), les stations (ronds vides) et les variables explicatives significatives.
- Figure II-15.** Cartes des CPMV qui expliquent une part significative de la variance de la matrice des densités d'espèces. Quatre sous-modèles de CPMV ont été définis : le modèle spatial à large échelle (A), le modèle spatial à moyenne échelle (B), le modèle spatial à fine échelle (C) et le modèle spatial à très fine échelle (D). Les carrés blancs correspondent aux valeurs négatives et les carrés noirs correspondent aux valeurs positives par rapport à l'axe canonique 1.
- Figure II-16.** Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSCL.m⁻² (B) de *Macoma balthica* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003.
- Figure II-17.** Structures démographiques de *Macoma balthica* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.
- Figure II-18.** Distribution des abondances (ind.m⁻²) de *Macoma balthica* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003. (A) individus âgés d'un an, (B) individus âgés de deux ans.
- Figure II-19.** Cartes des CPMV qui expliquent une part significative de la variance de la matrice des densités de *M. balthica*. Trois sous-modèles de CPMV ont été définis : le modèle spatial à large échelle (A), le modèle spatial à moyenne échelle (B) et le modèle spatial à fine échelle (C). Les carrés blancs correspondent aux valeurs négatives et les carrés noirs correspondent aux valeurs positives par rapport à l'axe canonique 1.
- Figure II-20.** Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSLC.m⁻² (B) de *Cerastoderma edule* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003.
- Figure II-21.** Distribution des fréquences de taille de *Cerastoderma edule* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.
- Figure II-22.** Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSLC.m⁻² (B) de *Spisula ovalis* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003.
- Figure II-23.** Structures démographiques de *Spisula ovalis* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003.
- Figure II-24.** Distribution des abondances en ind.m⁻² (A) et des biomasses en g PSLC.m⁻² (B) d'*Abra alba* en baie du Mont-Saint-Michel en avril 2003
- Figure II-25.** Distribution des fréquences de taille d'*Abra alba* en baie du Mont-Saint-Michel en Avril 2003. (A) sur l'ensemble de la baie, (B) dans le secteur occidental, (C) dans le secteur oriental.
- Figure III-1.** Positionnement des 257 stations échantillonnées lors des deux campagnes océanographiques « Benthomont-II » et « Benthomont III » sur l'ensemble de la baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure III-2.** Organigramme des neuf habitats génériques qui composent les eaux marines et milieux à marée. Les habitats indiqués en noir sont ceux retenus en baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure III-3.** Définition du statut écologique des stations échantillonnées selon la méthode du M-AMBI, par projection sur l'axe factoriel défini par les conditions de référence (d'après Bald et al. 2005). Les lettres se définissent comme suit : E pour 'élevé', B pour 'bon', Md pour 'modéré', P pour 'pauvre' et M pour 'mauvais'.
- Figure III-4.** Cartes des habitats (A) génériques et (B) élémentaires des substrats meubles intertidaux et subtidaux de la baie du Mont-Saint-Michel.
- Figure III-5.** Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H'). (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.
- Figure III-6.** Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice BOPA. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.
- Figure III-7.** Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice AMBI. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.

Figure III-8. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice M-AMBI. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.

Figure III-9. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice UK. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.

Figure III-10. Statut écologique du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel établi à partir de l'indice danois DK. (A) Proportions relatives des cinq statuts écologiques. (B) Carte de distribution des statuts écologiques.

Figure III-11. Limite d'utilisation de l'indice BOPA (Dauvin & Ruellet 2007) à travers l'exemple d'une régression linéaire entre celui-ci et l'indice AMBI. Les points indiqués en rouge renferment de fortes abondances en oligochètes classées comme opportunistes et que l'indice BOPA n'intègre pas dans son calcul.

Figure III-12. Modèle général des effets de l'enrichissement en matière organique sur la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse des organismes benthiques d'après Pearson & Rosenberg (1978), ainsi que sur les cinq groupes écologiques.

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Liste des initiatives de protection, directes ou indirectes, des habitats côtiers & marins d'Europe adoptées par l'Union Européenne et ses états membre. La liste des conventions et des directives sont fournies en anglais (Airoldi & Beck 2007).

Tableau I-1. Répartition des 72 stations au sein des cinq principales structures tourbillonnaires du golfe normano-breton.

Tableau I-2. Caractéristiques moyennes des ensembles sédimentaires identifiés d'après le dendrogramme établi à partir des données granulométriques. Les écart-types sont indiqués pour les moyennes de la médiane.

Tableau I-3. Matrice des coefficients de corrélation du rang de Spearman entre les variables biologiques (richesse spécifique, abondance, indice de diversité de Shannon H') et les variables granulométriques (médiane, indice de tri, proportions de graviers, de sables et de vases). Les valeurs en rouges indiquent une valeur significative au seuil $\alpha=0,05$.

Tableau I-4. Classement des 5 espèces dominantes en termes d'abondance moyenne (X_{moy}) et de pourcentage IndVal. Description des caractéristiques biotiques des divers ensembles à travers: l'abondance moyenne ($Ind.m^{-2}$), la richesse spécifique moyenne (RS moy), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'abondance totale au sein des 70 stations échantillonnées lors de la mission "Benthomont-I". Pour chaque paramètre, l'erreur type est calculée.

Tableau I-5. Caractéristiques biotiques des cinq principaux tourbillons au sein de l'assemblage type de sédiments grossiers. Description de valeurs moyennes de l'abondance, de la richesse spécifique et de l'indice de diversité H', avec leur erreurs types (ET). Classification des 5 espèces les plus abondantes et les plus discriminantes selon IndVal (i.e. valeur > 60%).

Tableau I-6. Valeurs de la statistique R fournies par l'ANOSIM lors de la comparaison de la structure des communautés macrobenthiques entre les cinq structures tourbillonnaires prises deux à deux. Les valeurs de la probabilité associées au test sont fournies entre parenthèses. Les valeurs R significatives au seuil de 5% sont indiquées en rouge, et celles au seuil de 1% sont indiquées en bleu.

Tableau I-7. Résultats des divers paramètres de croissances K, L_{∞} et T_0 , obtenus à partir des courbes de croissance de Von Bertalanffy en fonction des trois espèces de bivalve au sein de l'ensemble du Golfe Normano-Breton (GNB) et de chaque tourbillons.

Tableau I-8. Liste des bivalves inventoriés en 2002 et en 1976, et classés selon Holme (1966). Seules les espèces indiquées en gras ont été comparées entre les deux périodes de prélèvement.

Tableau II-1. Modèles utilisés pour l'estimation indirecte de la production secondaire annuelle moyenne. W_{moy} : poids individuel moyen, B : biomasse moyenne, A : durée de vie (en années), T : température annuelle moyenne (en °C), D : profondeur (en m sachant que pour le domaine intertidal D est égal à 1). Les variables binaires (si oui = 1, si non = 0) ont été établies pour les espèces subtidales (D_{subt}), l'endofaune (D_{inf}), l'épifaune mobile (D_{moti}), annélides ou crustacés (DM), échinodermes ($Dechi$), insectes ($Dinse$).

Tableau II-2. Matrice de coefficient de corrélation de rangs de Spearman entre les variables biotiques : la richesse spécifique (RS), l'abondance (N), les indices de diversité de Simpson ($1-\lambda$) et de Shannon-Weaner ($H' \log 2$) ; les variables abiotiques définissant la géographie et la nature sédimentaire en baie du Mont-Saint-Michel. Les valeurs significatives hors la diagonale sont indiquées en gras.

Tableau II-3. Caractéristiques des quatre assemblages benthiques de la baie du Mont-Saint-Michel, en termes d'abondance, de richesse spécifique et d'indice de diversité H' exprimés par leurs valeurs moyennes ainsi que l'erreur type. Un classement des 5 espèces les plus abondantes est proposé avec les abondances moyennes et leur erreur type. Les cinq espèces les plus discriminantes sont indiquées par des pourcentages de contribution issus des analyses SIMPER.

Tableau II-4. Classification des cinq espèces les plus abondantes et les plus discriminantes selon SIMPER pour chacun des sous-assemblages benthiques 2 et 3 de la baie du Mont-Saint-Michel.

Tableau II-5. Définition des variables environnementales expliquant une portion significative de la variabilité de l'organisation du peuplement à l'intérieur de l'espace réduit. Les variables ont été sélectionnées grâce à une procédure de sélection ascendante.

Tableau II-6. Sélection ascendante des CPMV significatives sur la matrice des abondances de l'ensemble de la macrofaune benthique. Les variables sont ordonnées selon la valeur du coefficient de détermination R^2 pour un seuil de significativité $p < 0,05$.

- Tableau II-7.** Sélection ascendante des variables environnementales significatives sur les valeurs prédites de la matrice biologique Y (\hat{Y}), régressées sur les modèles spatiaux à différentes échelles. Seules les valeurs significatives au seuil $p < 0,05$ sont indiquées dans le tableau ci-contre.
- Tableau II-8.** Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Macoma balthica* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.
- Tableau II-9.** Sélection ascendante des CPMV significatives sur la matrice des abondances de *M. balthica* après transformation en $\log(x+1)$. Les variables sont ordonnées selon la valeur du coefficient de détermination R^2 , pour un seuil de significativité $p < 0,05$.
- Tableau II-10.** Sélection ascendante des variables environnementales significatives sur les valeurs prédites de la matrice des abondances de *M. balthica* Y (\hat{Y}), régressées sur les modèles spatiaux à différentes échelles. Seules les valeurs significatives au seuil $p < 0,05$ sont indiquées dans le tableau ci-contre.
- Tableau II-11.** Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Cerastoderma edule* en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.
- Tableau II-12.** Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Spisula ovalis* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographiques en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.
- Tableau II-13.** Résultats des régressions multiples entre les caractéristiques biologiques de *Abra alba* (i.e. abondances et biomasses) en tant que variables réponses et les facteurs environnementaux et géographique en tant que variables explicatives. Seules les variables explicatives significatives au seuil $\alpha = 0,05$ sont représentées. N est le nombre d'observations.
- Tableau II-14.** Estimation des stocks des 4 principales espèces de bivalves du domaine intertidal de la baie.
- Tableau II-15.** Estimation de la production secondaire (en g PSLC.m⁻².an⁻¹) des 4 principales espèces de bivalves du domaine intertidal de la baie selon différentes méthodes indirectes. Les valeurs fournies correspondent à la moyenne établie sur les 175 stations échantillonnées \pm l'écart-type. Les valeurs minimales et maximales par station sont également indiquées.
- Tableau II-16.** Densités moyennes (ind. m⁻²) de *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule* pour quelques populations intertidales de l'Atlantique avant la période de recrutement. Les étendues sont fournies entre parenthèses.

Tableau III-1. Groupes écologiques de polluto-sensibilités différentes d'après Hily (1984).

Tableau III-2. Etat de référence pour les valeurs de richesse spécifique, de diversité et d'AMBI des deux peuplements macrobenthiques majeurs du domaine intertidal de la baie du Mont-Saint-Michel.

Tableau III-3. Valeurs seuils utilisées pour définir les cinq statuts écologiques à partir des valeurs des indices $H'(\log_2)$, BOPA, AMBI, M-AMBI, UK et DK (d'après Borja et al. 2007, Dauvin & Ruellet 2007 et Labruno et al. 2006). Chaque statut est défini par un code couleur.

Tableau III-4. Importance des habitats élémentaires cartographiés en baie du Mont-Saint-Michel. Chaque habitat est représenté par une couleur également utilisée sur la carte de distribution des habitats (voir Figure III-4B).

Tableau III-5. Matrice des coefficients de corrélation linéaire de Pearson entre les six indices biotiques. Les valeurs en gras sont significatives au seuil $p < 0,05$.

Tableau III-6. Concordance des réponses (en %) fournies par les différents indices biologiques pris par paire en terme de statuts écologiques. Les cinq statuts écologiques définis dans le cadre de la DCE ont été pris en compte.

Tableau III-7. Concordance des réponses (en %) fournies par les différents indices biologiques pris par paire en terme de statuts écologiques. Seules deux catégories de statuts ont été prises en compte : 'bon-élevé' vs. 'modéré-pauvre-mauvais'.

ANNEXES

Annexe I-1. Coordonnées géographiques des 72 stations échantillonnées lors de la mission « Benthomont-I », à l'exception de la station G616 échantillonnées lors de la mission « DIPRO-4 ».

Point	Latitude	Longitude
Sb	49,2166670	-2,5000000
Sc	49,2344440	-2,4516670
Sd	49,2516670	-2,4169440
Se	49,2686110	-2,3688890
Sf	49,2858330	-2,3416670
Sj	49,3683330	-2,1680560
Sk	49,4011110	-2,1333330
Sl	49,4172220	-2,0833330
Sm	49,4344440	-2,0527780
Sn	49,4516670	-2,0016670
So	49,4688890	-1,9694440
Ga'	49,3516670	-2,4525000
Gb	49,3688890	-2,4191670
Gc	49,3505560	-2,4000000
G616	49,4422220	-2,4938890
Jb	49,4666670	-2,1333330
Jf	49,3000000	-2,1333330
Ha	49,0191670	-2,4000000
Hb	49,0416670	-2,3500000
Hc	49,0350000	-2,3000000
Hd	49,0300000	-2,1500000
He	49,0016670	-2,3222220
Hf	49,0222220	-2,2722220
Fa	48,8194440	-2,9333330
Fb	48,8016670	-2,8861110

Point	Latitude	Longitude
Db	48,6850000	-2,1722220
Db'	48,7191670	-2,2055560
Dc	48,7008330	-2,1277780
Ra	48,6972220	-1,8055560
Rb	48,7222220	-1,7688890
Rc	48,7686110	-1,7175000
Rd	48,8111110	-1,6852780
Ba	48,9500000	-2,0166670
Bb	48,9305560	-1,9833330
Bc	48,9000000	-1,9500000
Bd	48,8805560	-1,9166670
Be	48,8500000	-1,8833330
Bf	48,8305560	-1,8500000
Bg	48,8000000	-1,8166670
Bh	48,7805560	-1,7833330
Bi	48,7500000	-1,7500000
Mb	49,0188890	-1,9500000
Mc	49,0388890	-1,9000000
Md	49,0350000	-1,8333330
Me	49,0500000	-1,8000000
Mf	49,0611110	-1,7500000
Mg	49,0519440	-1,7000000
La	49,1522220	-1,9500000
Lb	49,1722220	-1,9000000
Lc	49,1683330	-1,8333330

Fc	48,8000000	-2,8388890
Fd	48,7944440	-2,7888890
Fe	48,7688890	-2,7416670
Ff	48,7750000	-2,6944440
Fg	48,7519440	-2,6472220
Fh	48,7555560	-2,5850000
Fi	48,7516670	-2,5352780
Fj	48,7361110	-2,4855560
Fk	48,7347220	-2,4358330
Fl	48,7166670	-2,4000000
Da	48,6833330	-2,2166670

Ld	49,1833330	-1,8000000
Le	49,1855560	-1,7358330
Lf	49,1855570	-1,6858330
Ca	49,3166670	-1,8000000
Cb	49,2833330	-1,8000000
Cc	49,2500000	-1,8000000
Cd	49,2166670	-1,8000000
Ce	49,1500000	-1,8000000
Cf	49,1166670	-1,8000000
Cg	49,0833330	-1,8000000
Ch	49,0166670	-1,8000000

Annexe I-2. Classification des 250 taxons identifiés lors de la mission « Benthomont-I ». Chaque espèce est définie par son groupe trophique : ‘C’ carnivore, ‘Dss’ dépositivore de subsurface, ‘Ds’ dépositivore de surface, ‘H’ herbivore, ‘Mb’ microbrouleur, ‘M’ mixte, ‘N’ Nécrophage et ‘S’ suspensivore.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre & espèce	GT
Mollusca	Bivalvia	Euheterodonta incertae	Semelidae	<i>Abra alba</i>	M
Mollusca	Polyplacophora	Neoloricata	Acanthochitonidae	<i>Acanthochitona crinitus</i>	Mb
Mollusca	Polyplacophora	Neoloricata	Acanthochitonidae	<i>Acanthochitona fascicularis</i>	Mb
Arthropoda	Pycnogonida	Pantopoda	Ammotheidae	<i>Achelia echinata</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Pectinidae	<i>Aequipecten opercularis</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	M
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca typica</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Ampharetidae	<i>Ampharete acutifrons</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Ampharetidae	<i>Amphicteis gunneri</i>	Ds
Echinodermata	Stellerioidea	Ophiurida	Amphiuridae	<i>Amphipholis squamata</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Ampithoidae	<i>Amphitholina cuniculus</i>	H
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Amphitrite edwardsi</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Amphitrite johnstoni</i>	Ds
Echinodermata	Stellerioidea	Ophiurida	Amphiuridae	<i>Amphiura securigera</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Paguridae	<i>Anapagurus hyndmanni</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Anomiidae	<i>Anomia ephippium</i>	S
Mollusca	Scaphopode	Dentaliida	Dentaliidae	<i>Antalis vulgaris</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Aonides oxycephala</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Aoridae	<i>Aora typica</i>	D
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Aphelochaeta sp.</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Eusiridae	<i>Apherusa bispinosa</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Eusiridae	<i>Apherusa jurinei</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Aphroditidae	<i>Aphrodita aculeata</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Tanaidacea	Apseuideoidea	<i>Apseudes latreilli</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Tanaidacea	Apseuideoidea	<i>Apseudes talpa</i>	D

Annelida	Polychaeta	Eunicida	Oeonidae	<i>Arabella iricolor</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinidae	<i>Arcopagia crassa</i>	S
Annelida	Polychaeta	Opheliida	Opheliidae	<i>Armandia polyophthalma</i>	Dss
Chordata	Ascidacea	Enterogona	Asciidiidae	<i>Ascidies type Molgula</i>	S
Echinodermata	Stelleroidea	Valvatida	Asterinidae	<i>Asterina gibbosa</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Atelecyclidae	<i>Atelecyclus rotundatus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Atylidae	<i>Atylus vedlomensis</i>	D
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Autolytus sp.</i>	C
Nemertina				<i>Némertes</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Axiidae	<i>Axius stirhynchus</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Branchiomma bombyx</i>	S
Chordata	Leptocardii	Leptocardii	Branchiostomidae	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Buccinidae	<i>Buccinum undatum</i>	N
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Calliostoma zizyphinum</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Calyptraeidae	<i>Calyptraea chinensis</i>	S
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Capitellidae	<i>Capitella capitata</i>	Dss
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Caprellidae	<i>Caprella equilibra</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Cauleriella sp.</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Ceradocus semiserratus</i>	D
Cnidaria	Anthozoa	Ceriantharia	<i>Cerianthidae</i>	<i>Cerianthus lloydii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Chaetopteridae	<i>Chaetopterus variopedatus</i>	S
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Chaetozone sp.</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Cheirocratus assimilis</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Cheirocratus sundevalli</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Pectinidae	<i>Chlamys varia</i>	S
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Chone duneri</i>	S
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Cirriiformia sp.</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Clausinella fasciata</i>	S

Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Cirolanidae	<i>Conilera cylindracea</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Calyptraeidae	<i>Crepidula fornicata</i>	S
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Demonax cambrensis</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Fissurellidae	<i>Diodora graeca</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Donacidae	<i>Donax vittatus</i>	S
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Oeonidae	<i>Dorvillea erucaeformis</i>	D
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Oeonidae	<i>Dorvillea rubrovittata</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Dosinia sp.</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Leucosiidae	<i>Ebalia tuberosa</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Leucosiidae	<i>Ebalia tumefacta</i>	S
Echinodermata	Echinoidea	Clypeasteroidea	Fibulariidae	<i>Echinocyamus pusillus</i>	Mb
Cnidaria	Hexacorallia	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsiella sp.</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Fissurellidae	<i>Emarginula fissura</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Pharidae	<i>Ensis ensis</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Epimeriidae	<i>Epimeria cornigera</i>	D
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eteone sp.</i>	C
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Maldanidae	<i>Euclymene lumbricoides</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Maldanidae	<i>Euclymene oerstedii</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eulalia sp.</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eumida sanguinea</i>	C
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Eunice vittata</i>	C
Annelida	Archannelida	Amphinomida	Euprosinidae	<i>Euprosine foliosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Eupolymnia nebulosa</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Cirolanidae	<i>Eurydice pulchra</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Majidae	<i>Eurynome aspera</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Majidae	<i>Eurynome spinosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Eurysyllis tuberculata</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Eusiridae	<i>Eusirus longipes</i>	C

Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	Naticidae	<i>Euspira catena</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Eusyllis blomstrandii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Sigalionidae	<i>Euthalenessa dendrolepis</i>	C
Annelida	Polychaeta	Flabelligerida	Flabelligeridae	<i>Flabelligera affinis</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Galatheidae	<i>Galathea intermedia</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Galatheidae	<i>Galathea strigosa</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Psammobiidae	<i>Gari depressa</i>	S
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Gattyana cirrhosa</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Gibbula cineraria</i>	Mb
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Gibbula magus</i>	Mb
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Gibbula pennanti</i>	Mb
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Gibbula tumida</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera alba</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera capitata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera gigantea</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera juveniles</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera oxycephala</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Arcoida	Glycymerididae	<i>Glycymeris glycymeris</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Gnathiidae	<i>Gnathia sp.</i>	C
Sipuncula	Sipunculidea	Golfingiida	Golfingiidae	<i>Golfingia vulgaris</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Astartidae	<i>Goodallia triangularis</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Gouldia minima</i>	S
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Haplosyllis spongicola</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Harmothoe extenuata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Harmothoe impar</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Inachidae	<i>Inachus dorsettensis</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda		<i>Isaeidae sp.</i>	C/D
Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Janiridae	<i>Janira maculosa</i>	D

Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Janiridae	<i>Janiropsis breviremis</i>	D
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Jujubinus striatus</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllococida	Hesionidae	<i>Kefersteinia cirrata</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Kelliidae	<i>Kellia suborbicularis</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Cardiidae	<i>Laevicardium crassum</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Lanice conchilega</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Laonice cirrata</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllococida	Syllidae	<i>Lepidonotus squamatus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Aoridae	<i>Leptocheirus hirsutimanus</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Aoridae	<i>Leptocheirus pectinatus</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Aoridae	<i>Leptocheirus pilosus</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Aoridae	<i>Leptocheirus tricristatus</i>	D
Mollusca	Polyplocophora	Neoloricata	Leptochitonidae	<i>Leptochinton sp.</i>	Mb
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Leptonidae	<i>Lepton squamosum</i>	S
Annelida	Polychaeta	Phyllococida	Nereididae	<i>Leptonereis glauca</i>	C
Echinodermata	Holothuroidea	Apodida	Synaptidae	<i>Leptosynapta sp.</i>	Dss
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Leucothoidae	<i>Leucothoe procera</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Leucothoidae	<i>Leucothoe richiardii procera</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Limoida	Limidae	<i>Limatula subauriculata</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Portunidae	<i>Liocarcinus pusillus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Liljeborgiidae	<i>Listriella picta</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Lucinidae	<i>Lucinoma borealis</i>	S
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineriopsis paradoxa</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris fragilis</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris latreilli</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Mactridae	<i>Lutraria angustior</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Pholadomyoidea	Lyonsiidae	<i>Lyonsia norvegica</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Lysianassa ceratina</i>	N

Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Lysianassa inspirata</i>	N
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Lysianassa plumosa</i>	N
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Lysidice ninetta</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Inachidae	<i>Macropodia sp.</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Maera othonis</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Maerella tenuimana</i>	D
Annelida	Polychaeta	Capitellida		<i>Maldanidae sp1.</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Capitellida		<i>Maldanidae sp2.</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Malmgrenia arenicolae</i>	C
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Marphysa bellii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Marphysa sanguinea</i>	C
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Megalomma vesiculosum</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Eulimidae	<i>Melanella alba</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Melita gladiosa</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Melitidae	<i>Melita obtusata</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Mytiloida	Mytilidae	<i>Modiolus modiolus</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Montacutidae	<i>Mysella bidentata</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius incrassatus</i>	N
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius reticulatus</i>	N
Arthropoda	Malacostraca	Nebaliacea	Nebaliidae	<i>Nebalia bipes</i>	D
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Nematonereis unicornis</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys caeca</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys hombergii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys juveniles</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys longosetosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereididae	<i>Nereis longissima</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Maldanidae	<i>Nichomache sp.</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Capitellidae	<i>Notomastus latericeus</i>	Dss

Annelida	Polychaeta	Amphinomida	Amphinomidae	<i>Notopygos megalops</i>	
Mollusca	Bivalvia	Nuculoida	Nuculidae	<i>Nucula nucleus</i>	Ds
Mollusca	Gastropoda	Nudibranchia		<i>Nudibranchia indéterminé</i>	C
Arthropoda	Pycnogonida	Pantopoda	Nymphonidae	<i>Nymphon brevirostre</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Muricidae	<i>Ocenebra erinacea</i>	C
Annelida	Oligochaeta			<i>Oligochaeta</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Opheliida	Opheliidae	<i>Ophelia limacina roscoffensis</i>	Ds
Echinodermata	Stelleroidea	Ophiurida	Ophiothrichidae	<i>Ophiothrix fragilis</i>	S
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Orbiniidae	<i>Orbinia latreillii</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Orbiniidae	<i>Orbinia sertulata</i>	Dss
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Orchomene humilis</i>	N
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Paguridae	<i>Pagurus bernhardus</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Paguridae	<i>Pagurus cuanensis</i>	D
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Paguridae	<i>Pagurus pubescens</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Pectinidae	<i>Palliolum tigerinum</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Acanthonotozomatidae	<i>Panopea eblanae</i>	D
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Paphia rhomboides</i>	S
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Paraonidae	<i>Paraonis lyra</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Parathelepus collaris</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Cardiidae	<i>Parvicardium scabrum</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Cardiidae	<i>Parvicardium vroomi</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Pectinidae	<i>Pecten maximus</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Pectinariidae	<i>Pectinaria koreni</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Sigalionidae	<i>Pelogenia arenosa</i>	C
Sipuncula	Sipunculidea	Golfingiida	Golfingiidae	<i>Phascolion strombus</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Flabelligerida	Flabelligeridae	<i>Pherusa eruca</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Pholoidae	<i>Pholoe inornata</i>	C
Phoronida				<i>Phoronis sp.</i>	S

Arthropoda	Pycnogonida	Pantopoda	Phoxichilidiidae	<i>Phoxichilidium sp.</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce laminosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce lineata</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Pilumnidae	<i>Pilumnus hirtellus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Pinnotheridae	<i>Pinnotheres pisum</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Pirakia punctifera</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Porcellanidae	<i>Pisidia longicornis</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Pista cristata</i>	Ds
Platyhelminthes	Turbellaria	Polycladida		<i>Platyhelmintha</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Poecilochaetidae	<i>Poecilochaetus serpens</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Polycirrus sp.</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Polychaeta incertae sedis	Polygordiidae	<i>Polygordius sp.</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Dorvilleidae	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	C
Echinodermata	Echinoidea	Echinoida	Echinidae	<i>Psammechinus miliaris</i>	Mb
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Conidae	<i>Raphitoma linearis</i>	C
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Sabellariidae	<i>Sabellidae sp.</i>	S
Annelida	Polychaeta	Opheliida	Scalibregmatidae	<i>Scalibregma celticum</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Opheliida	Scalibregmatidae	<i>Scalibregma inflatum</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Dorvilleidae	<i>Schistomerengos neglecta</i>	C
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Orbiniidae	<i>Scoloplos armiger</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Sigalionidae	<i>Sigalion squamosus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Corophiidae	<i>Siphonoecetes kroyeranus</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Socarnes crenulatus</i>	N
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Socarnes erythroptalmus</i>	N
Echinodermata	Echinoidea	Spatangoida	Spatangidae	<i>Spatangus purpureus</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Myoida	Myidae	<i>Sphenia binghami</i>	S
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Spio multioculata</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Mactridae	<i>Spisula elliptica</i>	S

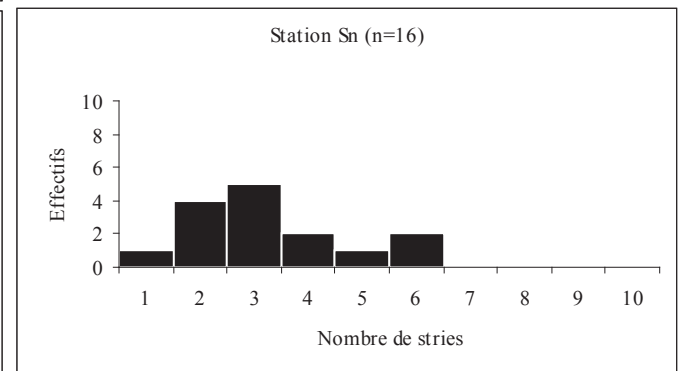
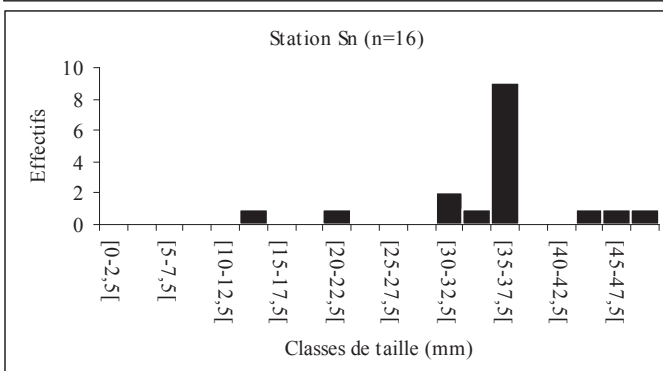
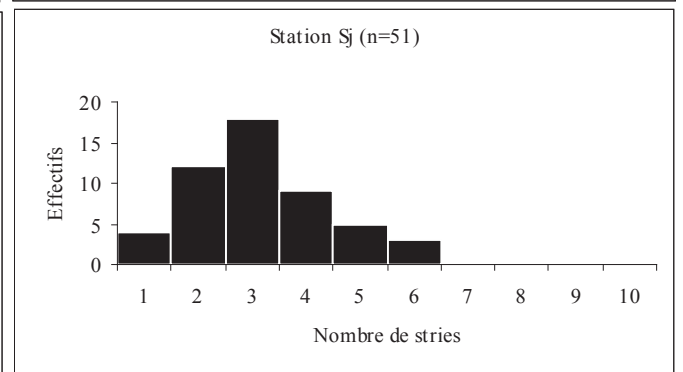
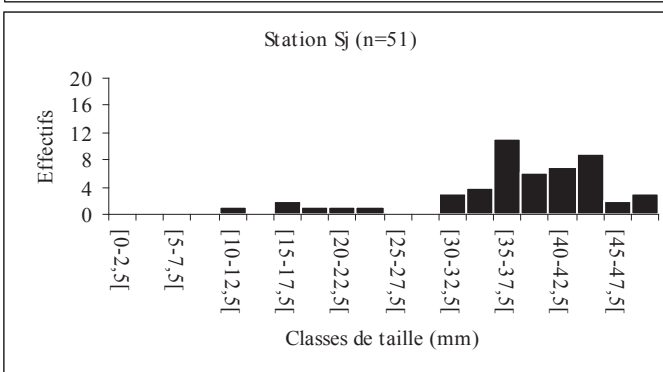
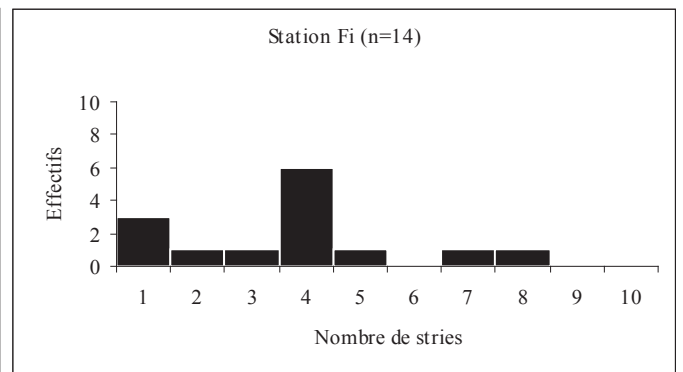
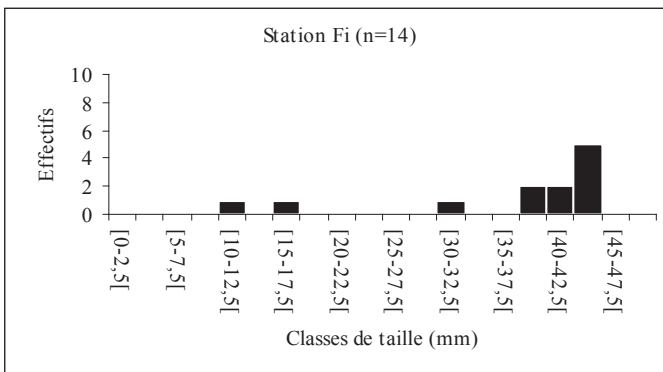
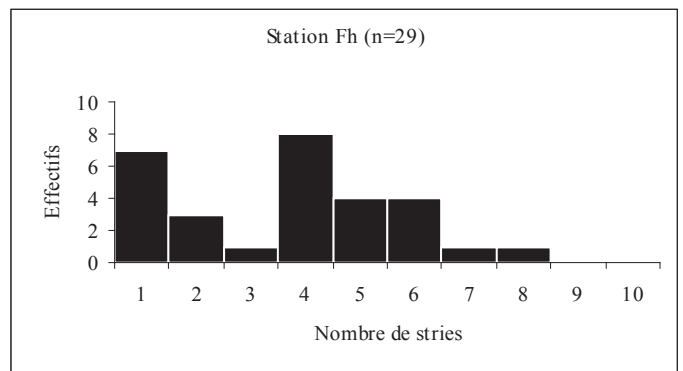
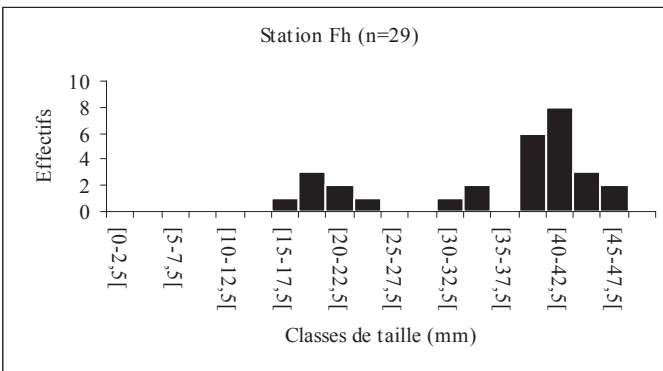
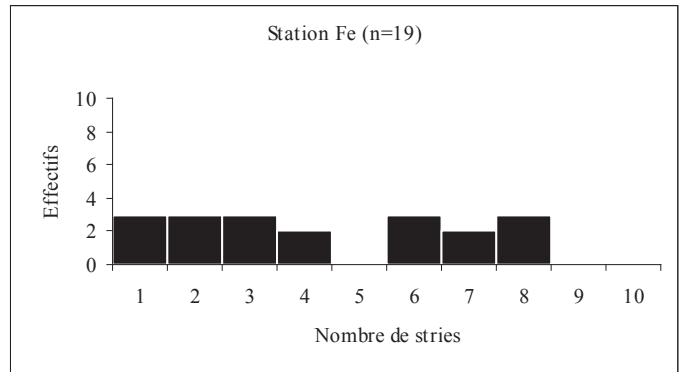
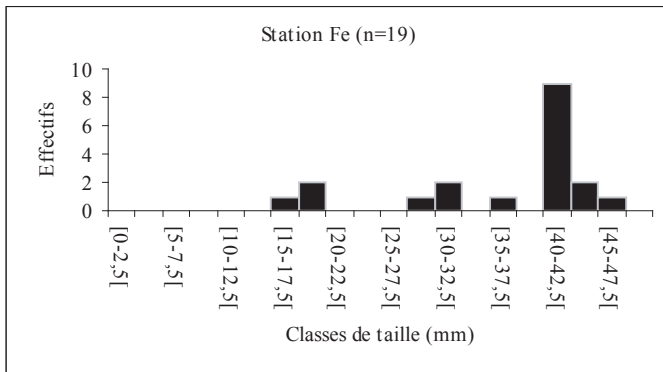
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Mastridae	<i>Spisula ovalis</i>	S
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Stenothoidae	<i>Stenothoe sp.</i>	S
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Sigalionidae	<i>Sthenelais boa</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Arcoida	Noetiidae	<i>Striarca lactea</i>	S
Annelida	Polychaeta	Flabelligerida	Flabelligeridae	<i>Stylarioides sp1.</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Flabelligerida	Flabelligeridae	<i>Stylarioides sp2.</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Syllidia armata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis amica</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis brevipenis</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis cornuta</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis hyalina</i>	Mb
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Lottiidae	<i>Tectura virginea</i>	Mb
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinidae	<i>Tellina donacina</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida		<i>Terebellidae sp.</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Trichobranchidae	<i>Terebellides stroemi</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Thelepus setosus</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Thiidae	<i>Thia scutellata</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Pholadomyoidea	Thraciidae	<i>Thracia papyracea</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Timoclea ovata</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Triviidae	<i>Trivia monacha</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Muricidae	<i>Trophonopsis muricatus</i>	C
Nemertea	Anopla	Palaeonemertea	Tubulanidae	<i>Tubulanus polymorphus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Upogebiidae	<i>Upogebia deltaura</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Upogebiidae	<i>Upogebia pusilla</i>	Ds
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Upogebiidae	<i>Upogebia stellata</i>	Ds
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Muricidae	<i>Urosalpinx sp.</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Urothoidae	<i>Urothoe marina</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Venus casina</i>	S

Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Venus verrucosa</i>	S
----------	----------	-----------	-----------	------------------------	---

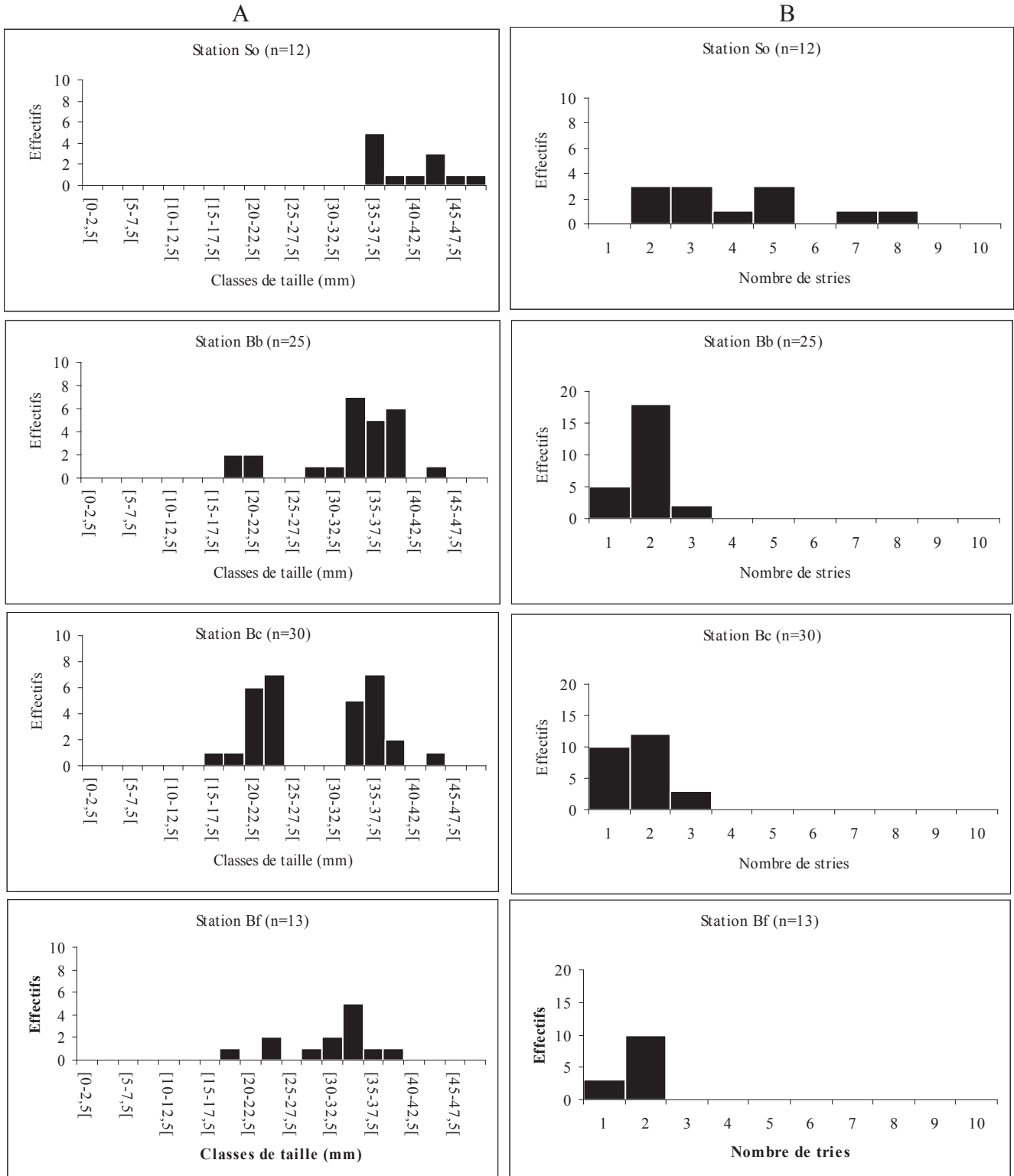
Annexe I-3. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge de la palourde rose *P. rhomboides* sur l'exemple de stations localisées au sein du tourbillon de Saint-Brieuc (i.e. Fe, Fh, Fi), de Flamanville (i.e. Sj, Sn, So) et celui de Jersey (i.e. Bb, Bc, Bf).

A

B



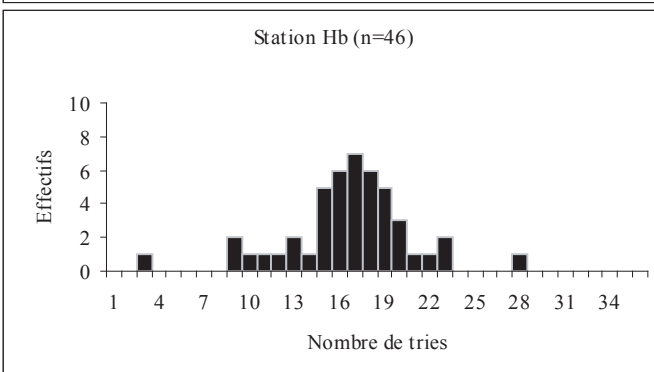
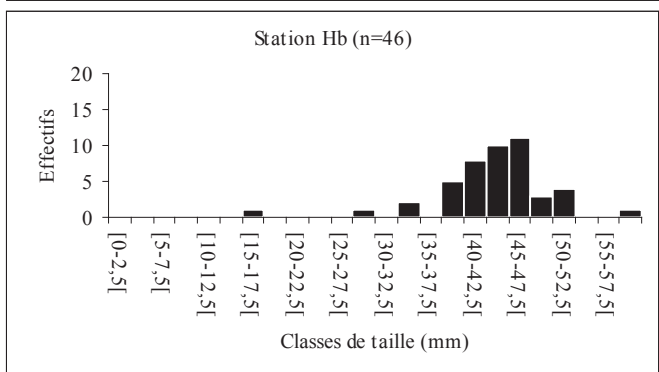
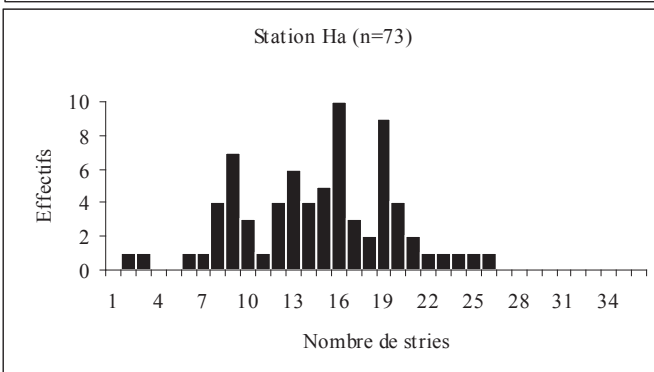
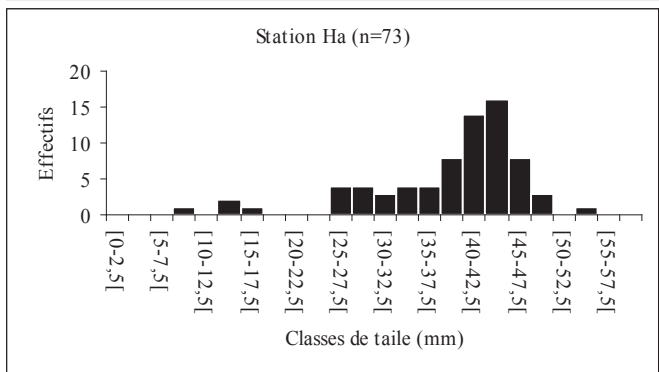
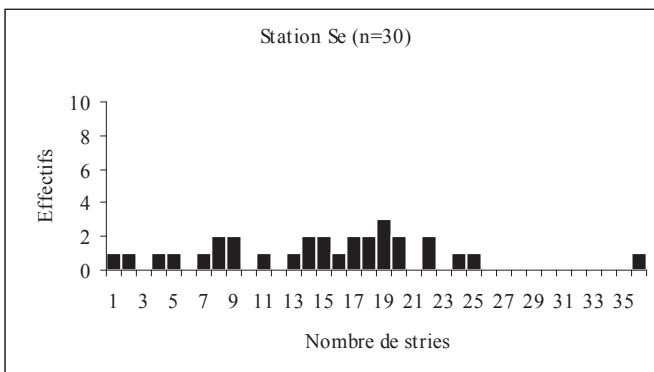
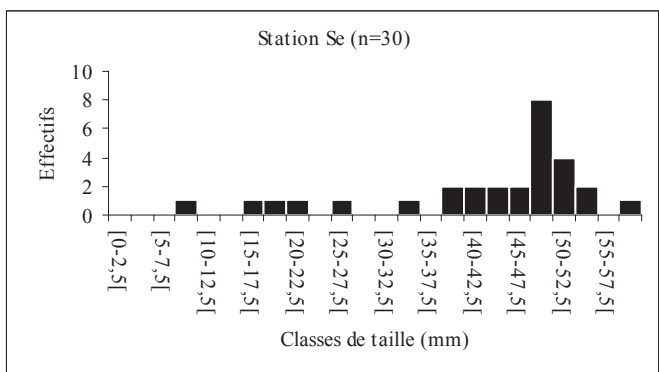
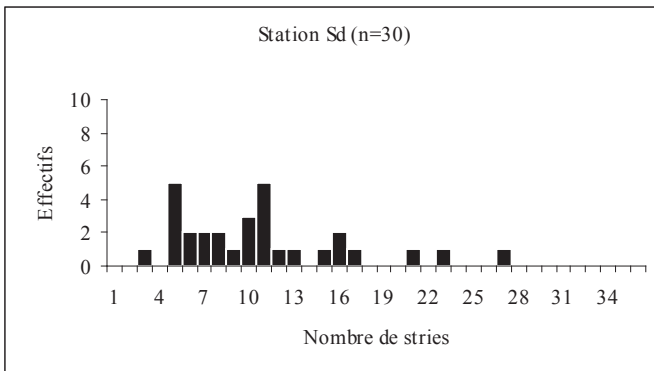
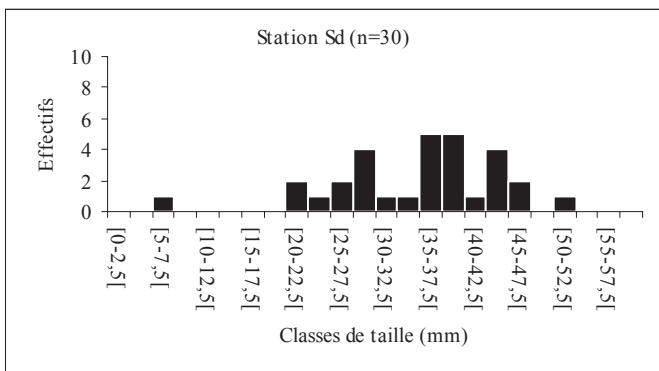
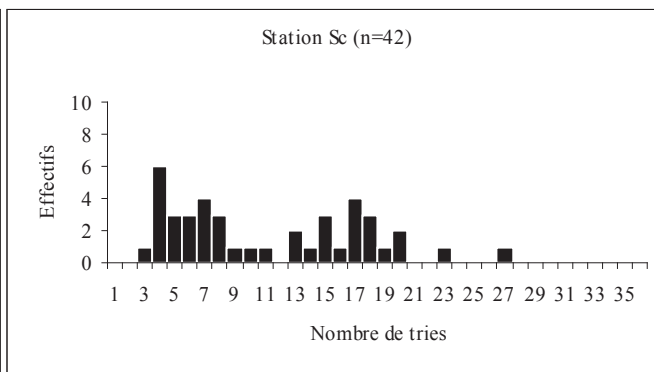
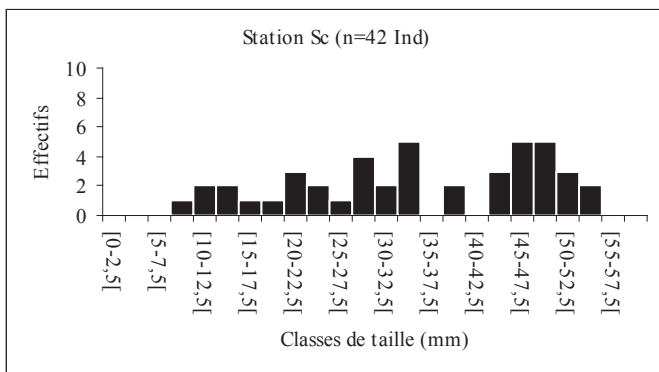
Annexe I-3. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge de la palourde rose *P. rhomboides* sur l'exemple de stations localisées au sein du tourbillon de Saint-Brieuc (i.e. Fe, Fh, Fi), de Flamanville (i.e. Sj, Sn, So) et celui de Jersey (i.e. Bb, Bc, Bf) (suite).



Annexe I-4. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge de l'amande de mer *G. glycymeris* sur l'exemple de stations localisées au sein du tourbillon de Guernesey (i.e. Sc, Sd, Se), de Jersey (i.e. Ha, Hb, Hc) et celui de Saint-Brieuc (i.e. Fg, Fh, Fk).

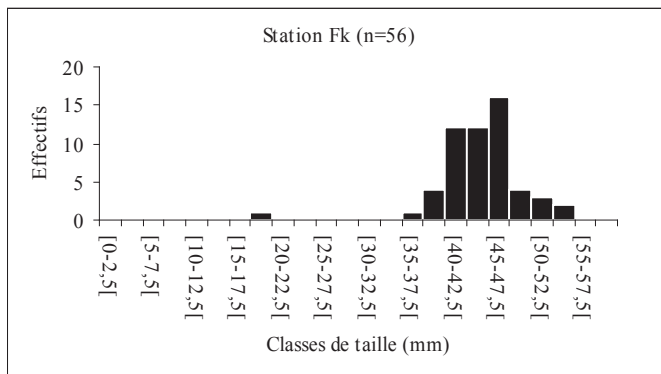
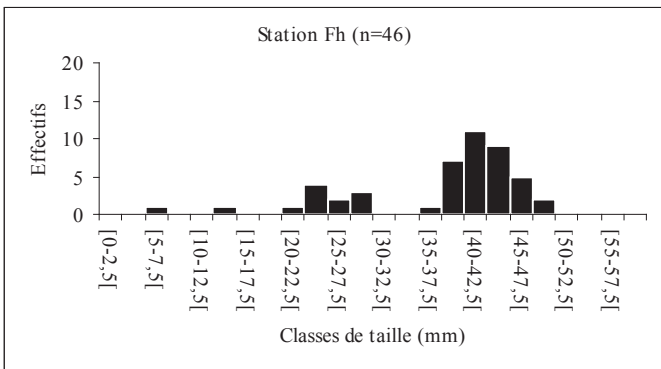
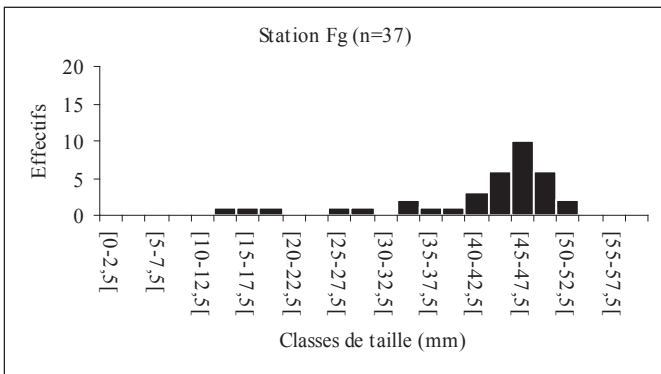
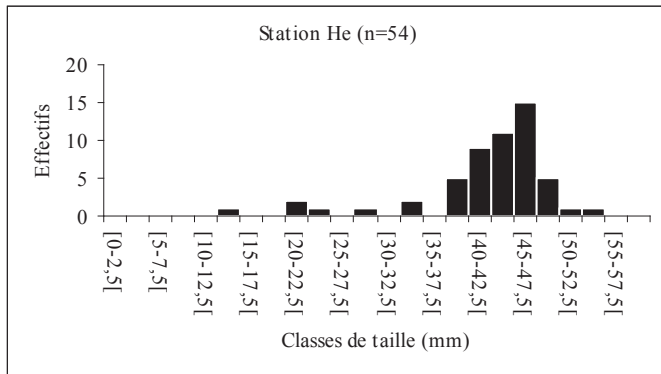
A

B

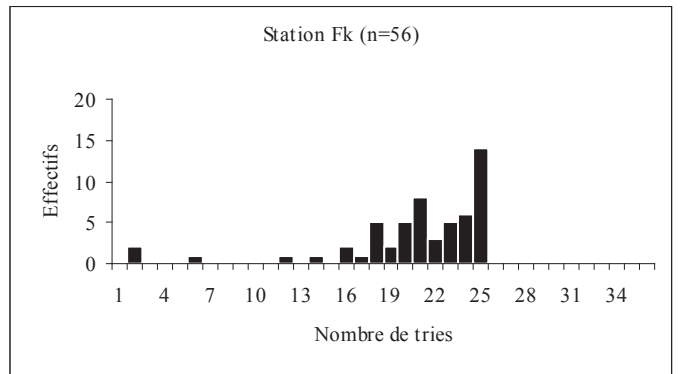
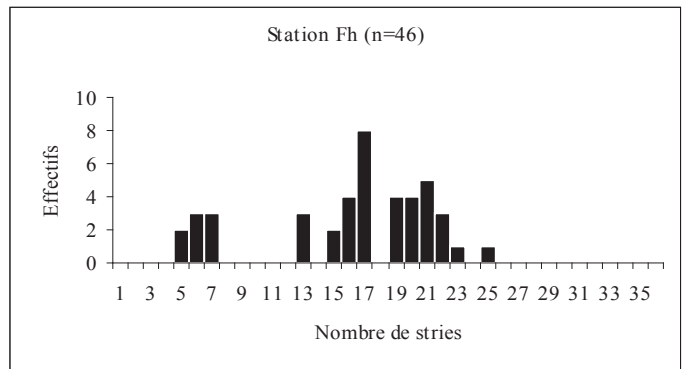
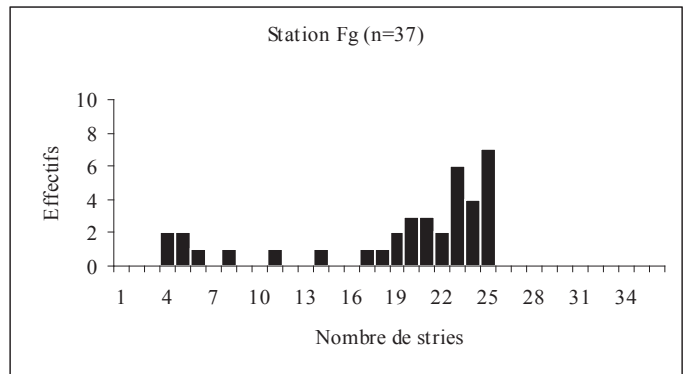
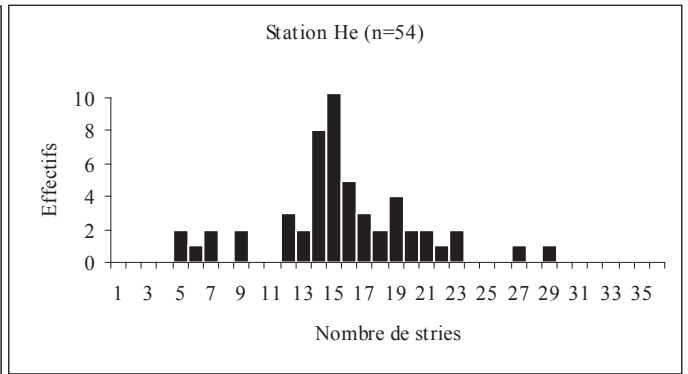


Annexe I-4. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge de l'amande de mer *G. glycymeris* sur l'exemple de stations localisées au sein du tourbillon de Guernesey (i.e. Sc, Sd, Se), de Jersey (i.e. Ha, Hb, Hc) et celui de Saint-Brieuc (i.e. Fg, Fh, Fk) (suite).

A



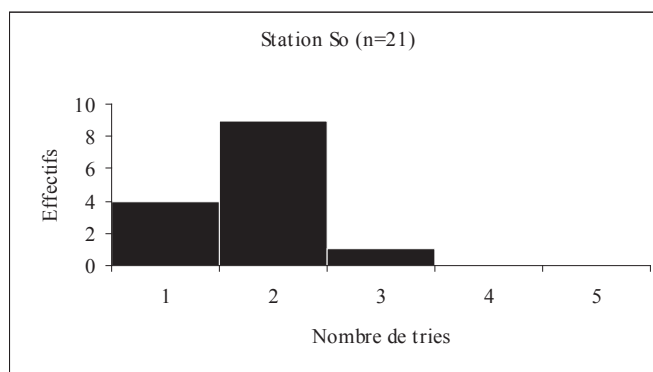
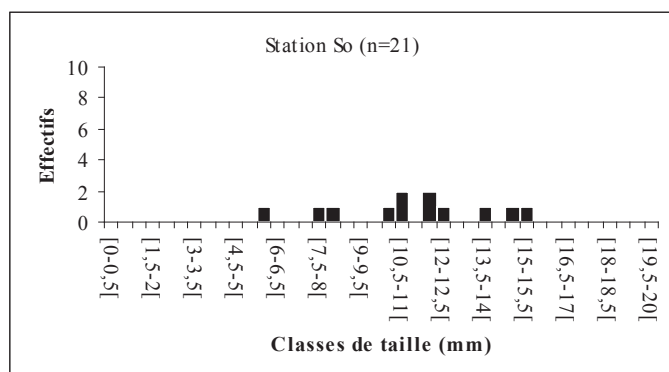
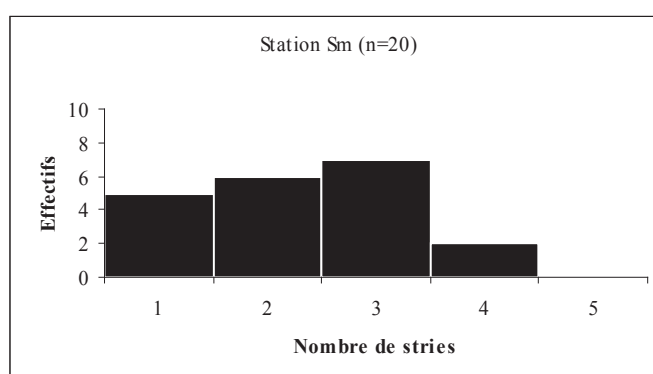
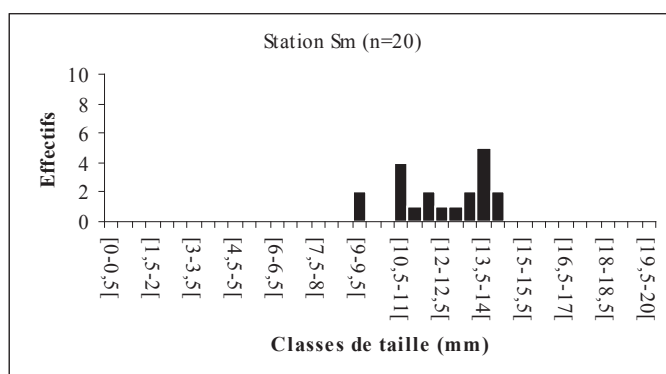
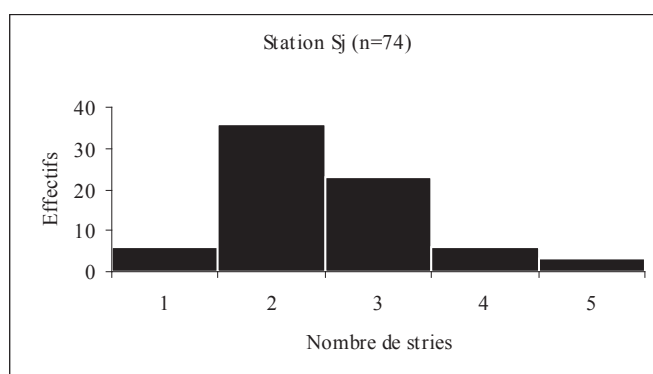
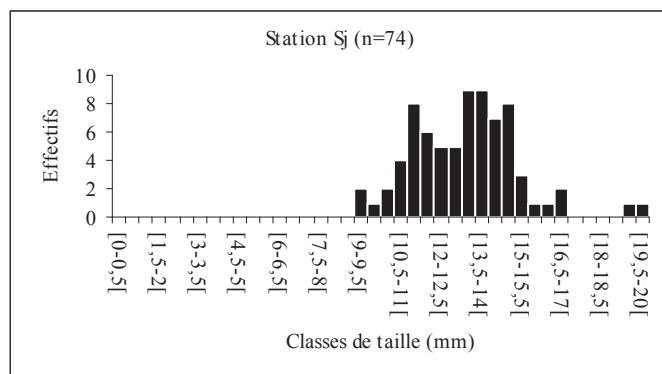
B



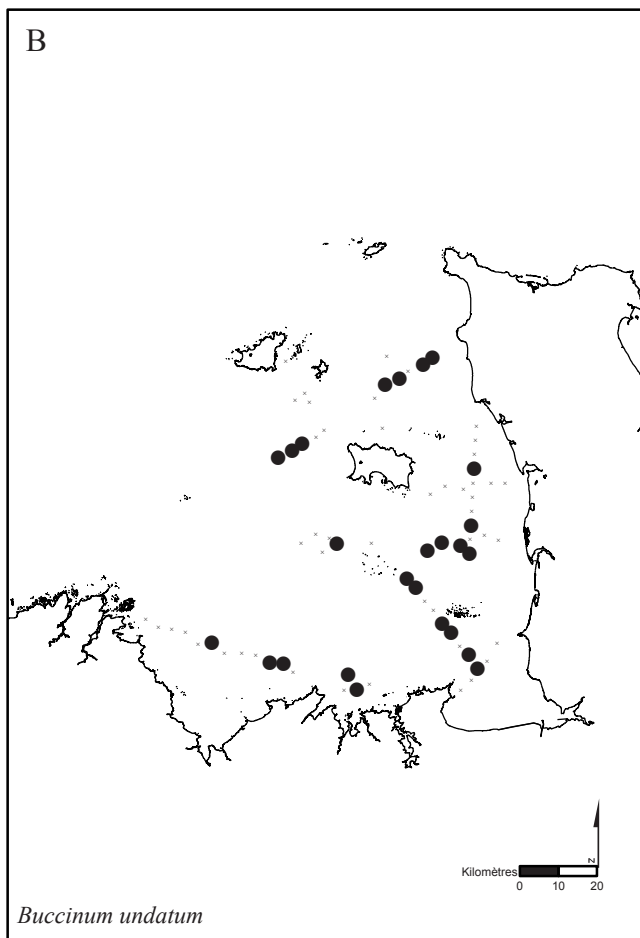
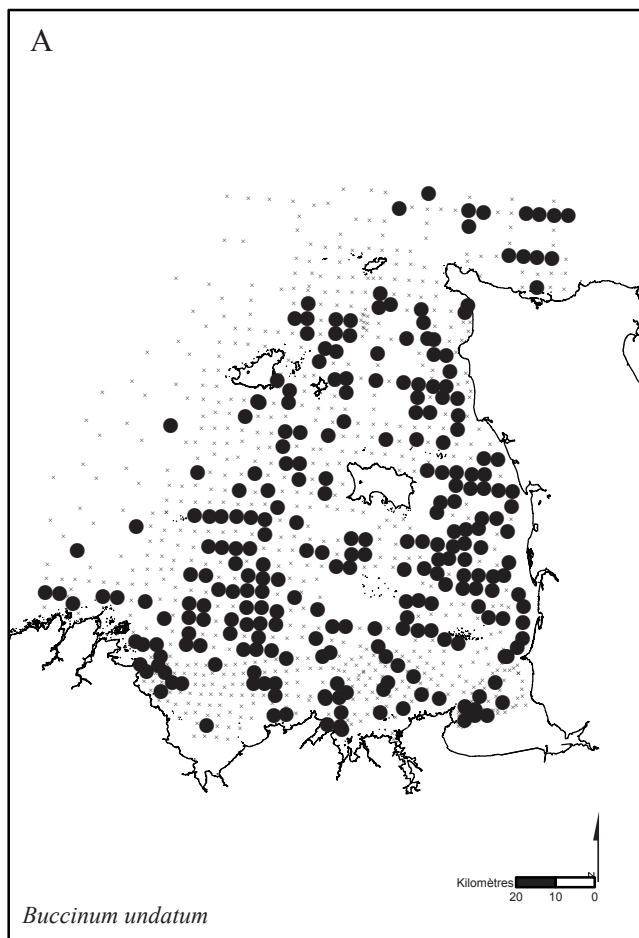
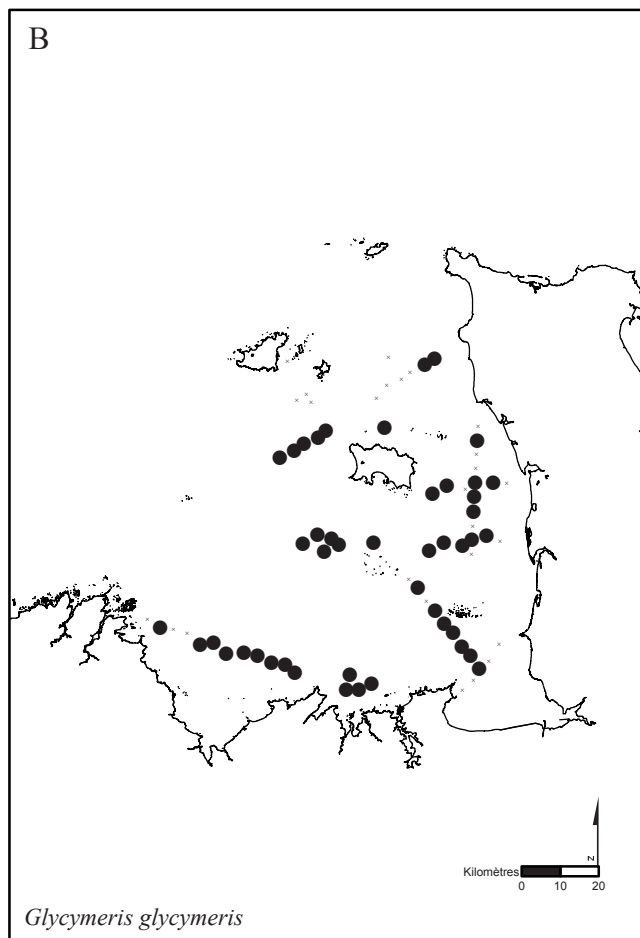
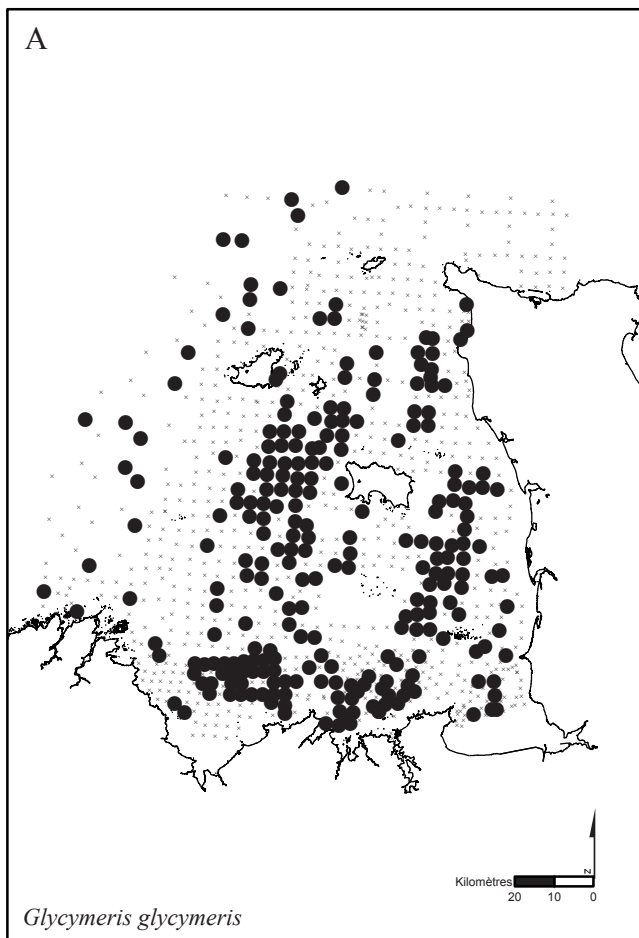
Annexe I-5. Structures démographiques (A) en taille (mm), et (B) en âge de *T. ovata* sur l'exemple de stations localisées au sein du tourbillon de Flamanville (i.e. Sj, Sm, So).

A

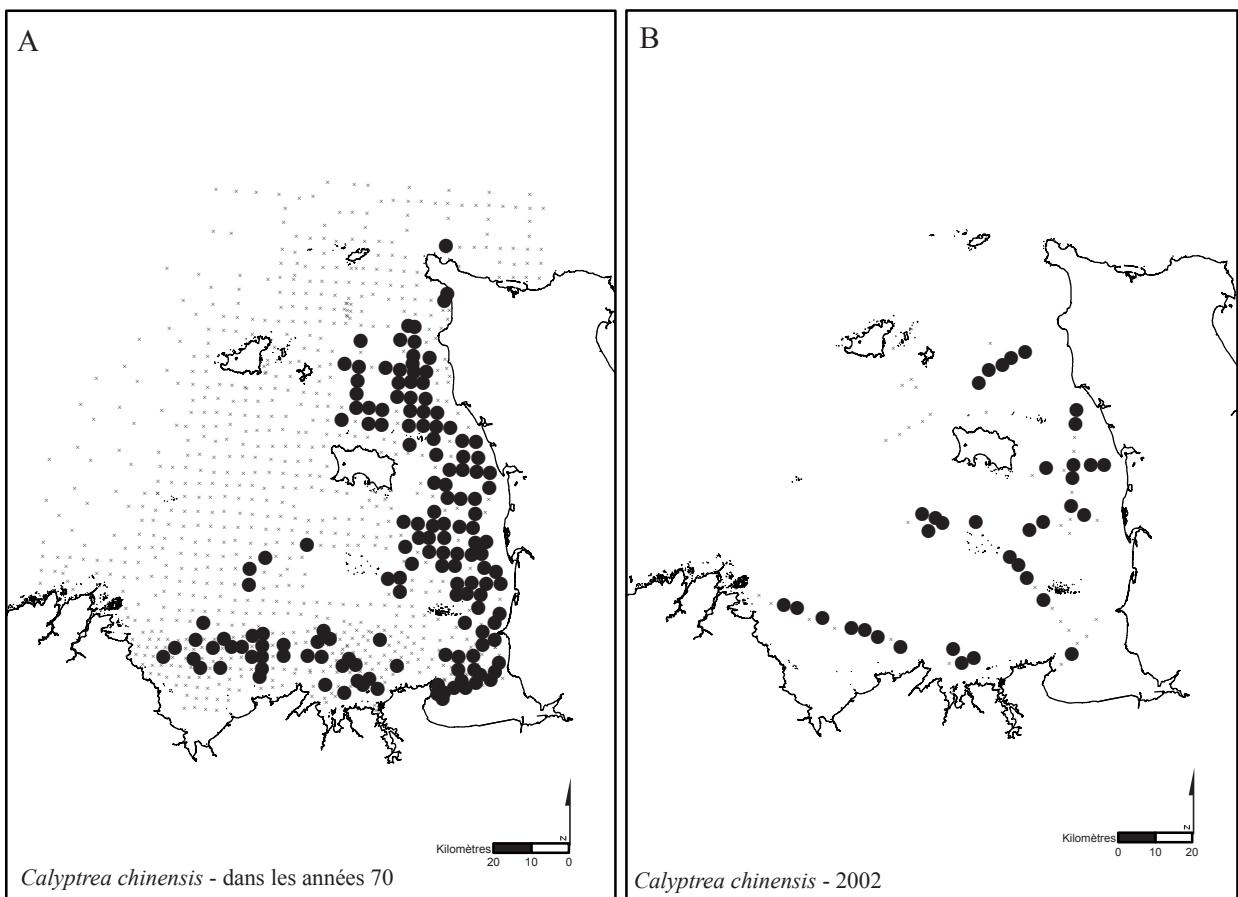
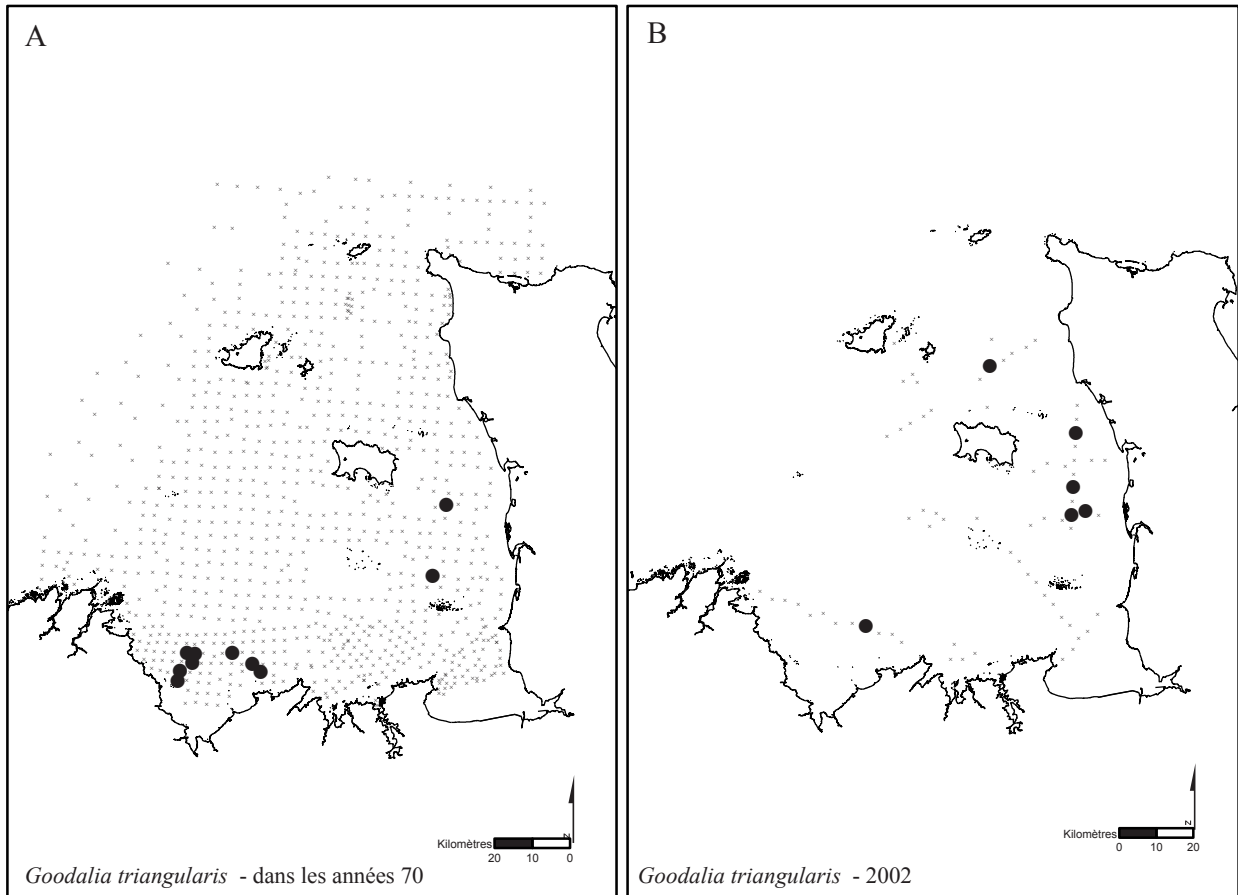
B



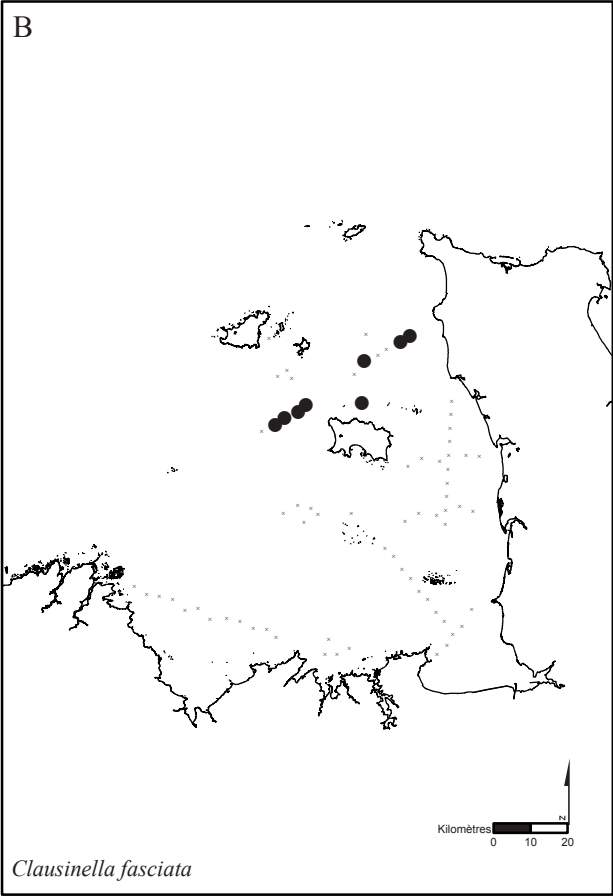
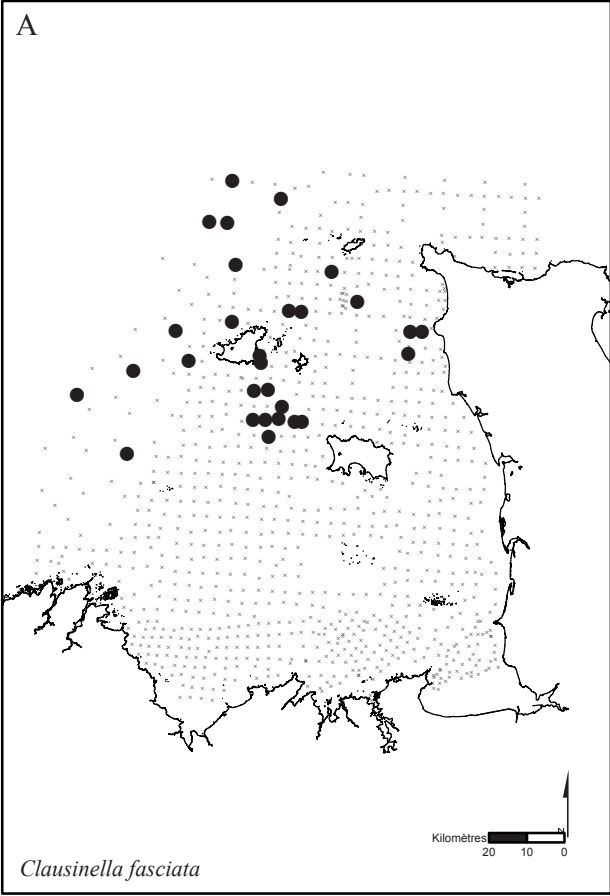
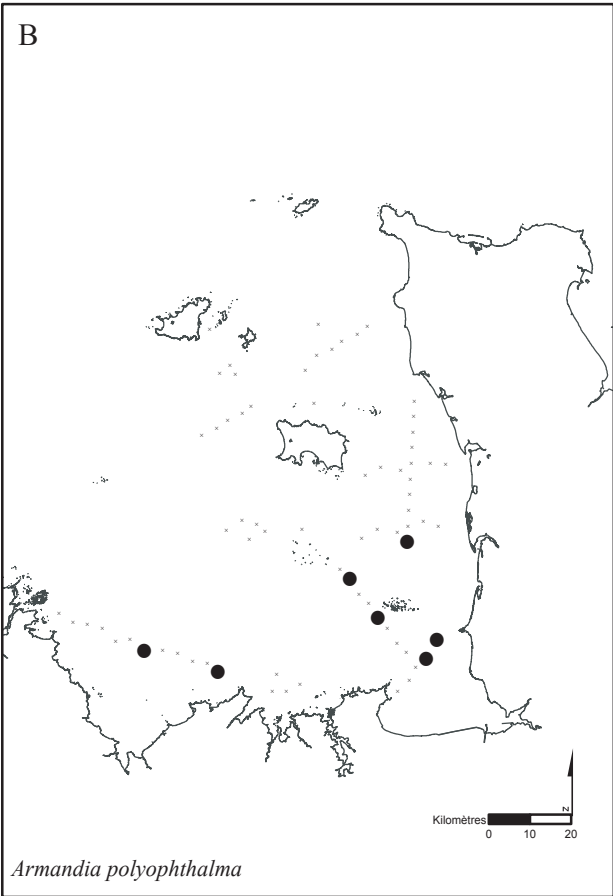
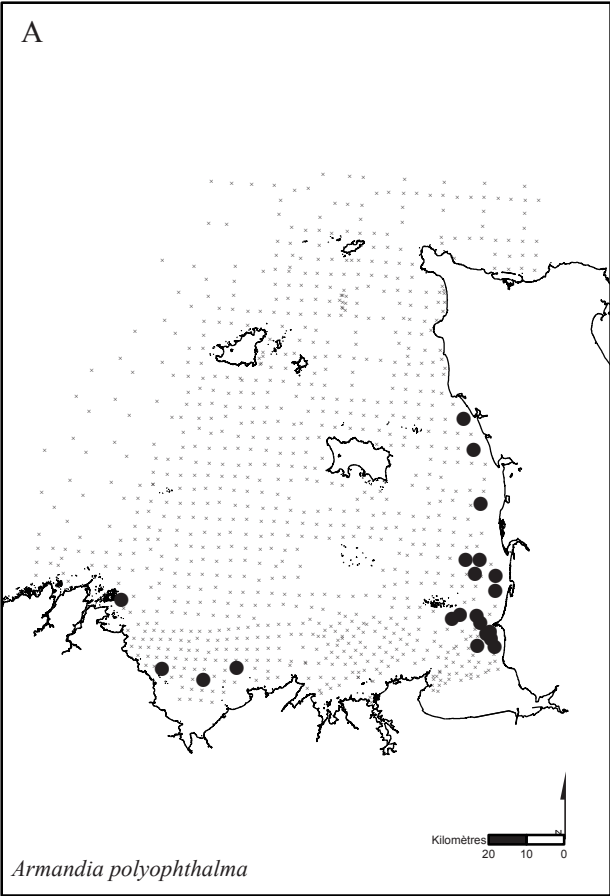
Annexe I-6. Evolutions spatio-temporelles de certaines espèces benthiques entre (A) les années 70 et (B) 2002 sur l'ensemble du golfe normano-breton.



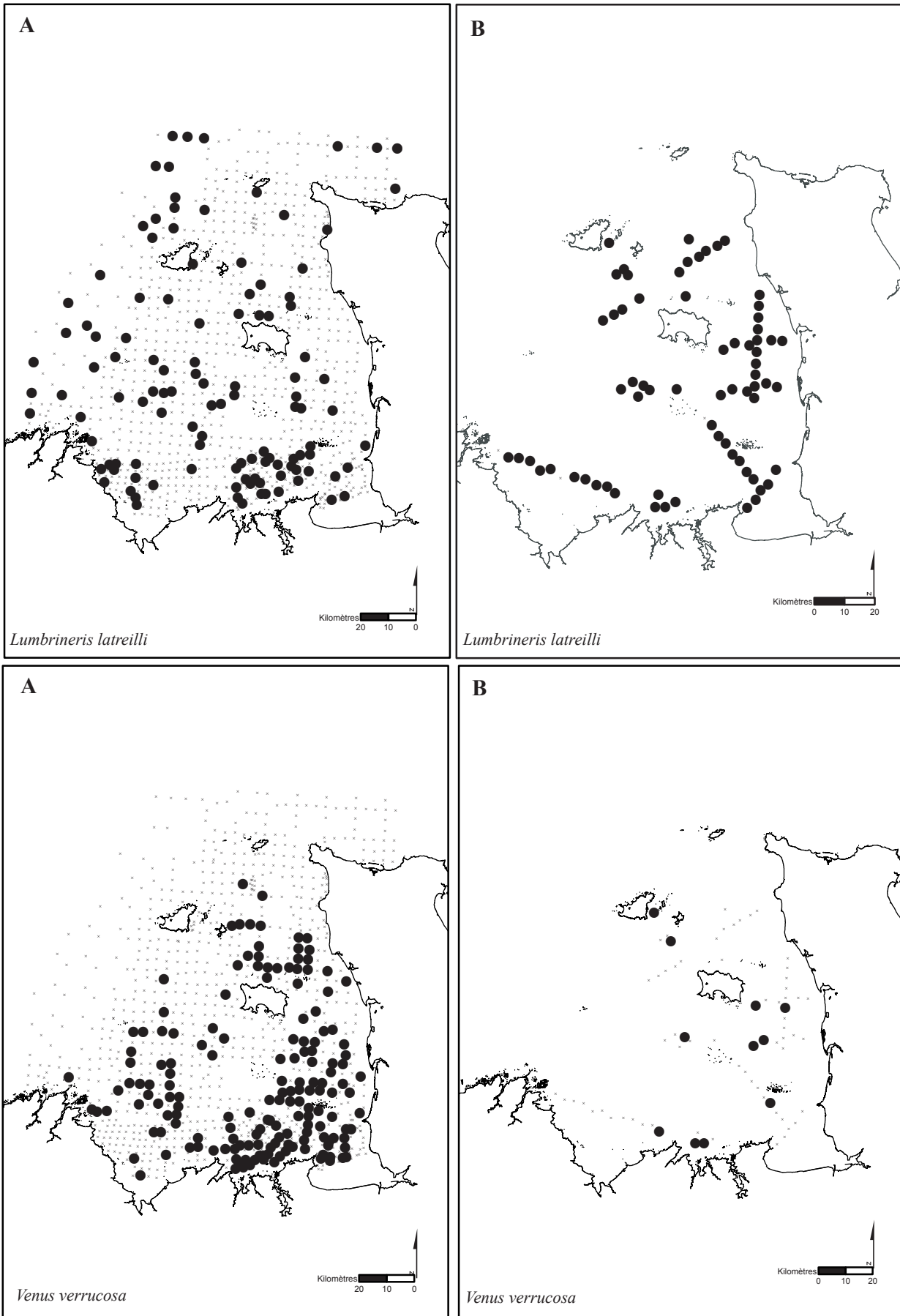
Annexe I-6. Evolutions spatio-temporelles de certaines espèces benthiques entre (A) les années 70 et (B) 2002 sur l'ensemble du golfe normano-breton.



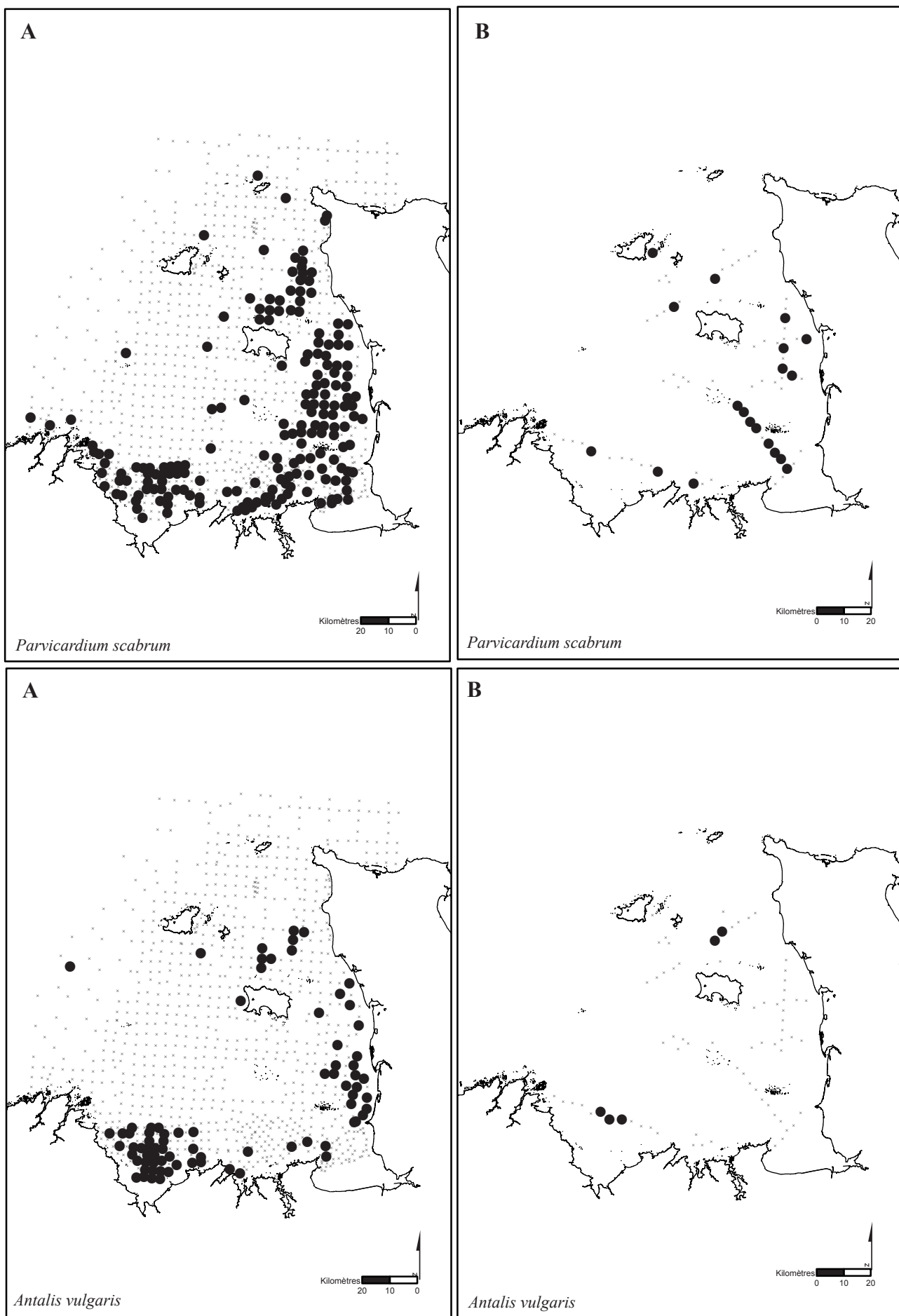
Annexe I-6. Evolutions spatio-temporelles de certaines espèces benthiques entre (A) les années 70 et (B) 2002 sur l'ensemble du golfe normano-breton.



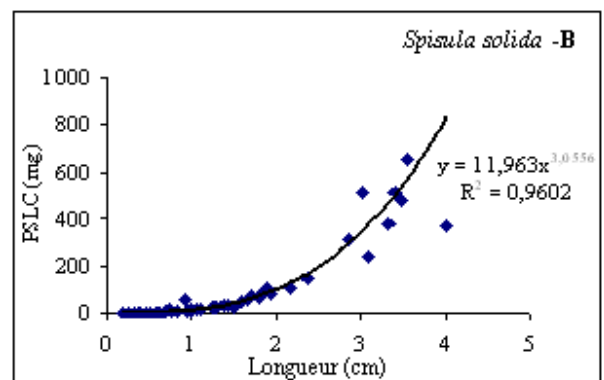
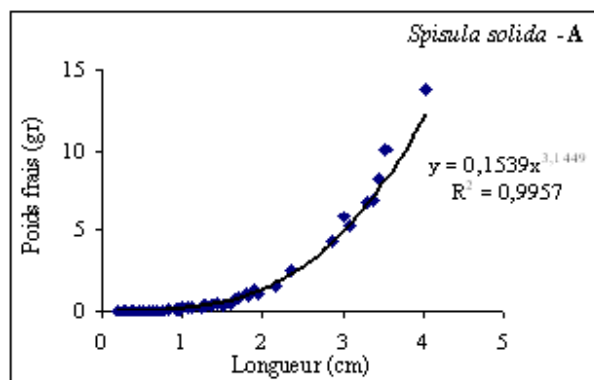
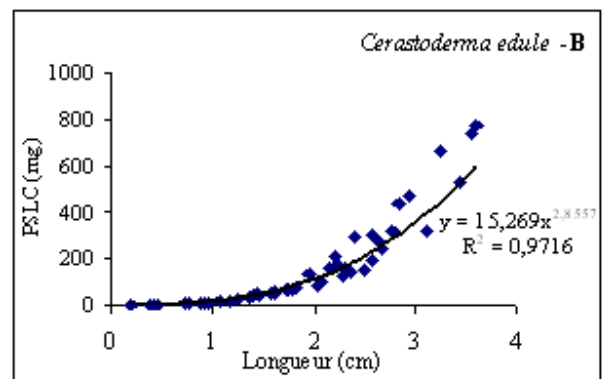
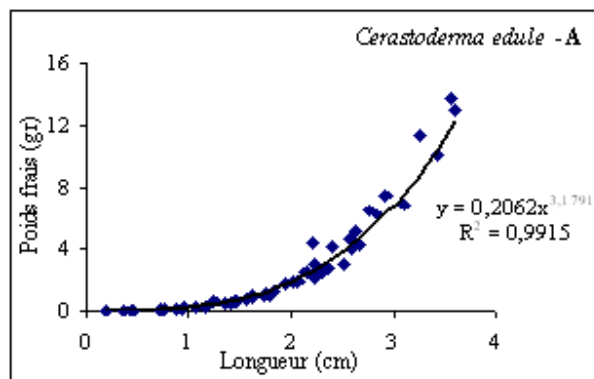
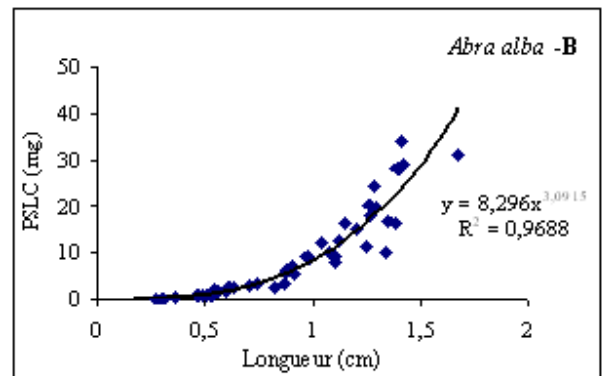
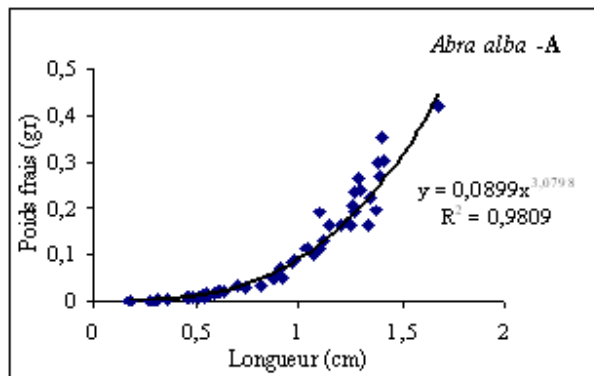
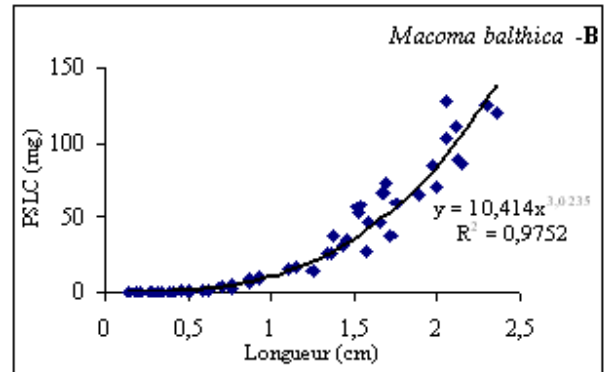
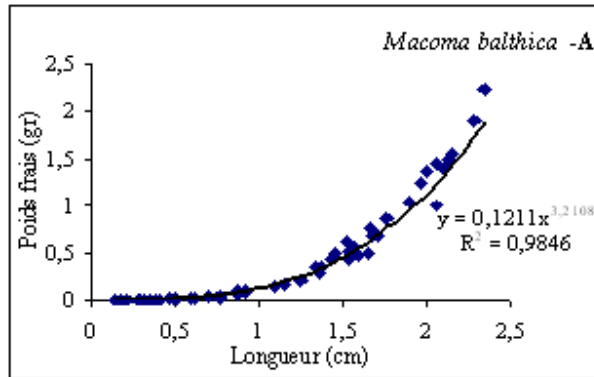
Annexe I-6. Evolution spatiotemporelle de certains espèces benthiques entre (A) durant les années 70 et (B) 2002 sur l'ensemble du golfe normano-breton.



Annexe I-6. Evolutions spatio-temporelles de certaines espèces benthiques entre (A) les années 70 et (B) 2002 sur l'ensemble du golfe normano-breton.



Annexe II-1. Relations allométriques pour les quatre principales espèces de mollusques sauvages de la baie du Mont Saint Michel : (A) poids frais vs. longueur, (B) poids secs libres de cendres (PSLC) vs. longueur.



Annexe II-2. Classification des 164 taxons identifiés lors de la mission Benthomont-III. Chaque espèce est définie par son groupe trophique : ‘C’ carnivore, ‘Dss’ dépositore de surbsurface, ‘Ds’ dépositore de surface, ‘H’ herbivore, ‘Mb’ microbrouleur, ‘M’ mixte, ‘N’ nécrophage et ‘S’ suspensivore.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre & espèce	GT
Mollusca	Bivalvia	Euheterodonta intercae	Semelidae	<i>Abra alba</i>	M
Mollusca	Bivalvia	Veneroidea	Tellinidae	<i>Abra tenuis</i>	M
Echinodermata	Ophiuroidea	Ophiurae	Amphiuridae	<i>Acrocnida brachiata</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca brevicornis</i>	M
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	M
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Ampharetidae	<i>Ampharete acutifrons</i>	Ds
Echinodermata	Ophiuroidea	Ophiurae	Amphiuridae	<i>Amphipholis squamata</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda		<i>Amphipode sp.</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Paguridae	<i>Anapagurus hyndmanni</i>	Ds
Mollusca	Scaphopoda	Dentaliida	Dentaliidae	<i>Antalis vulgaris</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Aonides oxycephala</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Aoridae	<i>Aora typica</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Aoridae	<i>Aoridae</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Aphelochaeta sp.</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Tanaidacea	Apeudinae	<i>Apeudes latreillii</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Tanaidacea	Apeudinae	<i>Apeudes talpa</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Arenicolidae	<i>Arenicola marina</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Ophelida	Opheliidae	<i>Armandia polyophthalma</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Atylidae	<i>Atylus falcatus</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Audouinia sp.</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Bathyporeia gracilis</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	Ds
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Buccinidae	<i>Buccinum undatum</i>	N
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Calyptreaeidae	<i>Calyptrea chinensis</i>	S

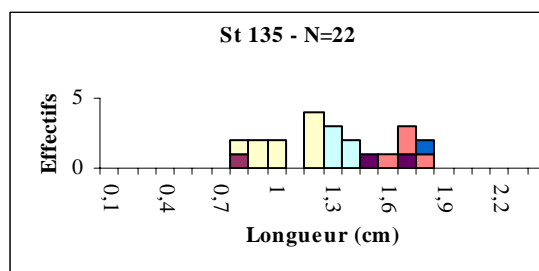
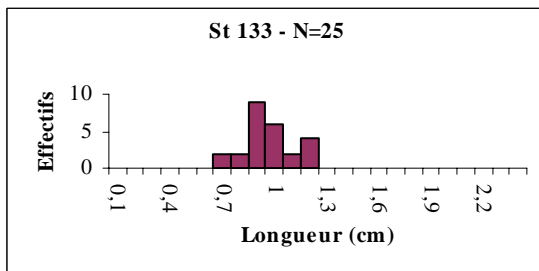
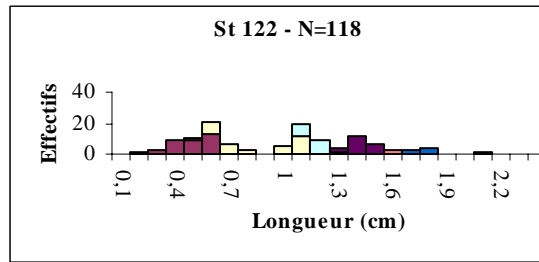
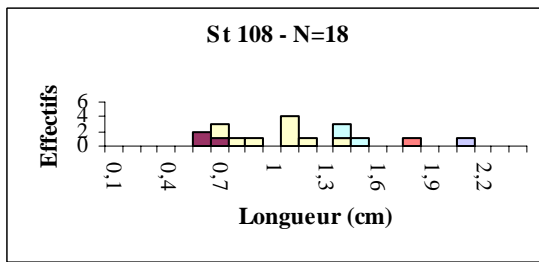
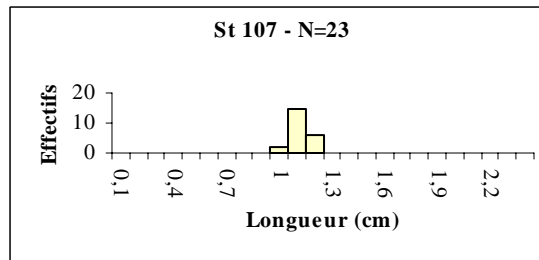
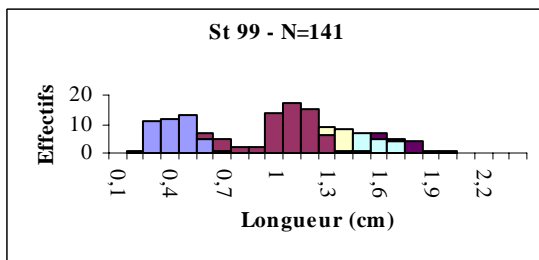
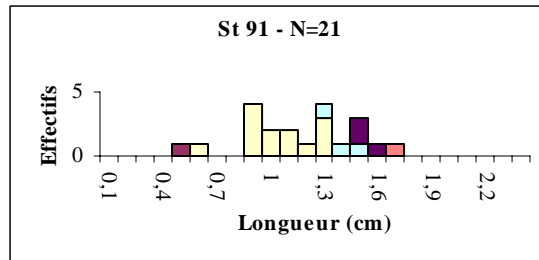
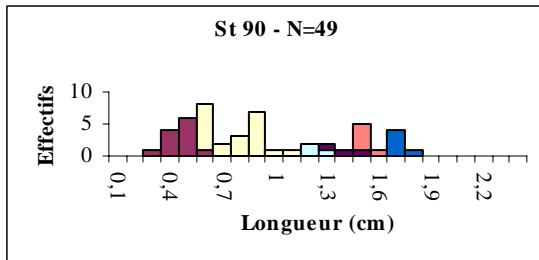
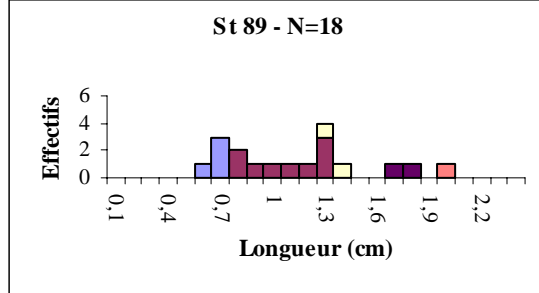
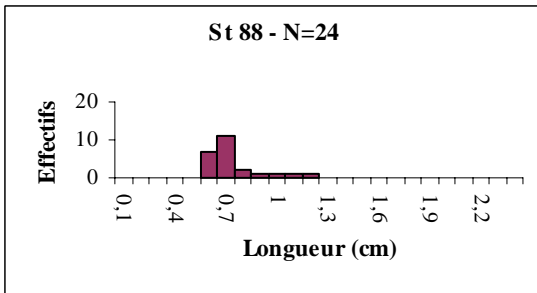
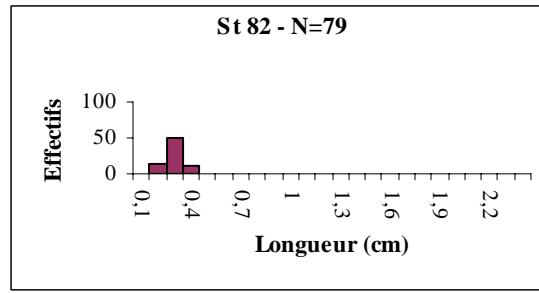
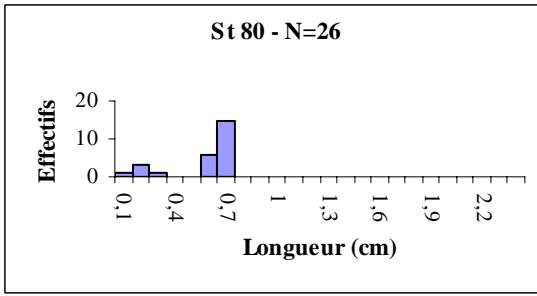
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Capitellidae	<i>Capitella capitata</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Portunidae	<i>Carcinus maenas</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Caulleriella sp.</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Cardiidae	<i>Cerastoderma edule</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Chaetogammarus marinus</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Chaetogammarus stoerensis</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	<i>Chaetozone sp.</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Melitidae	<i>Cheirocratus sundevalli</i>	Ds
Mollusca	Polyplacophora	Neoloricata	Chitonidae	<i>Chiton sp.</i>	Mb
Mollusca	Bivalvia	Ostreoida	Pectinidae	<i>Chlamys varia</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Corophiidae	<i>Corophium arenarium</i>	M
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Corophiidae	<i>Corophium volutator</i>	M
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Calyptraeidae	<i>Crepidula fornicata</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Cumacea	Bodotriidae	<i>Cumopsis goodsir</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Cumacea	Bodotriidae	<i>Cumopsis longipes</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Anthuridae	<i>Cyathura carinata</i>	
Arthropoda	Crustacea	Cumacea	Diastylidae	<i>Diastylis laevis</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Diogenidae	<i>Diogenes pugilator</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Donacidae	<i>Donax variegatus</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Eulamellibranchia	Veneridae	<i>Dosinia lupinus</i>	S
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Arabellidae	<i>Drilonereis filum</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Dromiidae	<i>Ebalia tumefacta</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Melitidae	<i>Elasmopus rapax</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinoidae	<i>Ensis arcuatus</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinoidae	<i>Ensis siliqua</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Cumacea	Bodotriidae	<i>Eocuma dollfusi</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Pyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eteone foliosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Pyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eteone longa</i>	C

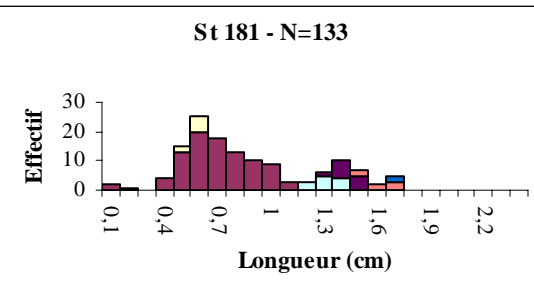
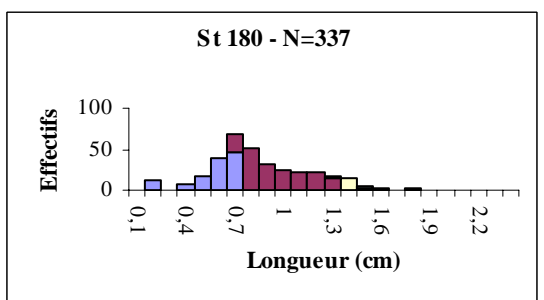
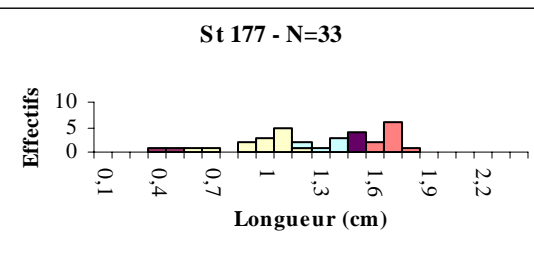
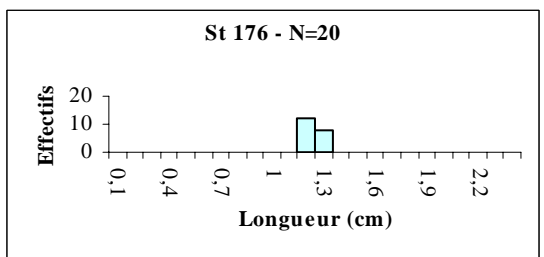
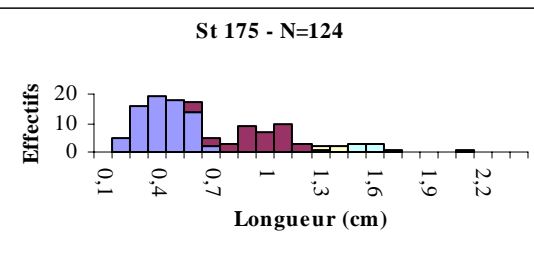
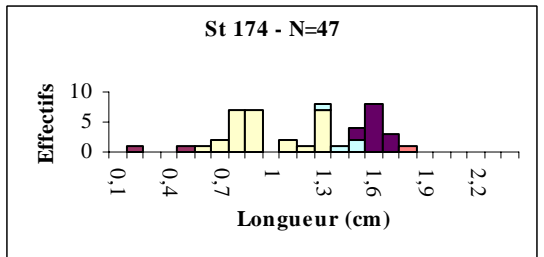
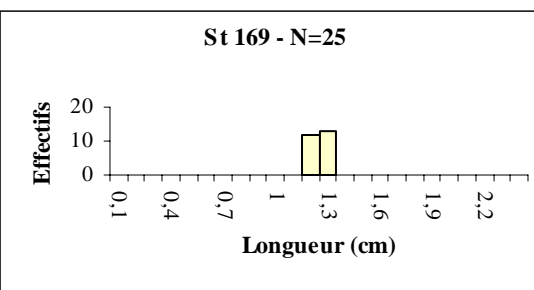
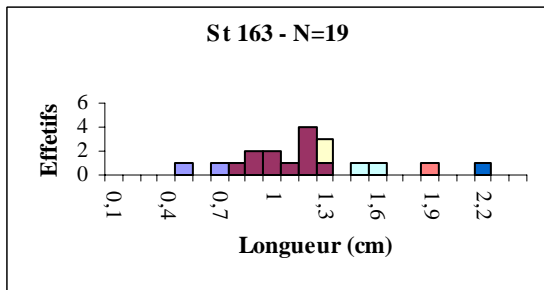
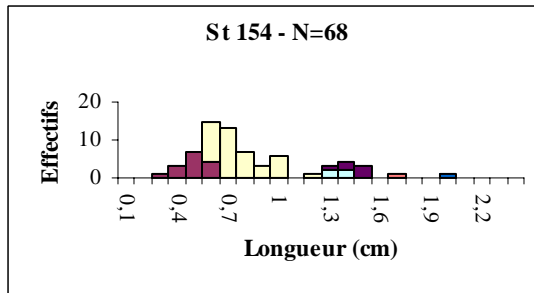
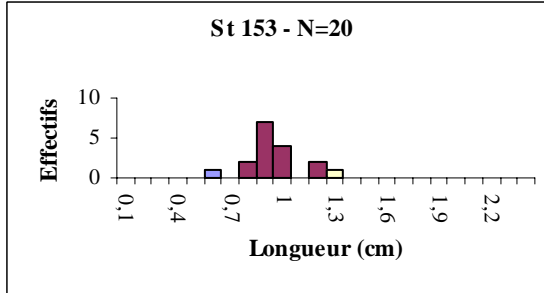
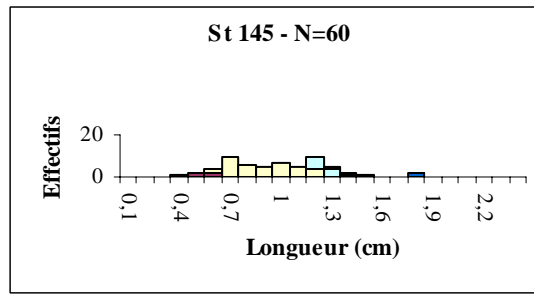
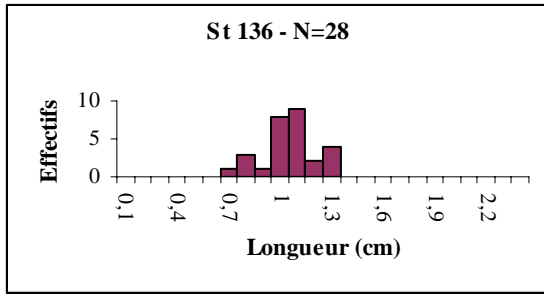
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Maldanidae	<i>Euclymene oerstedii</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eulalia ornata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eulalia sp.</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eulalia tripunctata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eumida sanguinea</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereididae	<i>Eunereis longissima</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Cirolanidae	<i>Eurydice pulchra</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammaridae spp.</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus finmarchicus</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus insensibilis</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus locusta</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus oceanicus</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus salinus</i>	Ds
Mollusca	Gastropoda	Archaeogastropoda	Trochidae	<i>Gibbula magus</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera alba</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera capitata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Glycera convoluta</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Arcoida	Glycymeridae	<i>Glycymeris glycymeris</i>	S
Sipunculida	Sipunculidea	Golfingiida	Golfingiidae	<i>Golfingia vulgaris</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Glyceridae	<i>Goniadella bobrezkii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Harmothoe impar</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Haustorius arenarius</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Hyalidae	<i>Hyale nilssoni</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Idotheidae	<i>Idotea linearis</i>	H
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Idotheidae	<i>Idotea pelagica</i>	H
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Idotheidae	<i>Idotea sp.</i>	H
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Kefersteinia cirrata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Lanice conchilega</i>	M

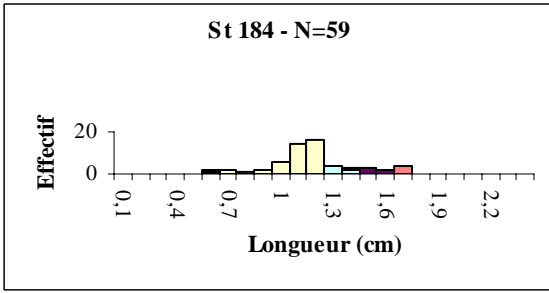
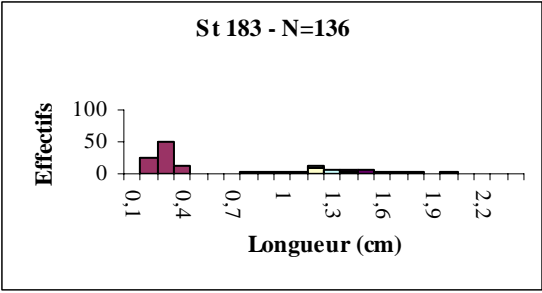
Arthropoda	Crustacea	Isopoda	Sphaeromatidae	<i>Lekanesphaera monodi</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Lepidonotus squamatus</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Aoridae	<i>Leptocheirus tricristatus</i>	Ds
Mollusca	Polyplacophora	Neoloricata	Leptochitonidae	<i>Leptochiton sp.</i>	Mb
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereididae	<i>Leptonereis glauca</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Leucothoidae	<i>Leucothoe lilljeborgi</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Ligiidae	<i>Ligia oceanica</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Portunidae	<i>Liocarcinus arcuatus</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Portunidae	<i>Liocarcinus holsatus</i>	C
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinidae	<i>Macoma balthica</i>	M
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Magalia perarmata</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Magelonidae	<i>Magelona mirabilis</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Malmgrenia arenicolae</i>	C
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Marphysa bellii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Capitellidae	<i>Mediomastus fragilis</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Photidae	<i>Megamphopus cornutus</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Ampharetidae	<i>Melinna palmata</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Melitidae	<i>Melita obtusata</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Oedicerotidae	<i>Monoculodes subnudus</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Montacutidae	<i>Mysella bidentata</i>	S
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius reticulatus</i>	N
Nemertea					C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys caeca</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys cirrosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys hombergii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereididae	<i>Hediste diversicolor</i>	C
Annelida	Polychaeta	Capitellida	Capitellidae	<i>Notomastus latericeus</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Protobranchia	Nuculidae	<i>Nucula turgida</i>	Ds

Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Muricidae	<i>Ocenebra erinacea</i>	C
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Muricidae	<i>Ocinebrellus inornatus</i>	C
Annelida	Oligochaeta				Dss
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Orbiniidae	<i>Orbinia sertulata</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Orchomene nana</i>	N
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Paguridae	<i>Pagurus cuanensis</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Pandoridae	<i>Pandora albida</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Cardiidae	<i>Parvicardium scabrum</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Pectinariidae	<i>Pectinaria koreni</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Oedicerotidae	<i>Periocolodes longimanus</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Liljeborgiidae	<i>Photis longicaudata</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce laminosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce longipes</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce mucosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce sp.</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Porcellanidae	<i>Pisidia longicornis</i>	S
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Pista cristata</i>	Ds
Mollusca	Gastropoda	Mesogastropoda	Naticidae	<i>Polinices catena</i>	C
Annelida	Polychaeta	Eunicida	Dorvilleidae	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Cumacea	Pseudocumatidae	<i>Pseudocuma longicorne</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Pygospio elegans</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Ruditapes philippinarum</i>	S
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Sabella pavonina</i>	S
Annelida	Polychaeta	Archannelida	Saccocirridae	<i>Saccocirus papillocercus</i>	Dss
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Scolelepis foliosa</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Orbiniida	Orbiniidae	<i>Scoloplos armiger</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Scrobiculariidae	<i>Scrobicularia plana</i>	M

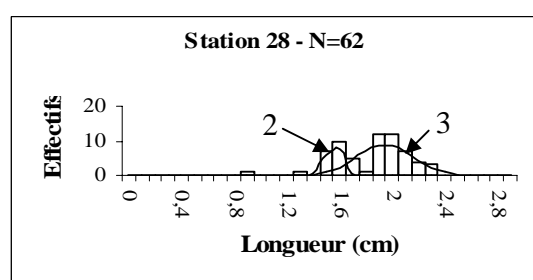
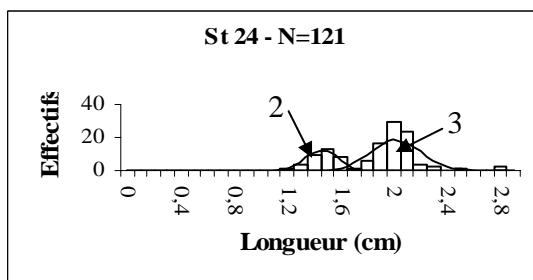
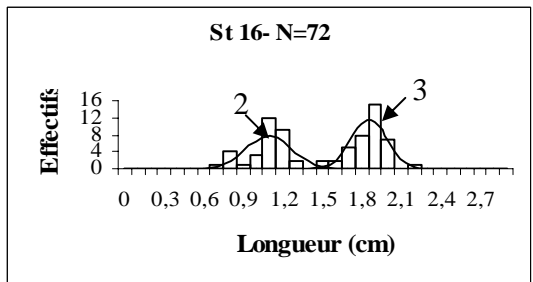
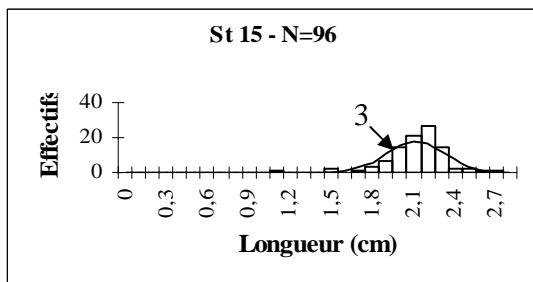
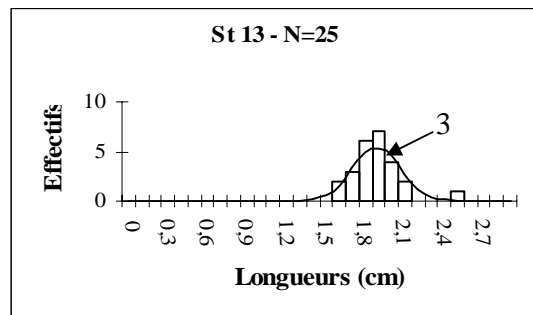
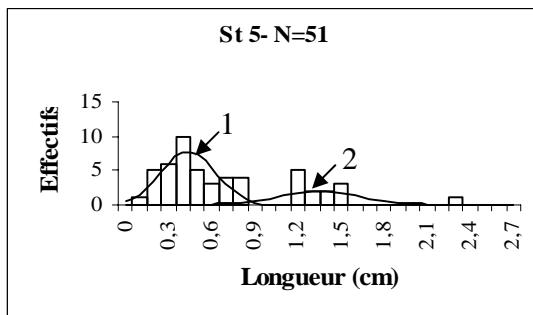
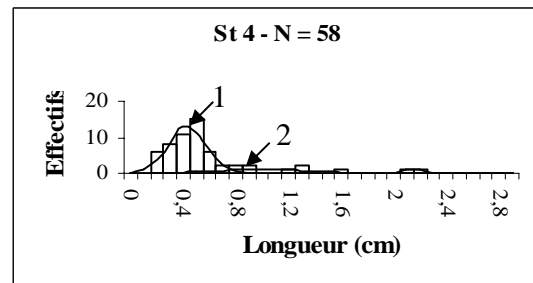
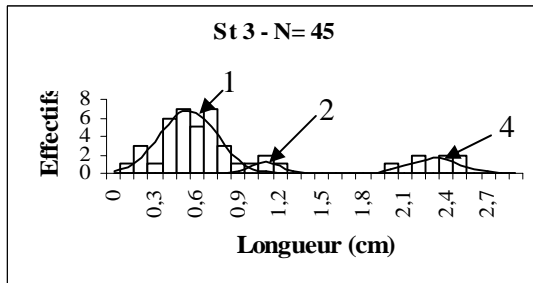
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Corophiidae	<i>Siphonocetes kroyeranus</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Solenidae	<i>Solen marginatus</i>	S
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Spio filicornis</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Spio martinensis</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Spionidae	<i>Spiophanes bombyx</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Mactridae	<i>Spisula ovalis</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Stenothoidae	<i>Stenothoe monoculoides</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Stenothoidae	<i>Stenothoe tergestina</i>	Ds
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Sigalionidae	<i>Sthenelais boa</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis amica</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis cornuta</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis gracilis</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis krohnii</i>	C
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis sp.</i>	C
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Oedicerotidae	<i>Synchelidium haplocheles</i>	Ds
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Tapes decussata</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Tellinidae	<i>Tellina tenuis</i>	M
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Terebellidae	<i>Terebellides stroemii</i>	Ds
Arthropoda	Crustacea	Decapoda	Thiidae	<i>Thia scutellata</i>	S
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Urothoe brevicornis</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Urothoe marina</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Urothoe poseidonis</i>	Dss
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Haustoriidae	<i>Urothoe pulchella</i>	Dss
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Venerupis pullastra</i>	S
Mollusca	Bivalvia	Veneroida	Veneridae	<i>Venus verrucosa</i>	S
Cnidaria	Anthozoa	Actinaria	Sagartiidae	<i>Cereus pedunculatus</i>	C
Arthropoda	Malacostraca	Mysida		<i>Mysidacae sp</i>	S

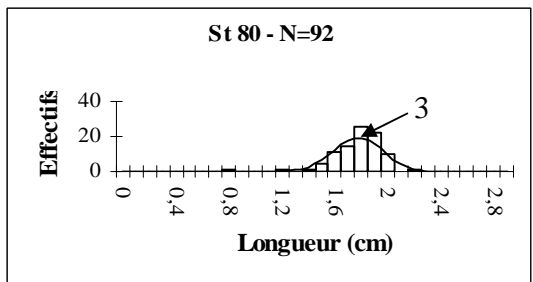
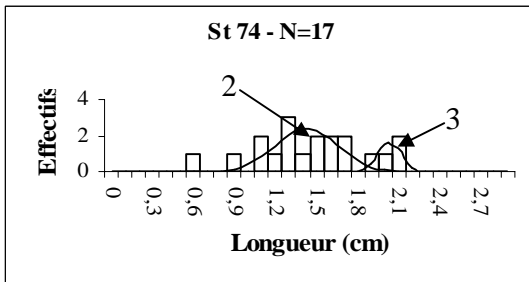
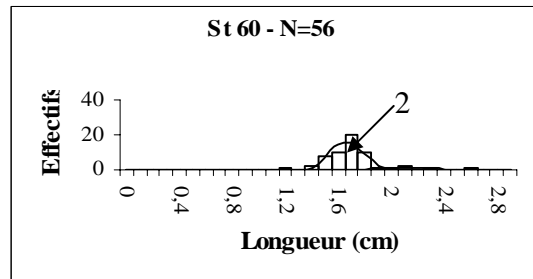
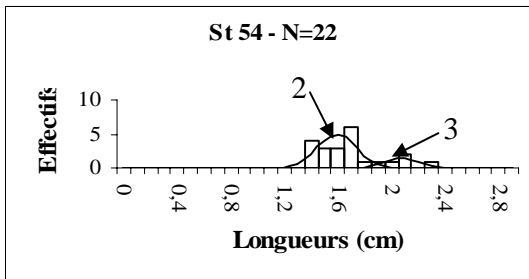
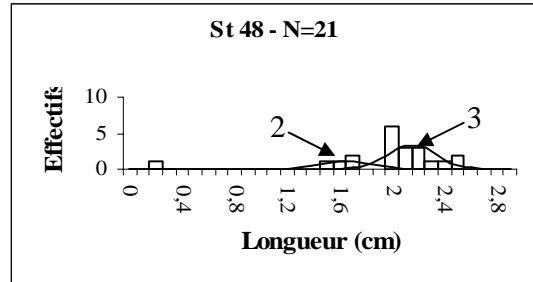
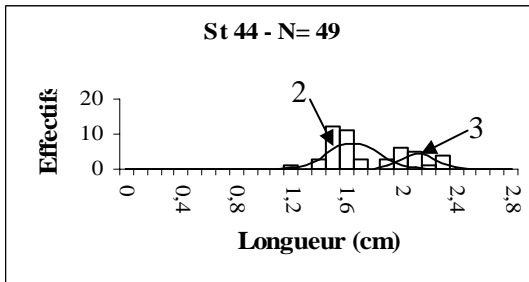
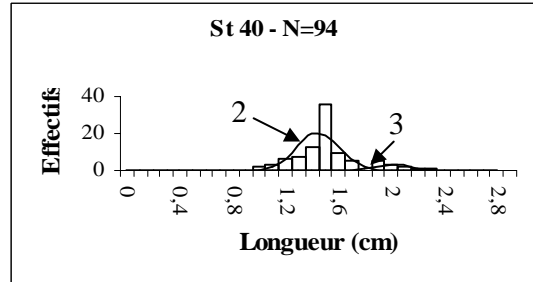
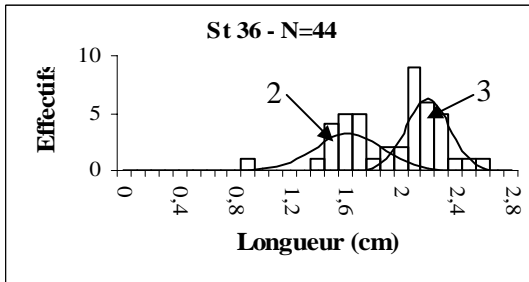
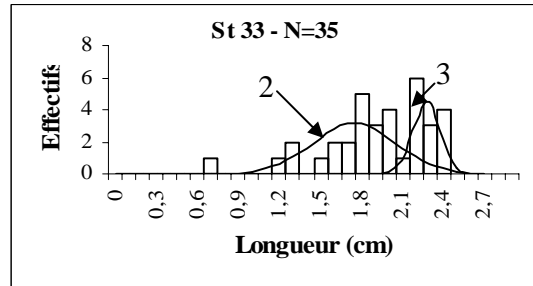
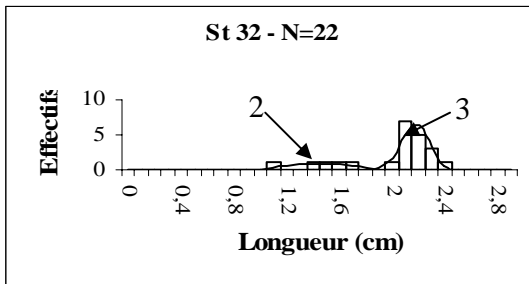


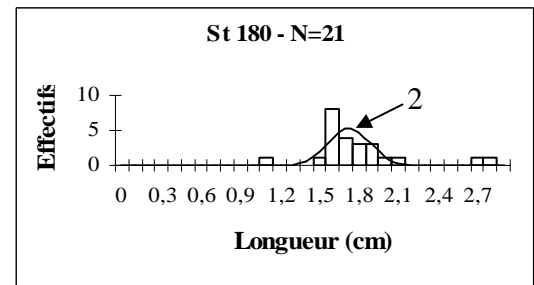
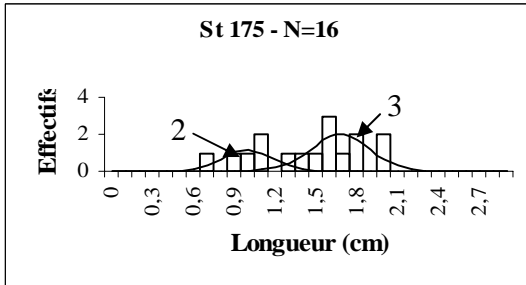
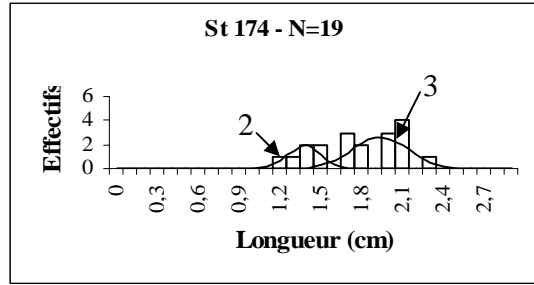
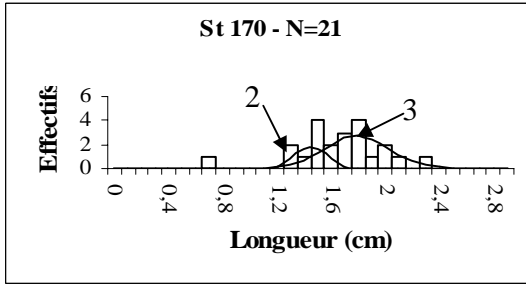
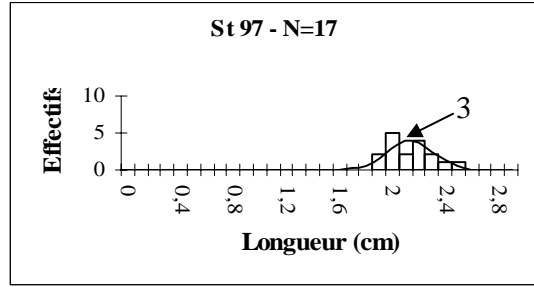
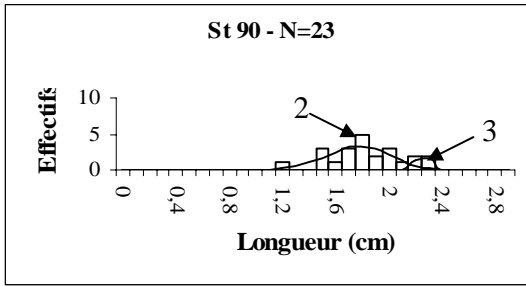




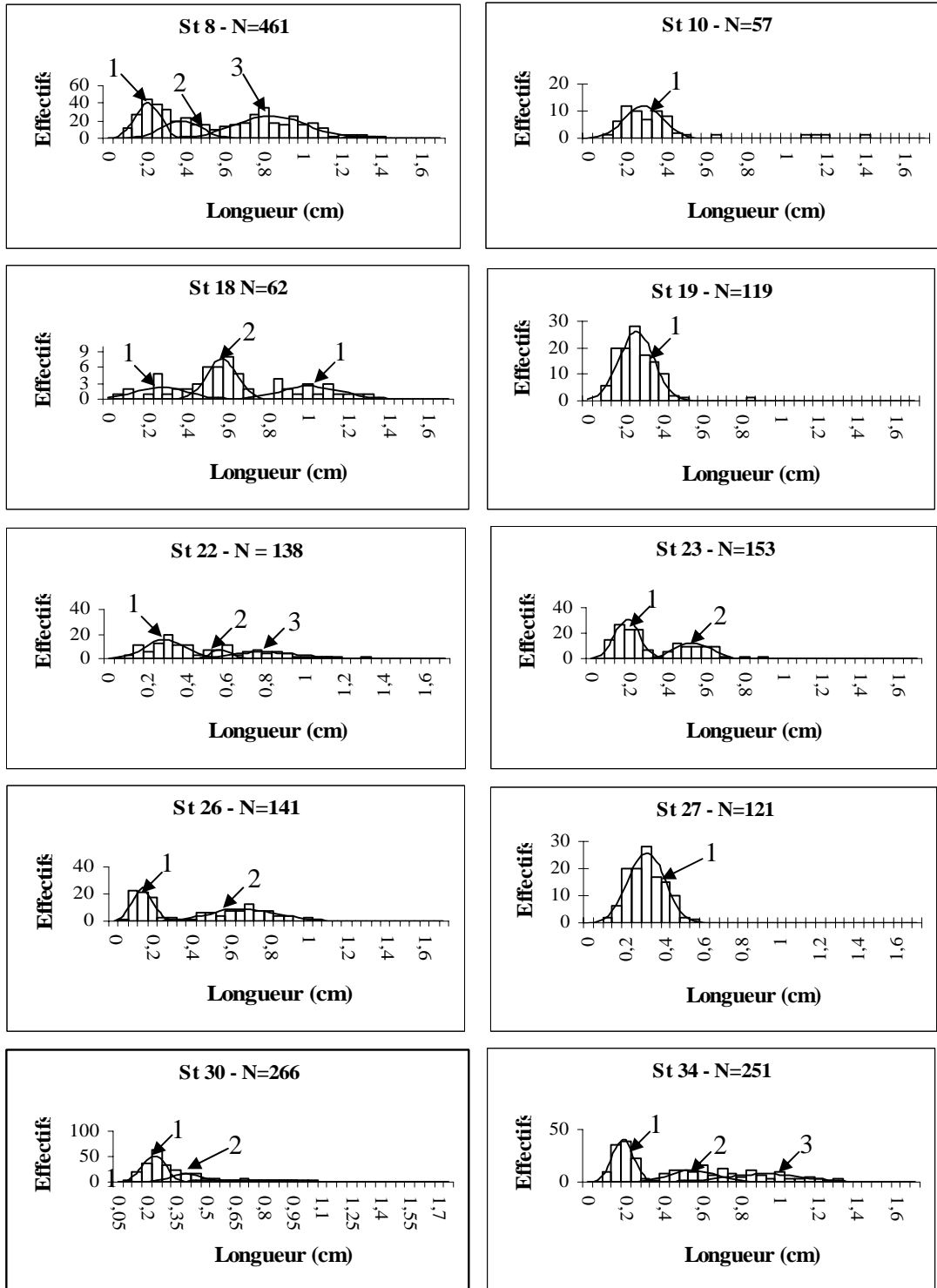
Annexe II-4. Structures démographiques de *Cerastoderma edule* en baie du Mont Saint Michel pour l'ensemble des stations présentant des densités ≥ 50 ind. m⁻². Les différentes cohortes ont été déterminées à l'aide du logiciel Normsep.

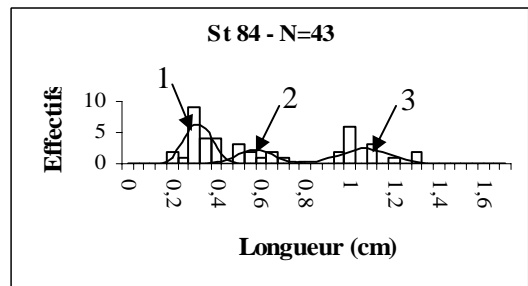
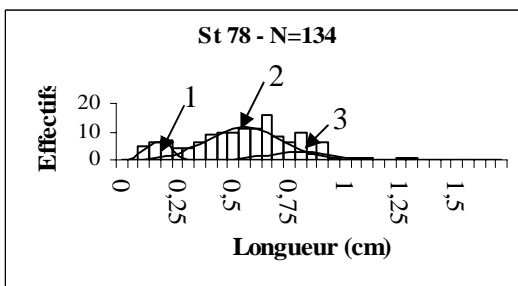
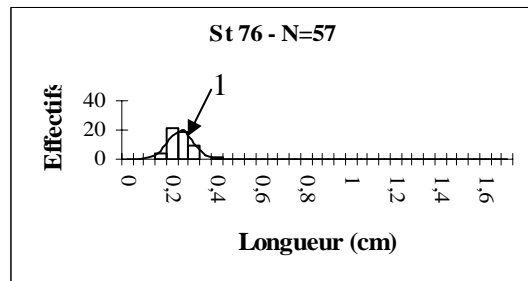
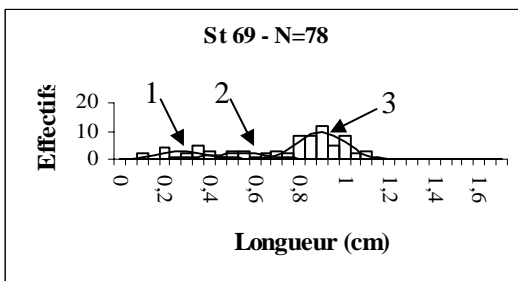
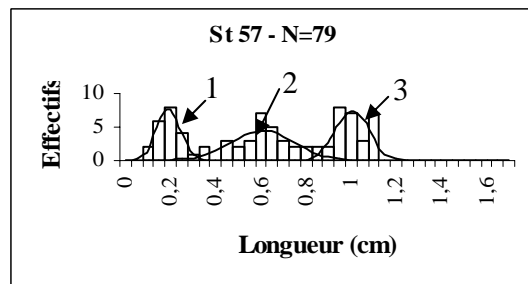
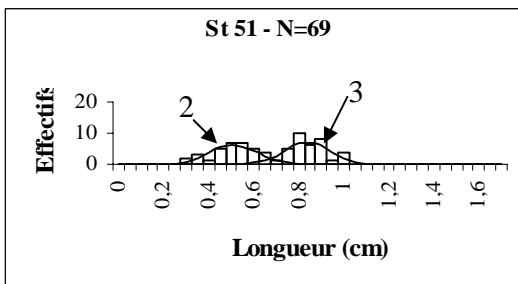
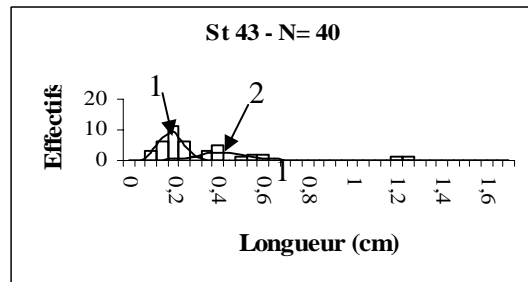
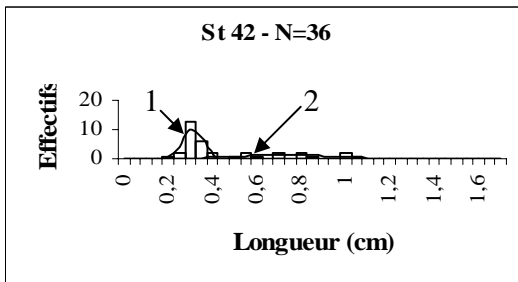
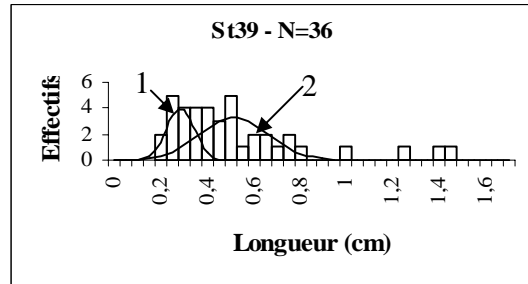
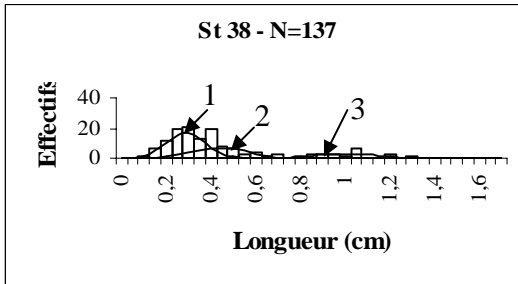


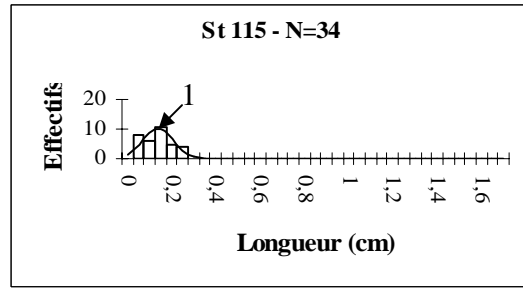
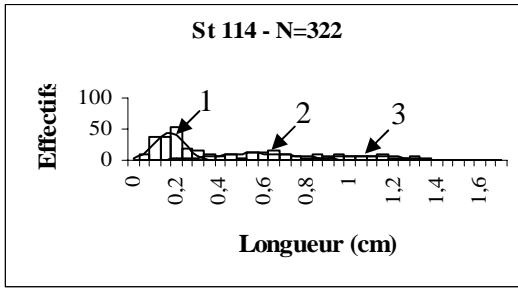




Annexe II-5. Structures démographiques d'*Abra alba* en baie du Mont Saint Michel pour l'ensemble des stations présentant des densités ≥ 100 ind. m⁻². Les différentes cohortes ont été déterminées à l'aide du logiciel Normsep.









3876

Alauda 76 (2), 2008: 101-111

DÉPART PRÉCOCE DES FAMILLES DE TADORNES DE BELON *Tadorna tadorna* DES ILES CHAUSEY : NOUVELLES DONNÉES EXPLICATIVES

Laurent GODET^{(1)*}, Jérôme FOURNIER⁽²⁾, Patrick LE MAO⁽³⁾, Jihane TRIGUI⁽¹⁾, Gérard DEBOU⁽⁴⁾

Early disappearance of the Shelduck *Tadorna tadorna* families of the Chausey archipelago: new explicative data. The Chausey archipelago is a breeding site of a national importance for the Common Shelduck *Tadorna tadorna*. The chicks are known to leave the archipelago with their parents the day following their birth, and they reach the Bay of the Mont Saint-Michel (BMSM), 30 km southward. A first hypothesis assumed that the trophic resource, and more precisely the scarcity of the Annelida polychaeta *Hediste* (*Nereis*) *diversicolor*, may explain these



A.C. Zwaga

movements. The results presented in the present paper, including benthic macrofaunal and bathymetric feature analysis of the two sites and hydrodynamic analysis of the Breton-Normand Gulf, bring into question this first hypothesis. The benthic macrofauna of the feeding grounds of the two sites is similar, and the abundances are even higher in Chausey than in the BMSM. Moreover, *H. diversicolor* is more abundant in Chausey (the

highest densities reaching more than 600 ind.m²). The spatial characteristics of the intertidal sand flats of Chausey seem to be more relevant to explain these movements. In addition, if the arrival of the chicks in the BMSM can be favoured by the hydrodynamic conditions of the Normand-Breton Gulf, the family have to swim, what confirms the current hypothesis of a site selection by the birds.

Mots clés: Tadorne de Belon, Reproduction, Départ des familles, Sites d'élevage, Nourriture, Macrofaune benthique, Bathymétrie, Archipel de Chausey (Manche).

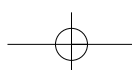
Key words: S.

⁽¹⁾Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Département Milieux et Peuplements Aquatiques, Station Marine de Dinard USM0404 - UMR 5178 BOME - 17 Avenue George V, 35800 Dinard (godet@mnhn.fr).

⁽²⁾Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Station Marine de Dinard USM0404 - UMR 5178 BOME, 17 Avenue George V, 35800 Dinard.

⁽³⁾Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Laboratoire Environnement et ressources Finistère-Bretagne Nord, Station de Saint-Malo, 2 bis rue Grout Saint-Georges - BP 46, 35402 Saint-Malo Cedex.

⁽⁴⁾Groupe Ornithologique Normand (GONm), 181 Rue d'Auge, 14000 Caen.



INTRODUCTION

Le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* présente la particularité de quitter les zones d'alimentation utilisées lors de la période d'incubation pour se rendre sur d'autres secteurs pour l'élevage des jeunes (PATTERSON, 1982 ; CRAMP & SIMMONS, 1983). Sur l'archipel des Îles Chausey (Manche), ce tadorne est un nicheur assez commun : il s'y reproduit au moins depuis les années 1930 (OBERTHUR, 1937) et le site accueille aujourd'hui une cinquantaine de couples (DEBOUT *et al.*, 2004). Les familles de tadorne qui se reproduisent à Chausey quittent l'archipel dès le jour suivant l'éclosion des poussins pour gagner des sites d'élevage situés en baie du Mont Saint-Michel (BMSM) (DEBOUT & LENEVEU 1993a, 1993b ; LENEVEU & DEBOUT, 1994). L'hypothèse d'une pauvreté en ressource trophique des vasières de Chausey et tout particulièrement la rareté de l'annélide polychète *Hediste (Nereis) diversicolor* (connue pour être consommée par les jeunes) a été proposée pour expliquer cette très nette dissociation des sites d'incubation et des sites d'élevage et surtout la distance importante qui les sépare (30 km environ) (DEBOUT & LENEVEU, 1993a, 1993b ; LENEVEU & DEBOUT, 1994).

Après avoir étudié en détail la macrofaune benthique des différents habitats intertidaux de substrat meuble de l'archipel de Chausey (GODET *et al.*, en prép.), et bénéficiant des récentes études concernant ceux de la BMSM (TRIGUI *et al.*, en prép.), cette hypothèse nous semble contestable. L'objectif de cette étude est d'apporter de nouvelles explications concernant les déplacements des tadorne entre les deux sites en période de reproduction en répondant aux trois questions suivantes :

- En quoi la macrofaune benthique endogée des sites d'alimentation des Tadorne de Chausey et de la BMSM (et surtout les abondances de l'annélide *Hediste diversicolor*) diffèrent-elles ?
- Le départ des tadorne de Chausey vers la BMSM peut-il s'expliquer par des caractéristiques propres à l'espace disponible à Chausey au moment de l'éclosion des poussins ?
- L'arrivée des familles sur les sites de la BMSM résulte-t-elle d'une sélection du site ou est-elle plutôt déterminée par les conditions hydrodynamiques locales ?

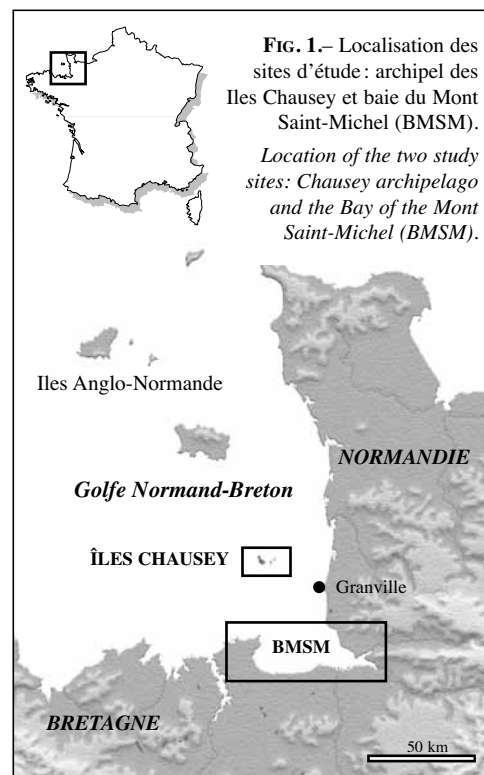
MATÉRIEL ET MÉTHODES

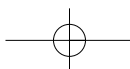
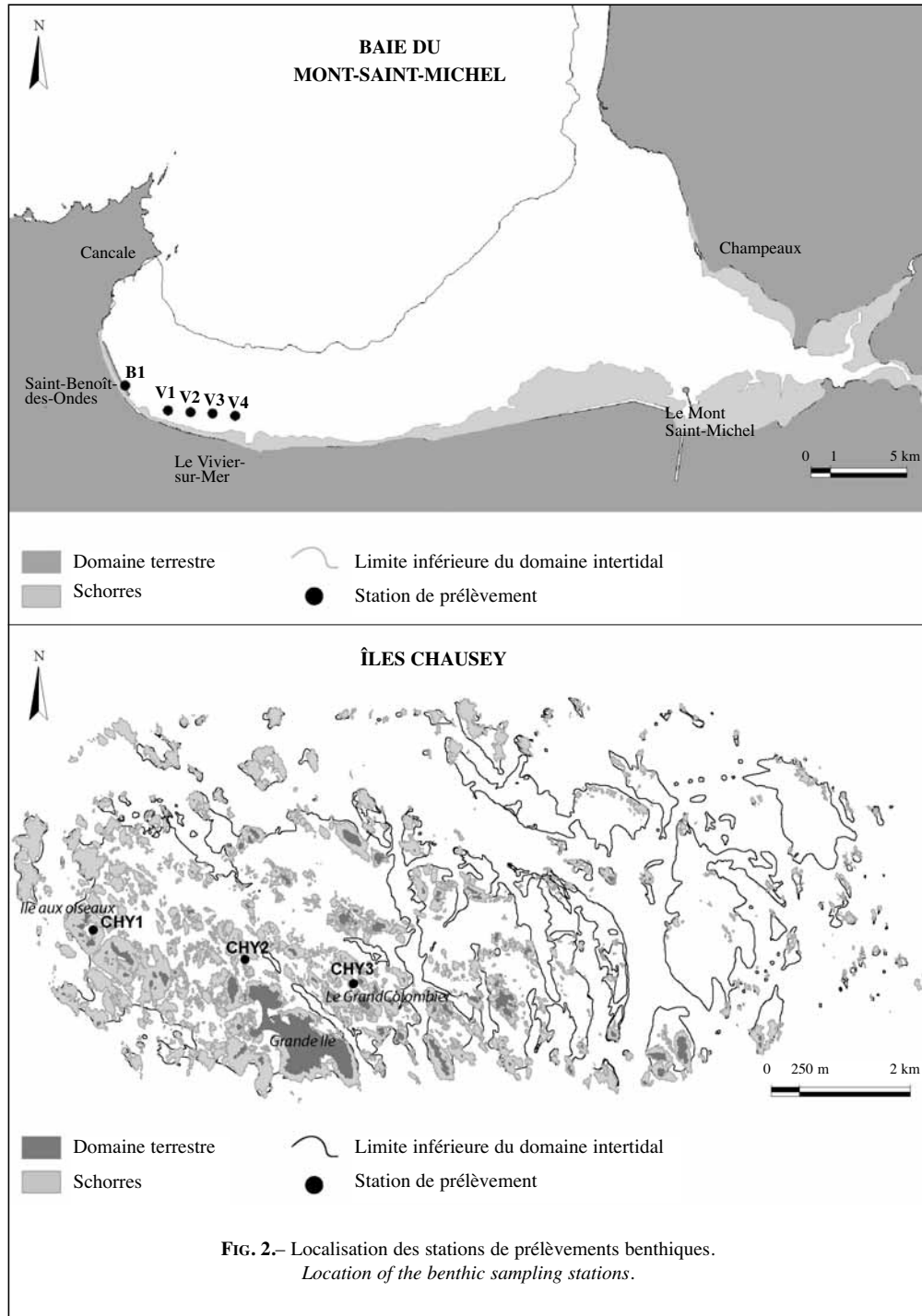
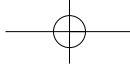
Sites d'étude

L'archipel des Îles Chausey et la baie du Mont Saint-Michel (BMSM) sont situés au fond du Golfe Normand-Breton (FIG. 1), soumis à un régime de marée mégatidal (jusqu'à 15 m en BMSM en période de vive-eau d'équinoxe). L'existence de larges estrans de substrat meuble qui dominent chacun des deux sites (à savoir plus de 1300 ha à Chausey et près de 24000 ha en BMSM) s'explique par la combinaison de ce marage exceptionnel et de pentes faibles.

Macrofaune benthique

À Chausey, trois stations d'échantillonnage localisées sur les trois principaux secteurs de sédiments envasés de haut niveau (jardin de l'Île aux oiseaux ; Nord de Grande Île ; Grand Colombier), correspondant aux secteurs d'alimentation des tadorne de Chausey ont été analysées (FIG. 2). En BMSM, cinq autres stations ont fait l'objet de





prélèvements sur les secteurs de sédiments envahis de haut niveau, connus pour accueillir des crèches de tadornes et plus particulièrement les familles en provenance de Chausey: Le Vivier-sur-Mer et Saint-Benoît-des-Ondes (BEAUFILS, 2001).

Sur chaque station, trois carottes de 0,1m² ont été prélevées. Les prélèvements ont été tamisés sur une maille circulaire de 2 mm de diamètre, puis fixés et conservés dans une solution de formol dilué à 4,5 %. Le matériel retenu par la maille des tamis a été trié deux fois en laboratoire, la seconde après une coloration au Rose Bengale qui colore les éléments organiques éventuellement oubliés lors du 1^{er} tri. Toute la macrofaune a été identifiée au plus haut niveau taxonomique possible et énumérée. Les espèces benthodémersales n'ont pas été prises en compte dans nos analyses.

Nous avons utilisé les méthodes développées par CLARKE & WARWICK (1994) et utilisé le logiciel *PRIMER* v.5.2.2 (Plymouth Routines in Multivariate Research) (CLARKE & GORLEY, 2001) pour analyser la structure des assemblages faunistiques. Le nombre d'espèces (S), l'abondance totale de la macrofaune (Ab) et l'indice de diversité de SHANNON (H') ont été calculés. Un dendrogramme et une modélisation multidimensionnelle non métrique (MDS) ont été réalisés sur la base d'une matrice de similarité de BRAY-CURTIS calculée à partir des données d'espèces ayant subi une transformation double-racine. Les valeurs de stress pour chaque graphique de MDS indiquent la précision de la représentation des distances entre les stations (CLARKE, 1993). Les espèces contribuant le plus à la similarité ou la dissimilarité entre les groupes ont été testées par la méthode *SIMPER* du logiciel *PRIMER* (CLARKE, 1993).

Les différences d'abondance des espèces les plus abondantes ont été testées entre les deux sites par des tests t de STUDENT dans le cas d'une homogénéité des variances (testée par un test de LEVENE) et par des tests U de MANN & WITHNEY dans le cas contraire. Les abondances de certaines espèces ont subi une transformation $\log(x + 1)$.

Données bathymétriques

Deux cartes bathymétriques ont été réalisées sur les deux sites, en utilisant les données bathymétriques acquises par TOCQUET *et al.* (1957) pour

Chausey et les données LIDAR de 2003 (Fondation Total) pour la BMSM. Les superficies intertidales de substrat meuble ont été calculées sur les deux sites pour 6 cotes bathymétriques principales, *via* le logiciel SIG Arcview 3.1TM (ESRI©1998). À partir de ces données, les équations des courbes de régression ont permis d'obtenir une relation entre hauteurs d'eau et superficies exondées du domaine intertidal de substrat meuble. Grâce aux annuaires de marée du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM), nous avons compilé toutes les hauteurs d'eau minimales pour chaque jour d'une année (2006) pour les deux sites. Les équations des courbes de régression ont permis d'évaluer pour toutes ces hauteurs d'eau quotidiennes les superficies du domaine intertidal de substrat meuble exondées sur l'ensemble d'une année. Le but n'étant pas de calculer des superficies exactes, mais de comparer la part de chaque site exondée au cours d'une année, aucune correction barométrique n'a été apportée.

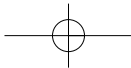
Contexte hydrodynamique

L'hydrodynamisme du Golfe Normand-Breton est avant tout conditionné par des amplitudes de marée importantes, qui augmentent d'Ouest en Est et peuvent dépasser 15 mètres en BMSM. LENEVEU & DEBOUT (1994) ont montré que les tadornes mettaient certainement 6 ou 7 heures pour faire le trajet entre Chausey et la BMSM, soit une période similaire à celle séparant une pleine mer d'une basse mer. D'un point de vue hydrodynamique, les oiseaux sont donc essentiellement soumis aux courants de marée (flot ou jusant selon l'heure de leur départ). Nous avons donc utilisé les analyses des courants de flot et de jusant du fond du Golfe Normand-Breton réalisées par la SOGREA (Société Grenobloise d'Études et d'Applications Hydrauliques) afin d'évaluer leur influence potentielle sur la trajectoire des familles.

RÉSULTATS

Macrofaune benthique

Au total, 30 espèces macrofauniques ont été identifiées sur l'ensemble des prélèvements (Annexe 1). Des différences sont observées entre



les assemblages benthiques de la BMSM et de Chausey, toutefois, ils présentent une similarité relativement importante (23,3 % de similarité) (FIG. 3).

Les sédiments envasés de haut niveau de Chausey (similarité moyenne du groupe = 53,6 % - TAB. I) sont caractérisés par une macrofaune assez abondante ($Ab = 1359,3 \text{ ind./m}^2$) mais une richesse et une diversité spécifiques assez faibles ($S = 11,3$; $H' = 1,5$). Les espèces qui les caractérisent sont essentiellement les deux annélides polychètes *H. diversicolor* et *Pygospio elegans*, deux espèces différentes de larves d'insectes, le bivalve *Abra tenuis* et des oligochètes (ces taxons

contribuent à près de 90 % de la similarité de ce groupe - TAB. I). Les sédiments envasés de haut niveau de la BMSM (similarité moyenne du groupe = 62,1% - TAB. I) sont caractérisés par une macrofaune moins abondante et moins riche ($Ab = 466,6 \text{ ind./m}^2$; $S = 9,4$) et ont une diversité comparable à celle de Chausey ($H' = 1,6$) (TAB. I). Ils sont essentiellement caractérisés par les deux bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, les polychètes *H. diversicolor* et *Nephtys hombergii* ainsi que les oligochètes (ces espèces contribuent à plus de 70 % de la similarité de ce groupe - TAB. I). Les différences entre les sédiments envasés de haut niveau des deux sites s'expliquent principalement par des abondances importantes de *M. balthica* et *S. plana*, *N. hombergii* et *Corophium arenarium* en BMSM, absents des prélèvements effectués à Chausey, alors que les abondances des larves d'insectes, des polychètes *H. diversicolor* et *Pygospio elegans* ainsi que du bivalve *Abra tenuis* sont supérieures à Chausey (TAB. I).

Parmi les espèces les plus abondantes, on note des abondances significativement supérieures à Chausey des espèces suivantes : *H. diversicolor* (test t, $p = 0,007$), *A. tenuis* (test U, $p = 0,004$) et des insectes (absents des prélèvements effectués en BMSM). En revanche, les bivalves *Cerastoderma edule*, *M. balthica* et *S. plana* sont absents des prélèvements effectués à Chausey et relativement abondants en BMSM. Les différences ne sont pas significatives pour les espèces suivantes : *P. elegans*, les oligochètes et les deux espèces confondues de *Corophium* (*C. arenarium* et *C. volutator*).

Données bathymétriques

Le domaine intertidal de substrat meuble de Chausey couvre 1414 ha contre 23739 en BMSM, soit un rapport de 1 à 17. En période de morte-eau moyenne (coefficient de marée de 45), les superficies intertidales de substrat meuble exondées à Chausey sont très restreintes (240 ha, soient 18 % du site - FIG. 4A) et sont surtout localisées dans la partie ouest de l'archipel, au Nord et au Nord-Ouest de la Grande Île (FIG. 5). Un coefficient de marée de 91 (hauteur d'eau de 2,2 m lors de la basse mer) est nécessaire pour que 50 % de l'estran meuble du site soit exondé (FIG. 4A). La situation est très différente en BMSM, car même en période de morte-eau les

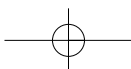
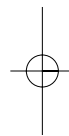
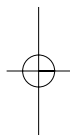
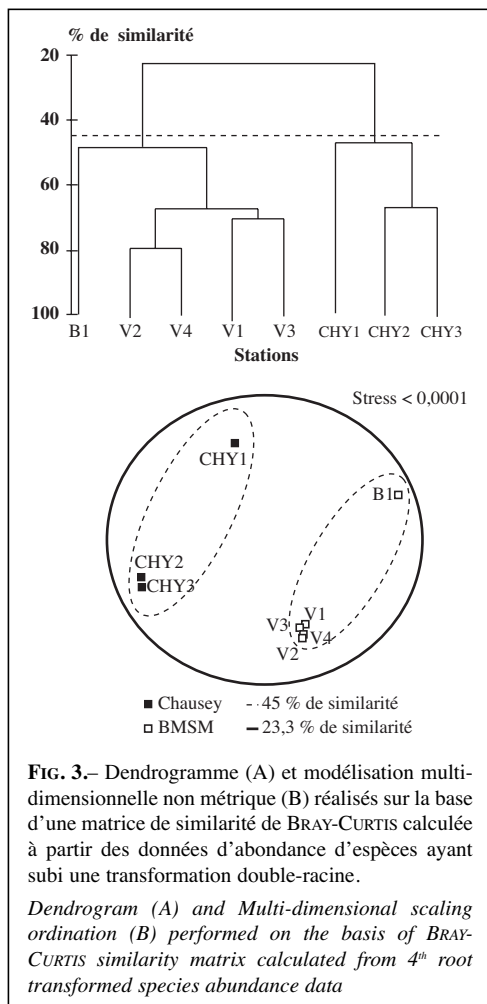
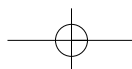
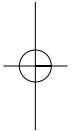
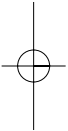
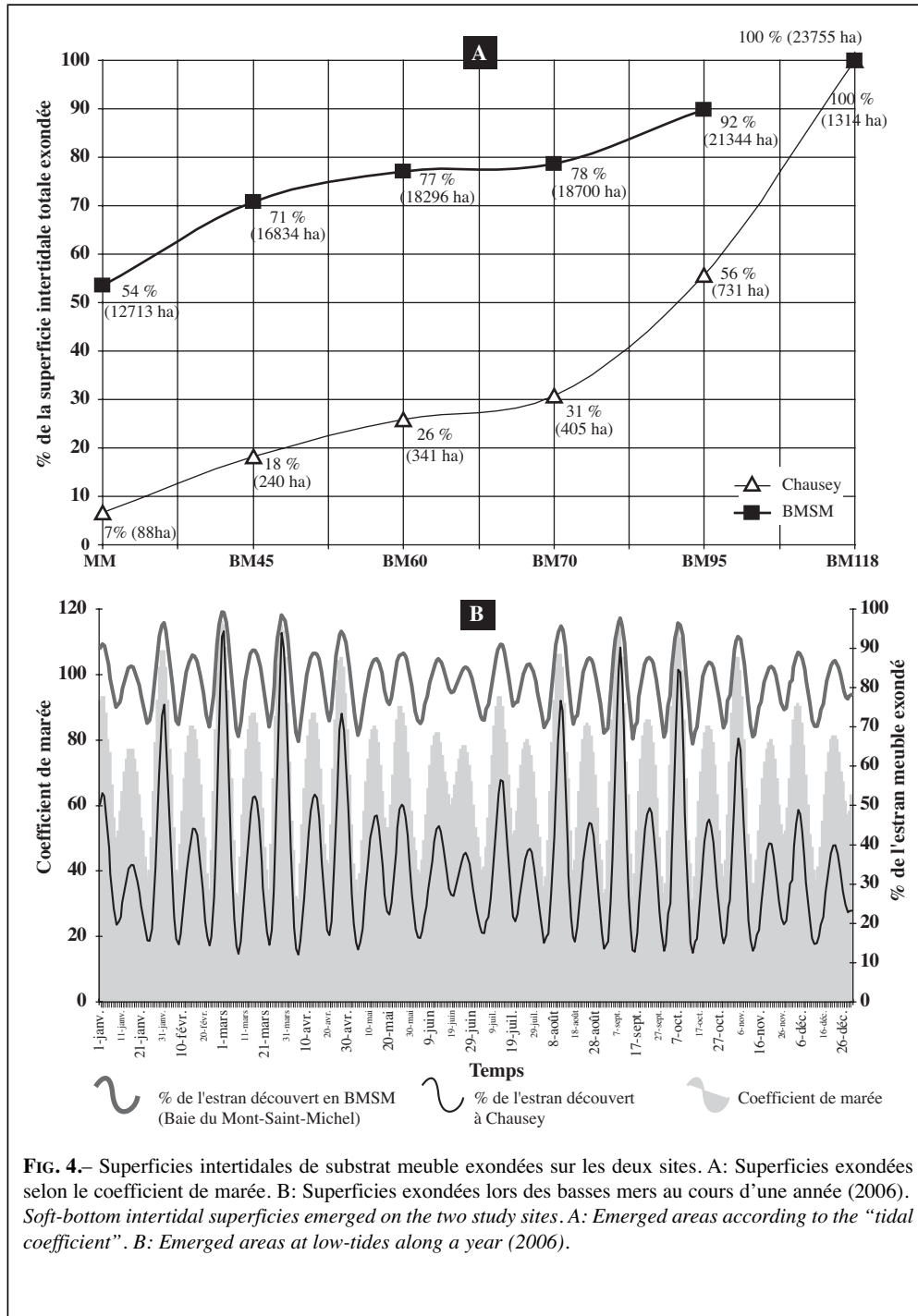
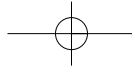


TABLEAU I.– Analyse SIMPER sur les abondances macrofauniques (données transformées en double racine).
SIMPER analyse of the macrofaunal abundances (fourth root transformed data).

CHAUSEY (similarité moyenne : 53,55%)					
Espèces	Abondance moyenne	Similarité moyenne	Contribution à la similarité	Contribution à la similarité cumulée	
<i>Hediste diversicolor</i>	4,27	13,37	24,97	24,97	
<i>Pygospio elegans</i>	4,08	11,50	21,48	46,45	
Larve d'insecte sp 1	3,12	8,88	16,59	63,04	
Larve d'insecte sp 2	2,23	5,74	10,72	73,76	
<i>Abra tenuis</i>	2,49	4,38	8,17	81,93	
Oligochètes indéterminés	2,05	2,95	5,50	87,43	
<i>Cyathura carinata</i>	1,64	1,74	3,25	90,68	
BMSM (similarité moyenne : 62,12%)					
Espèces	Abondance moyenne	Similarité moyenne	Contribution à la similarité	Contribution à la similarité cumulée	
<i>Macoma balthica</i>	3,24	12,20	19,63	19,63	
<i>Scrobicularia plana</i>	2,29	10,23	16,46	36,09	
<i>Hediste diversicolor</i>	1,87	7,75	12,47	48,57	
<i>Nephtys hombergii</i>	2,06	6,88	11,07	59,64	
Oligochètes indéterminés	2,06	6,51	10,48	70,12	
<i>Pygospio elegans</i>	1,94	5,12	1,13	78,37	
<i>Cerastoderma edule</i>	1,50	4,86	7,82	86,19	
<i>Corophium arenarium</i>	1,85	3,33	5,35	91,55	
CHAUSEY & BMSM (dissimilarité moyenne : 76,71%)					
Espèces	Abondance moyenne Chausey	Abondance moyenne BMSM	Dissimilarité moyenne	Contribution à la dissimilarité	Contribution à la dissimilarité cumulée
<i>Macoma balthica</i>	0,00	3,24	6,55	8,54	8,54
Larve d'insecte sp 1	3,12	0,00	6,31	8,23	16,77
<i>Hediste diversicolor</i>	4,27	1,87	4,93	6,42	23,19
Larve d'insecte sp 2	2,23	0,00	4,70	6,12	29,32
<i>Scrobicularia plana</i>	0,00	2,29	4,68	6,10	35,42
<i>Pygospio elegans</i>	4,08	1,94	4,55	5,93	41,35
<i>Abra tenuis</i>	2,49	0,27	4,46	5,81	47,16
<i>Nephtys hombergii</i>	0,00	2,06	4,14	5,40	52,56
<i>Corophium arenarium</i>	0,00	1,85	3,76	4,90	57,47
<i>Corophium volutator</i>	1,20	1,55	3,43	4,47	61,93
<i>Cyathura carinata</i>	1,64	0,00	3,29	4,29	66,22
<i>Cerastoderma edule</i>	0,00	1,50	3,12	4,07	70,29
Oligochètes indéterminés	2,05	2,06	2,93	3,83	74,12
<i>Arenicola marina</i>	0,00	1,15	2,24	2,92	77,03





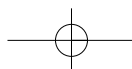
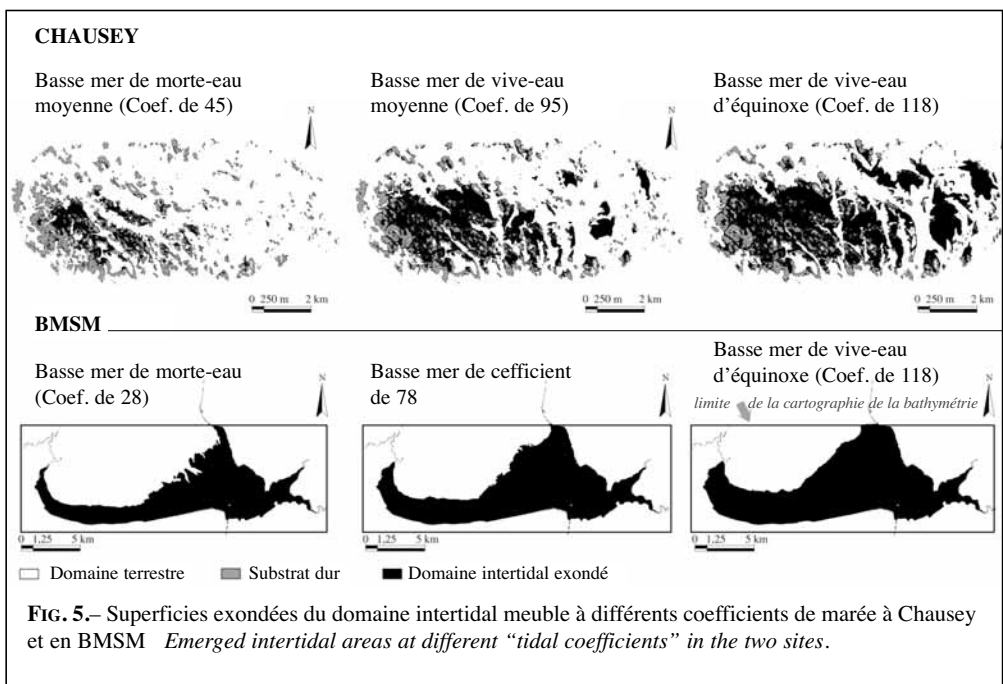
superficies exondées en BMSM sont importantes (FIG. 4a) et d'un seul tenant (FIG. 5). En période de vive-eau moyenne (coefficient de marée de 95), 21344 ha, soient 92 % de l'estran meuble du site sont exondés (FIG. 4a). Au cours d'une année, on note que les estrans de Chausey ne découvrent à plus de 60 % qu'environ une fois par mois (FIG. 4b). Par ailleurs, en juin, la superficie exondée à Chausey ne dépasse jamais 60 % du domaine intertidal meuble du site. Inversement, l'estran meuble de la BMSM est toujours exondé à plus de 70 % à marée basse quel que soit le coefficient de marée au cours de l'année (FIG. 4b).

Données hydrodynamiques

Au flot, l'onde de marée progresse du large de la pointe du Grouin vers l'est, en s'incurvant vers le sud-est lors de sa propagation pour arriver à une direction sud au fond de la BMSM (FIG. 6). Les courants de marée sont les plus forts en mi-marée, 3 à 4 heures après la basse mer. Au jusant, les courants de marée se renversent en prenant une direction nord, puis s'intensifient en prenant une direction ouest (FIG. 6).

DISCUSSION

L'hypothèse de la ressource trophique pour expliquer le départ des tadornes de Chausey (DEBOUT & LENEVEU, 1993a, 1993b; LENEVEU & DEBOUT, 1994) ne semble pas pertinente. En effet, les sites d'alimentation de Chausey et de la BMSM sont relativement similaires en terme de composition macrofaunique et accueillent tous les deux des fortes abondances de proies connues pour être une ressource trophique appréciée par les poussins de tadornes. Dans le Golfe du Morbihan, des analyses de fécès, révèlent que les hydrobie, les coléoptères, les hétéroptères et les larves d'insectes (larves de chironomes) sont les proies les plus consommées par les poussins dans les lagunes saumâtres (GÉLINAUD, 1988). De plus, le polychète *H. diversicolor*, les crustacés (Mysidacés et l'amphipode *C. volutator*) ainsi que les mollusques *A. tenuis* et *Hydrobia ulvae* sont préférentiellement consommés sur les vasières intertidales (GÉLINAUD, 1988). Sur d'autres sites, certains auteurs soulignent également l'importance de *H. diversicolor* et *C. volutator* comme



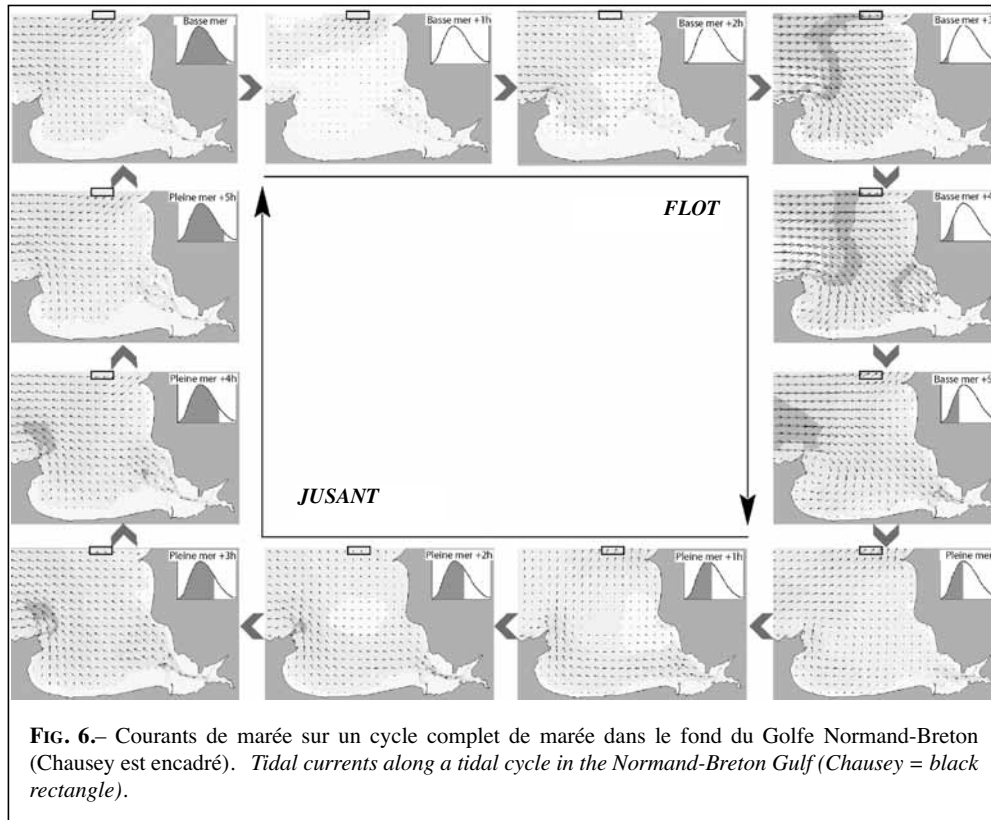


FIG. 6.— Courants de marée sur un cycle complet de marée dans le fond du Golfe Normand-Breton (Chausey est encadré). *Tidal currents along a tidal cycle in the Normand-Breton Gulf (Chausey = black rectangle).*

BUXTON & YOUNG (1981), dans un estuaire écossais. Si les abondances cumulées des deux espèces de *Corophium* ne diffèrent pas entre les deux sites, en revanche *H. diversicolor*, *A. tenuis* et les larves d'insectes sont plus abondants à Chausey qu'en BMSM.

Le départ des tadornes de l'archipel semble plutôt s'expliquer par la configuration bathymétrique tout à fait particulière de l'archipel qui diffère grandement de celle de la BMSM. Les pentes des estrans de l'archipel sont irrégulières et plus accentuées. Les niveaux hauts, les seuls exondés lors des marées de morte-eau, sont très restreints et sont tous localisés au Nord et à l'Ouest de la Grande Île. Le mois de juin, au cours duquel les poussins de tadornes naissent, est caractérisé par des petits coefficients de marée, et seuls les niveaux très hauts sont exondés à marée basse et donc exploitables par les familles de tadornes. Or,

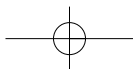
l'espèce est connue pour quitter ses lieux de ponte pour rejoindre des lieux d'élevage distincts (YOUNG 1964; PATTERSON, 1982). En juin, les familles de tadornes de Chausey ne peuvent pas rejoindre d'autres lieux pour l'élevage des jeunes en restant dans l'archipel, car les seules surfaces exploitables sont concentrées au centre ouest de l'archipel, qui correspondent également aux sites de ponte. Les tadornes sont donc contraints, pour des questions de configuration spatiale des estrans de Chausey, de quitter l'archipel pour trouver d'autres sites d'élevage pour les jeunes individus. Le fait de nicher sur un archipel implique une obligation pour les familles d'effectuer un périple relativement long comparé aux populations côtières (les déplacements ne représentent alors que quelques kilomètres tout au plus – GÉLINAUD, 1984). Comme observé sur la très grande majorité des sites où niche l'espèce en Europe, les familles

de Chausey gagnent ensuite des sites traditionnels de crèches pour l'élevage des poussins.

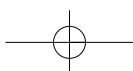
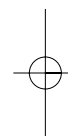
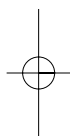
Il reste à savoir si l'arrivée sur les sites du Vivier-sur-Mer, en BMSM, relève d'une sélection des individus ou est essentiellement déterminée par les courants de marée. Dans l'hypothèse d'un départ du Sud de l'archipel comme observé par LENEVEU & DEBOUT (1994), si les poussins quittent Chausey au début du flot (à basse mer), ils sont poussés vers le Sud-Est, et donc vers la BMSM. Au contraire, s'ils quittent le Sud de l'archipel au moment du jusant, ils sont entraînés vers le Nord-Ouest, puis vers l'Ouest. Deux familles ont été observées quittant l'archipel par LENEVEU & DEBOUT (1994). La première est partie le 6 juin 1994 à basse mer, et donc au flot. Elle a été suivie 15 minutes et gardait logiquement un cap Sud-Est (130°), ce qui correspond bien avec l'orientation des courants de marée. L'autre famille a été observée le 22 juin 1994 au départ de Chausey et est partie 3 h 15 après la pleine mer, donc lors du jusant au moment où l'intensité des courants est la plus forte. Suivie pendant plusieurs heures, elle se trouvait au Nord-Est de la pointe du Grouin 7 heures plus tard. Cette famille a nécessairement dû avoir une phase de nage active au moins pendant les 3 premières heures de son trajet pour ne pas être déportée vers l'Ouest. Les courants de flot les ont ensuite entraînés au sud-est environ 3 heures après leur départ. On peut également émettre l'hypothèse que les oiseaux aient été poussés par des vents (habituellement de Nord et Nord-Ouest dans ce secteur) et que leur progression ait ainsi été facilitée. Les courants de marée ne déterminent donc pas totalement la trajectoire des familles même si elle peut les orienter d'une manière générale vers la BMSM. En outre, les observations d'adultes nicheurs de Chausey se rendant quotidiennement en BMSM (mâles surtout), sur les futurs sites d'alimentation des familles (LENEVEU & DEBOUT, 1994), favorisent l'hypothèse d'une sélection des sites d'élevage, qui seraient visités et "repérés" par les parents avant même l'éclosion des poussins.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUFILS (M.) 2001.– *Avifaune de la baie du Mont Saint-Michel 1979-1999 – Enquête sur un site complexe*. Groupe Ornithologique Normand - Bretagne Vivante SEPNB Ile-et-Vilaine.
- BUXTON (N.E.) & YOUNG (C.M.) 1981.– The food of the Shelduck in north-east Scotland. *Bird Study*, 28 : 41-48.
- CLARKE (K.R.) & GORLEY (R.N.) 2001.– *PRIMER v5 : user manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- CLARKE (K.R.) & WARWICK (R.M.) 1994.– *Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- CLARKE (K.R.) 1993.– Non parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18 : 117-143.
- CRAMP (S.) & SIMMONS (K.E.L.) 1983.– *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palaearctic, vol. III Waders to Gulls*. Oxford : Oxford University Press, Oxford.
- DEBOUT (G.) & LENEVEU (P.) 1993a.– La reproduction du Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* dans l'archipel de Chausey (Manche, France) : problèmes posés par la disparition précoce des familles. *Alauda*, 61 : 209-213.
- DEBOUT (G.) & LENEVEU (P.) 1993b.– La reproduction du Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) à Chausey. *Le Cormoran*, 8 : 289-292.
- DEBOUT (G.), GALLIEN (F.) & PROVOST (S.) 2004.– *Réserve des Îles Chausey. Bilan 2003-2004 – Projets 2004-2005*. Groupe Ornithologique Normand, Caen.
- GÉLINAUD (G.) 1988.– *Premiers éléments de biologie de la reproduction du Tadorne de Belon Tadorna tadorna L. dans le Golfe du Morbihan*. Mémoire de DEA Biologie des populations et éco-éthologie. Station de Biologie marine de l'Île Bailleron.
- LENEVEU (P.) & DEBOUT (G.) 1994.– Déplacements des Tadorne de Belon de l'archipel de Chausey vers la Baie du Mont Saint-Michel en période de reproduction. *Alauda*, 62 : 81-90.
- OBERTHUR (J.) 1937.– *Gibiers de notre pays. Livre second : Gibiers marins*. Librairie des Champs Elysées, Paris.
- PATTERSON (I.J.) 1982.– *The Shelduck : A study in behavioural ecology*. Cambridge University Press.
- TOCQUET (M.A.) CLÉMENT (J.) & TOCQUET (A.) 1957.– *Carte bathymétrique des Îles Chausey réalisée d'après un levé exécuté d'après des sondages hydrographiques effectués en 1954 et 1955*. Electricité de France. Carte au 1 : 10.000°.
- YOUNG (C.M.) 1964.– Shelduck parliaments. *Ardea*, 58 : 125-130.



Annexe 1.– Macrofaune benthique prélevée sur les sites d'alimentation des tadornes (ind. m²)								
<i>Benthic macrofauna sampled on the shelduck feeding grounds (ind. m²).</i>								
	CHAUSEY			BAIE DU MONT SAINT-MICHEL				
	CHY1	CHY2	CHY3	B1	V1	V2	V3	V4
<i>Nemertina</i>								
Némerte indéterminé	-	3,3	6,7	-	-	-	-	-
<i>Annelida polychaeta</i>								
<i>Arenicola marina</i>	-	-	-	20,0	26,6	-	3,3	-
<i>Capitella capitata</i>	-	3,3	-	-	-	-	3,3	-
<i>Eteone longa</i>	-	-	-	-	3,3	-	-	-
<i>Hediste diversicolor</i>	150,0	343,3	623,3	16,7	26,6	10,0	13,3	3,3
<i>Nephtys hombergii</i>	-	-	-	-	46,6	53,3	43,3	33,3
<i>Pygospio elegans</i>	243,3	76,7	816,7	-	10,0	10,0	246,4	23,3
<i>Annelida oligochaeta</i>								
Oligochètes indéterminés	63,3	-	1220,0	-	83,3	50,0	2-9,79	26,6
<i>Crustacea amphipoda</i>								
<i>Corophium arenarium</i>	-	-	-	253,8	143,2	-	-	10,0
<i>Corophium volutator</i>	170,0	-	-	36,6	46,6	-	53,3	-
<i>Orchestia gammarellus</i>	3,3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crustacea cumacea</i>								
<i>Cumopsis longipes</i>	-	-	-	-	-	-	3,3	-
<i>Crustacea isopoda</i>								
<i>Cyathura carinata</i>	-	40,0	153,3	-	-	-	-	-
<i>Eurydice pulchra</i>	-	-	-	3,3	-	-	-	-
<i>Gnathia maxillaris</i>	-	-	30,0	-	-	-	-	-
<i>Lekanesphaera levii</i>	-	-	-	3,3	-	-	-	-
<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	6,7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crustacea decapoda</i>								
<i>Carcinus maenas</i>	-	6,7	3,3	-	-	-	-	-
<i>Mollusca gastropoda</i>								
<i>Littorina saxatilis</i>	140,0	-	-	-	-	-	-	-
Gasteropode indéterminé	-	3,3	6,7	-	-	-	-	-
<i>Mollusca bivalvia</i>								
<i>Abra tenuis</i>	590,0	20,0	3,3	-	3,3	-	-	-
<i>Cerastoderma edule</i>	-	-	-	13,3	-	30,0	13,3	3,3
<i>Macoma balthica</i>	-	-	-	6,7	213,1	349,7	136,5	83,3
<i>Parvicardium scabrum</i>	-	-	-	-	-	3,3	-	-
<i>Scrobicularia plana</i>	-	-	-	36,6	16,7	43,3	23,3	23,3
<i>Insecta</i>								
<i>Cillenus lateralis</i>	-	-	3,3	-	-	-	-	-
<i>Heteroceridae</i> sp.	-	-	50,0	-	-	-	-	-
Larve d'insecte sp 1	26,7	76,7	286,7	-	-	-	-	-
Larve d'insecte sp 2	33,3	93,3	200,0	-	-	-	-	-
<i>Myriapoda</i>								
Myriapode indéterminé	3,3	-	-	-	-	-	-	-



1 **Enlightening the role of benthic filter-feeders on phytoplanktonic**
2 **production: the case of the Mont Saint Michel Bay, France.**

3 Philippe Cugier¹, Caroline Struski¹, Michel Blanchard¹, Joseph Mazurié², Stéphane
4 Pouvreau³, Frédéric Olivier⁴, Jihane R. Trigui^{4,6}, Eric Thiébaud^{5,6}.

5
6 1. IFREMER, Département Dynamiques de l'Environnement Côtier, Laboratoire d'Ecologie Benthique, B.P. 70,
7 29280 Plouzané, France.

8 2. IFREMER, Laboratoire Environnement Ressources Morbihan-Pays de Loire, 12 rue des résistants, BP 86,
9 56470 La Trinité sur Mer, France.

10 3. IFREMER, Station expérimentale d'Argenton/Département de Physiologie des organismes marins, 11
11 presqu'île du vivier, 29840 Argenton-Landunvez, France.

12 4. Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, CRESCO,
13 UMR 7208 BOREA, 38, rue du Port Blanc, 35800 Dinard, France.

14 5. Université Pierre & Marie Curie-Paris 6, Station Biologique de Roscoff, UMR 7144, Adaptation et
15 diversité en milieu marin, B.P. 74, Place Georges Teissier, 29682 Roscoff Cedex, France.

16 6. CNRS, UMR 7144, Adaptation et diversité en milieu marin, B.P. 74, 29682 Roscoff cedex, France.

17
18 Corresponding author :

19 Philippe Cugier

20 e-mail : pcugier@ifremer.fr

21 phone : (+33) 298224919

22 fax : (+33) 298224548

23
24 Abstract

25
26 The macrobenthic community of the Mont-Saint-Michel Bay (English Channel, France) is mainly dominated by
27 filter-feeders, including cultivated species (oysters and mussels). An ecological model of the bay was developed,
28 coupling a 2D hydro-sedimentary model and biological models for primary production and filter-feeder
29 filtration. The filter-feeder model includes three cultivated species (i.e. *Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas* and

30 *Ostrea edulis*), an invasive species (i.e. *Crepidula fornicata*) and eight wild native species (i.e. *Abra alba*,
31 *Cerastoderma edule*, *Glycymeris glycymeris*, *Lanice conchilega*, *Macoma balthica*, *Paphia rhomboides*,
32 *Sabellaria alveolata*, *Spisula ovalis*). For cultivated and invasive species, biodeposition production was
33 computed in order to assess the role of these biodeposits in restimulating the primary production. Chlorophyll a
34 concentrations appeared to be strongly controlled by the filter-feeders. When the pressure of each benthic
35 compartment on phytoplankton was estimated, wild species as well as the invasive slipper limpet *Crepidula*
36 *fornicata* were reported as key-elements in the control of the primary production. Conversely, the role of
37 cultivated species, specifically the oysters, was lower. The feed-back due to the mineralization of biodeposits
38 appears to be also crucial to fully evaluate the role of filter-feeders on the primary production.

39

40 **Keywords:** Ecosystem modelling, primary production, filter-feeders, filtration pressure, Mont-
41 Saint-Michel Bay.

42

43 1. Introduction

44

45 Coastal ecosystems are large and diverse areas including a rich array of social,
46 economical and environmental resources. They are generally highly productive zones which
47 sustain a large variety of habitats, a high diversity and dense populations of marine species.
48 They have been also focal points of human settlement and marine resource exploitation,
49 which consequently are often subject to habitat degradation, pollution and ecosystem function
50 alteration (Lotze et al., 2006). In response to the overexploitation of living resources and
51 fisheries collapses, fish and shellfish farming have rapidly increased over the last decades
52 (Naylor et al., 2000). However, aquaculture activity can itself generate potential damage to
53 coastal environment through habitat modification resulting in loss of essential ecosystem
54 services (e.g. provision of nursery habitat), waste disposal or introduction of non-indigenous
55 species. There is now large evidence that shellfish activities affect coastal systems although
56 their environmental impact is highly variable and reflects site-specific differences in

57 oceanographic conditions and biological parameters (Grant et al., 1995; Crawford et al., 2003,
58 2004; Newell, 2004; Miron et al., 2005). The major disturbances commonly reported in
59 relation to shellfish cultures are: (i) an enhancement of sedimentation rate and biodeposition
60 due to bivalve feeding activity, which may contribute to the organic enrichment of the
61 sediment and the formation of hypoxic conditions, (ii) changes in the benthic community
62 structure with an increase of deposit-feeders and opportunistic species, and (iii) an increase in
63 the benthic-pelagic coupling associated with a phytoplankton depletion in the water column.
64 Food limitation may thus be a key regulator of cultivated bivalves growth and the cause of
65 trophic competition between wild and cultivated filter-feeders.

66 The Mont-Saint-Michel Bay (hereafter MSMB) illustrates the complex interactions
67 between many coastal ecosystem services and the need to ensure a sustainable development
68 of shellfish aquaculture maintaining commercial productivity and ecosystem health. The bay
69 is an important nursery for flatfishes, especially for the high-economic value Dover sole
70 (*Solea solea*) (Feunteun & Lafaille, 1997), and it is a site of major international importance
71 for migrating and wintering wading birds (Le Mao et al., 2006). Macrobenthic communities
72 within the bay are dominated in terms of abundance and biomass by large populations of
73 suspension-feeders including native wild bivalves, dense beds of the sandmason worm *Lanice*
74 *conchilega* and biogenic reefs of the honeycomb worm *Sabellaria alveolata* that locally
75 increase biodiversity (Thorin et al., 2001; Zühlke 2001; Dubois et al., 2002; Dubois et al.,
76 2006a; Godet et al., 2008). Parallel to this natural heritage, the bay is also famous for its
77 abbey which attracts annually 3 millions visitors. According to its cultural and ecological
78 interest, MSMB has been listed in the World Heritage Sites by the UNESCO since 1979.

79 On the other hand, the MSMB is a site of national importance for shellfish farming
80 mainly developed in the western part of the bay. Three main bivalve species are cultivated
81 with an annual shellfish production of around 16.000 tons: 10.000 tons of the mussel *Mytilus*

82 *edulis* (1st rank in France), 5.000 tons of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*, and 1000 tons
83 of the European flat oyster *Ostrea edulis*. The annual economic benefits due to shellfish
84 farming are more than 30 millions euros. Additionally, shellfish activities have caused the
85 introduction of an invasive gastropod, the slipper limpet *Crepidula fornicata*, through the
86 importation of *Crassostrea gigas* during the seventies (Blanchard, 1997). Since this time, a
87 massive propagation of the slipper limpet was observed on the subtidal area of the MSMB,
88 mainly in the western part of the bay at the North of the farming concessions (Blanchard,
89 1997; Blanchard and Ehrhold, 1999). Recent investigations revealed that the total biomass has
90 increased of ca. 50% over the last eight years, reaching 150.000 tons in 2004 (Blanchard,
91 2009). At the present time, the biomass of this invasive species is the highest biomass of the
92 filter-feeders in the bay.

93 At the beginning of the 2000s, shellfish farmers requested a spatial extension of their
94 concessions to avoid siltation (oyster area) or growth limitation (mussels). The question of the
95 carrying capacity of the bay has thus become a priority to define the maximum standing stock
96 that can be supported by the ecosystem and that can ensure a sustainable development of
97 human activities. To address such topic, ecosystem models appear to be powerful tools and
98 were regularly used in the last decade (see review by Mc Kindsey et al. 2006). Some of them
99 couple complex 2D or 3D ecological models with ecophysiological models for filter feeders
100 (Marinov et al. 2007; Grant et al., 2008). These models well describe interactions between
101 ecosystem and shellfish cultures. Other models rather focus on trophic network description
102 and mass balance approach such as ECOPATH model (Leloup et al. 2008). In the present
103 study, the first type of model has been developed by coupling an ecosystem model of the bay
104 with fine hydrodynamic and filter-feeders models. Its main objective was to assess the role of
105 the main benthic compartments in the control of chlorophyll *a* levels and the subsequent
106 pressure they exert on the ecosystem. Questions we address were: (1) how do all filter-feeders

107 share the primary production, (2) how does each main benthic compartment (i.e. native wild
108 filter-feeders, slipper limpet, oysters and mussels) control the spatio-temporal distribution of
109 phytoplankton, and (3) what is the role of biodeposition produced by filter-feeders on primary
110 production. The application of the model as a tool for scientists and decision makers to predict
111 several scenarios of farming management and/or environmental factors evolution and their
112 impacts on the marine ecosystems is discussed.

113

114 2. Materials and methods

115

116 2.1 General description of the study area

117

118 The MSMB is located in the western part of the English Channel, along the French
119 coasts (figure 1). This bay is a large enclosed semi-diurnal macrotidal area with an average
120 tidal range of 10 m and a maximum one of 15.5 m. This large intertidal area of about 240 km²
121 includes 210 km² of mudflats and 40 km² of salt marshes. Three rivers (i.e. Sée, Sélune and
122 Couesnon) flow in the eastern part of the bay with an average flow rate of 5, 9 and 11 m³ s⁻¹
123 respectively. Due to strong tidal currents, the water column is well mixed and no vertical
124 stratification is therefore observed.

125 Shellfish activities are restricted to the western part of the bay (figure 1). Cultures of
126 the Japanese oyster *Crassostrea gigas* are located in the mudflat of the bay of Cancale and
127 they cover about 345 ha while the European flat oyster *Ostrea edulis* is cultivated in larger
128 shallow subtidal concessions (880 ha of total surface). The blue mussel *Mytilus edulis* is
129 farmed on poles arranged in linear rows on the lower part of the intertidal mudflat that are
130 called 'bouchots'.

131 The major macrobenthic assemblages of the bay belongs to well known communities
132 previously described by Retiere (1979) i.e.: 1) the fine sediments of *Abra alba* – *Corbula*
133 *gibba* community, 2) the fine to mean clean sands of *Capsella variegata* – *Armandia*
134 *polyophtalma* community and 3) the clean coarse sediments of *Amphioxus lanceolatus* -
135 *Glycymeris glycymeris* community. These communities are dominated in the bay by bivalve
136 filter-feeders including *Cerastoderma edule* and *M. balthica* in the intertidal zone, *Abra alba*,
137 *G. glycymeris*, *Paphia rhomboides* and *Spisula ovalis* in the subtidal area (Retière, 1979;
138 Thorin et al., 2001; Trigui, Olivier & Thiébaud, pers. obs.). Additionally, two biogenic reefs of
139 the honeycomb worm *Sabellaria alveolata* constituting the largest reef formation in Europe
140 are reported in the lower tidal flats of the bay: one in the central part (surface = 2.23 km²) and
141 one in the eastern part of the bay (surface of 0.29 km²). Adult densities of this suspension-
142 feeder generally exceed several thousands individuals per m² (Dubois et al., 2002, 2006a).
143 One single large bed of the sandmason worm *Lanice conchilega* covering a surface of 190 ha
144 is reported on the tidal flat of the bay with a mean density of 1950 ind. m⁻² (Godet et al.,
145 2008).

146

147

148 2.2 Model feature

149

150 A 2D hydrodynamic model (SiAM model, Cugier and Le Hir, 2002) was implemented in the
151 MSMB. A 2D approach was used because of the strong water column mixing resulting from
152 the intense tidal currents. This model solves the shallow water equations and couples erosion-
153 deposition processes in order to simulate the transport of cohesive sediment (Cayocca et al.,
154 2008). This coupling allows realistic simulations of suspended matter concentration which is
155 very important for the modelling of primary production as turbidity controls light attenuation

156 in the water column (figure **, F Cayocca doit fournir des elements de comparaison MES
157 mesurés et simulés comme demander par un des rapporteurs). The computation grid is
158 Cartesian and irregular (figure 2), allowing a fine resolution in the most coastal part of the bay
159 (200m) and a coarser resolution seawards (500m).

160 This model was coupled with a classical primary production model integrating nutrient cycles
161 (i.e. ammonia, nitrates, phosphates, silicates) and two phytoplankton groups, namely diatoms
162 and non-siliceous algae (including harmful flagellate species) and one zooplanktonic
163 component, the diatom-grazer mesozooplankton (figure 2). The main equations have been
164 previously described in Guillaud et al., 2000, Cugier et al., 2005. The parameters which differ
165 from previous cited publications are given in table 1.

166 The benthic filter-feeder model is based on the biomass of:

- 167 - 3 cultivated species i.e. the blue mussel (*M. edulis*), the Japanese oyster (*C. gigas*) and
168 European flat oyster (*O. edulis*),
- 169 - 1 invasive species, the slipper-limpet (*C. fornicata*),
- 170 - 8 wild native species including 6 bivalves (*A. alba*, the cockle *C. edule*, the dog cockle
171 *G. glycymeris*, *M. balthica*, the banded carpet shell *P. rhomboides*, *S. ovalis*) and two
172 polychaete species, the sandmason worm *L. conchilega* and the honeycomb worm *S.*
173 *alveolata*.

174

175 For cultivated and invasive species, two main processes are considered: (1) the filtration
176 contributes to deplete chlorophyll *a* and particulate organic matter (POM) from the water
177 column and (2) the biodeposition (faeces and pseudofaeces) stimulates primary production
178 through mineralization processes. The filtration and egestion laws are based on
179 ecophysiological models previously published (Barillé, 1996, Barillé et al., 1997); they
180 integrate the influence of environmental parameters such as, water temperature or suspended

181 matter concentration (particulate inorganic and organic matter) provided by SiAM model, on
182 the physiological processes. Filtration laws are detailed in appendix.

183 For wild native filter-feeders, ecophysiological parameters are poorly known and often only
184 average filtration rates are available in the literature. We therefore have only considered the
185 filtration process in this study as a mean value for a standard individual. The role of
186 temperature and particulate organic matter concentration has been included only for *S. ovalis*
187 and *P. rhomboïdes* respectively. When data were lacking, we used values of filtration rates
188 measured on taxonomically and functionally closed taxa. Table 2 gives values of each
189 filtration rate chosen for each wild species as well as references.

190 For all filter-feeders, planktonic algae (diatoms and flagellates in the model) and detrital
191 particulate organic matter (originate from river inputs and mortality of planktonic algae, see
192 figure 2) are used as food and thus are depleted by filtration. The intertidal areas as well as the
193 salt marshes in the MSMB are also the place of large mats of microphytobenthos. In many
194 coastal areas, intertidal microphytobenthos contributes to the diet of benthic filter-feeders
195 (Haines and Montague, 1979, Riera and Richard, 1996). In the particular case of MSMB,
196 Riera (2007) has shown that marine particulate organic matter is the main food source used by
197 oysters, mussels and slipper limpets. Thus, for simplification, organic matter derived from salt
198 marsh plants and microphytobenthos was not considered in the model.

199 High densities of filter-feeders, especially cultivated and invasive species in the MSMB,
200 produce high quantities of biodeposits. Modelling the dynamic of these biodeposits is not
201 trivial. This organic matter should be degraded locally and/or resuspended and advected
202 further. Nevertheless, for oysters and mussels, due to the presence of farming structures
203 (tables or poles) resuspension of biodeposits is limited compare to open areas. In the same
204 way, *Crepidula fornicata* produces pellets which have a high content of organic particles and
205 mucus. This mucus increases the mud stability (Ehrhold et al. 1998) and then should limit

206 resuspension. So, even if remobilisation of biodeposits exists in reality, it is not taking into
207 account in the model. That is to say, organic matter produced by cultivated and invasive filter
208 feeders, is deposited and is not resuspended. On the other hand, it is degraded locally by
209 mineralization processes, providing inorganic dissolved nutrients which are brought to water
210 column by diffusion and then advected.

211

212 2.3 Boundary and initial conditions

213

214 Boundary conditions for the river inputs (daily averaged for flows and based on monthly or
215 bimonthly measurements for nutrients concentrations) were provided by the Seine-Normandie
216 water Agency for Sée and Sélune and by Loire-Bretagne water Agency for the Couesnon
217 river. Meteorological database was supplied by the Météo-France local station. Harmonic
218 components of tide at the sea boundary were provided by the Service Hydrographique et
219 Oceanographique de la Marine (SHOM: French Navy Oceanographic Department). Finally,
220 main seaward boundary concentrations came from the operational modelling of French
221 Brittany coast, developed in the PREVIMER project (see website: www.previmer.org).

222 Real densities of filter-feeders were introduced in each mesh of the computation grid after an
223 interpolation process in Arcview GIS tool. Mussel and oyster locations came from the French
224 Maritime Administration register. Their densities were provided by shellfish producer
225 organizations and detailed in Mazurié and Bouget (2004) for oysters and Gérard (2002) for
226 mussels. The *Crepidula fornicata* data were obtained during 3 oceanographic cruises, i.e.
227 SONARMONT 1 and 2, and AREVAL 4 (sonar, video and 0.25 m² Hamon grab surveys; 63
228 stations), carried out in May 2003 and May 2004 (Blanchard 2009). Data on native wild filter-
229 feeder bivalves were assessed through several sampling surveys, i.e. BENTHOMONT 1, 2
230 and 3 (0.25 m² Hamon grab and 0.1 m² Smith McIntyre grab; 268 stations and 897 biological

231 samples), conducted in April 2002 and April 2003 before the recruitment of the main species.
232 Data from specific campaigns were used for the *L. conchilega* beds (Godet et al. 2008) and
233 for the *S. alveolata* reefs (Dubois 2003). Density distributions of each filter-feeder species
234 were converted to biomasses using average individual weights shown in table 3. Figure 3
235 shows the distribution of total biomasses (including all native filter-feeders) and distribution
236 of the two native species which have the highest biomass in the bay (*S. ovalis* and *C. edule*).
237 Native filter-feeders are located on the total width of the intertidal zone in the western bay and
238 mainly in the subtidal zone in the east. The observed maximum biomasses reach 15 to 20
239 gAFDW.m⁻² in the first zone mostly due to *C. edule* and 40 to 50 gAFDW.m⁻² in the second
240 one with a main contribution of *S. ovalis*.

241

242 3. Model validation

243

244 To validate the model, data collected at 8 stations during PELAGOMONT campaigns in
245 spring and summer 2003 in the whole bay were used (figure 1). At each station,
246 measurements for chlorophyll *a*, nutrients (i.e. ammonia, nitrates, silicates and phosphates)
247 and temperature were recorded. Figures 4 and 5 show comparisons between simulations (line)
248 and measurements (dots) in only 2 stations representative of the MSMB: one near the
249 shellfish culture sites and one at the entrance of the bay. For chlorophyll *a*, the model
250 simulated rather well the beginning and the peak of the spring bloom at each site, the
251 maximum concentration reaching 5 to 10µg l⁻¹. At the end of this bloom, chlorophyll *a*
252 concentration decreased rapidly to a value of about 2µg l⁻¹, which was slightly overestimated
253 by the model. Nutrient concentrations decreased during the spring bloom and remained at a
254 low level during the end of spring and summer, especially for nitrates. Simulations
255 satisfactorily reproduced these features for nutrients, as well as for temperature. In order to

256 quantify simulations-measurements discrepancies, linear regressions were performed on
257 chlorophyll *a* and nutrients for the whole data set obtained at the 8 sampled stations. Pearson
258 product-moment correlation coefficients (*r*) for chlorophyll *a*, nitrates, silicates, ammonia and
259 phosphates are resumed in table 4 and confirm the significance of model results.

260

261 4. Role of the main filter-feeders in the control of phytoplanktonic production.

262

263 4.1 Removing filter-feeders scenarios

264

265 To visualise and quantify the role played by benthic filter-feeders, the model was run to test
266 contrasting scenarios by removing each main benthic compartment in a step by step approach.
267 Distribution of the maximum annual chlorophyll *a* obtained for each of these scenarios was
268 then compared to a reference case integrating all the filter-feeders. Maps of maximum annual
269 chlorophyll *a* were obtained by saving in each mesh of the computation grid the maximum
270 value obtained over the whole annual simulation. In the case of the MSMB, maximum
271 chlorophyll *a* concentrations occur during the spring bloom (see figures 4 and 5). Thus,
272 maximum annual chlorophyll *a* maps might be close to an instantaneous situation of
273 chlorophyll *a* during the spring bloom.

274 Five scenarios have been tested by removing respectively the slipper-limpet, the mussels, the
275 oysters, the native wild filter feeders and all the filter feeders of the bay. Figures 6 (B-F) show
276 maps of difference between each scenarios and the reference situation. Furthermore, in order
277 to synthesize the effect of such removals, the bay was divided into 2 boxes (figure 1) where
278 results are discussed: a western area called “box 1” and an eastern area called “box 2”. This
279 partition distinguish a western area (box 1) strongly impacted by human activity with filter-
280 feeders farming and an eastern one less anthropized..

281 Switching off one (or more) filter-feeder component in the model is a theoretical exercise not
282 necessary reflecting reality. Actually, when a component is removed in the model, nothing is
283 replacing it and there is no modification and/or evolution in the distribution or the density of
284 the other components. So, the aim of the scenarios is not to predict the evolution of the
285 ecosystem when a major component is removed but rather to evaluate what is the contribution
286 of this component in the system with regard to trophic relations.

287

288 *Reference case*

289

290 Figure 6A shows the simulated distribution of the annual maximum chlorophyll *a*. Higher
291 concentrations were observed in the eastern bay with levels ranging from 10 to 15 $\mu\text{g l}^{-1}$. In the
292 western bay concentrations were lower than 10 $\mu\text{g l}^{-1}$ for the maximum values whereas in its
293 intertidal zone the maximum chlorophyll *a* values remained lower than 5 $\mu\text{g l}^{-1}$. The east/west
294 chlorophyll *a* gradient is well known in the bay as reported by the MODIS satellite imagery
295 showing the instantaneous surface chlorophyll *a* observed during the spring bloom in April
296 2003 (figure 7). Because the bay is characterised by a main spring bloom where chlorophyll *a*
297 concentrations reach their maximum value, the main patterns described from simulated
298 maximum chlorophyll *a* map may be also reported on this observation i.e. east/west
299 chlorophyll *a* gradient and lower chlorophyll *a* level in the intertidal zone of the western bay.
300 Figure ** maps the date (express in julian days) of the maximum annual chlorophyll
301 simulates in each mesh of the computation grid. In the major part of the bay this date is
302 between day 80 and day 120 which is equivalent to march 20th and april 30th. The bloom
303 begins in the north-east part of the bay along the coast and rapidly spreads in the whole bay.
304 This scheme is reproduced each years and is also observed on satellite imagery. Maps of
305 annual maximum chlorophyll allow a synthetic view of the spring bloom of the MSMB.

306

307 *Removing the slipper-limpet population from the bay*

308

309 The removal of the whole *Crepidula fornicata* stock induces a general increase of maximum
310 chlorophyll *a* in the box 1. This increase reached 30 to 40% above the actual slipper-limpet
311 banks and more than 60% near the coast (figure 6B). On the other hand, the eastern bay
312 (represented by box 2) is less impacted.

313

314 *Removing mussels from the bay*

315

316 A general increase of maximum chlorophyll *a* was observed in the western bay and mainly
317 located on the intertidal zone and centred on the farming structures (figure 6C). The
318 chlorophyll *a* concentration should be locally 150% higher than in the reference case.
319 Compare with the previous scenario (i.e. without *Crepidula fornicata*), the impact is more
320 important but spatially less extended.

321

322 *Removing oysters from the bay*

323

324 Comparisons of maximum chlorophyll *a* maps with reference showed differences restricted to
325 the bay of Cancale where the increase was around 20 to 30% with locally value upper than
326 50%.. The effect of the subtidal European flat oysters seems negligible and not visibles and
327 perhaps masked because surrounded by mussel concessions and high density slipper-limpet
328 patches.

329

330 *Removing native wild filter feeders from the bay*

331

332 A strong impact was observed on the chlorophyll *a* distribution in box 2, with a maximum
333 chlorophyll *a* concentration increased by more than 100% with maximum values reaching
334 250% in some spots. In the box 1 the increase was lower although significant and it occurred
335 mainly in the upper tidal flat because of the cockle *Cerastoderma edule*. These results may be
336 explained by i) the absence of cultivated and invasive filter-feeders in the eastern part of the
337 bay, ii) the high abundances of *Spisula ovalis*, which are restricted to the low intertidal and
338 the shallow subtidal of the MSM area and iii) the filtration rate of this species which is the
339 highest of all the wild native filter feeders (3.6 l h⁻¹ g⁻¹ AFDW at 10°C and 6 l h⁻¹ g⁻¹ AFDW
340 at 20°C).

341

342 *Removing all filter-feeders from the bay*

343

344 This ‘extreme’ simulation shows that without filter-feeders, chlorophyll *a* concentrations
345 increased in the whole bay. In comparison with the reference case, chlorophyll *a*
346 concentrations were two to four time higher. The maximum impact is observed in the western
347 bay and could be explain by the cumulative effect of all filter-feeders at that place (cultivated,
348 invasive and wild). Simulation shows that the local chlorophyll *a* concentrations could exceed
349 25µg l⁻¹. This case exhibits the high filtration pressure of the filter feeders of the MSMB
350 which thus regulate strongly the chlorophyll *a* rates.

351

352 4.2 Cumulative effect of filter-feeders

353

354 To estimate the cumulative effect of filter-feeders, simulations adding compartments in a step
355 by step approach were performed. From a reference situation with no filter-feeders in the bay,
356 oysters, mussels, the slipper-limpet and native wild filter-feeders were successively added in

357 the model, leading to a progressive increase of the filtration pressure in the bay. Black bars of
358 figure 8 show, for each case, the annual calculated primary production (results were spatially
359 averaged on the total area composed by boxes 1 and 2). The increase of filtration pressure
360 induced a decrease between the two extreme cases but no clear pattern for the intermediate
361 cases. The addition of compartments may sometimes enhance the primary production. In fact,
362 as the filtration pressure increased and thus tended to reduce primary production, the
363 biodeposition produced by added cultivated and invasive species also increased and then
364 tended to counter balance this effect. Grey bars of figure 8 show the evolution of primary
365 production without taking biodeposition into account. In that case a regular decrease was
366 observed. Thus, taking into account biodeposits enhances primary production of 2%, 6% and
367 12% when oysters, mussels and slipper limpet were successively added. Similarly, the figure
368 9 illustrates two simulated time series of chlorophyll *a* in the middle of the bay with or
369 without the biodeposits production. Whereas the spring bloom concentrations were not
370 modified, the late spring and summer chlorophyll *a* levels were clearly higher when
371 biodeposits production was integrated. Because of the organic matter mineralization, the
372 primary production was significantly enhanced and sustained.

373

374 4.3 “Natural status” of the bay

375

376 One could ask the question of the “natural status” of a ‘pristine’ bay, i.e. a bay without
377 shellfish farming activities and consequently without the presence of the invasive *C. fornicata*
378 which has been initially introduced by these activities. The limit of this scenario is that the
379 distribution and the density of native filter-feeders are those known nowadays and not what it
380 should be if shellfish farming and *C. fornicata* did not exist in the bay. When considering the
381 simulated maximum chlorophyll *a* with only native wild filter-feeders included in the model

382 (figure 10), an increase of the maximum annual chlorophyll *a* concentrations was observed in
383 the western bay suppressing the east-west chlorophyll *a* gradient. This clearly shows the
384 strong pressure exerted by the introduced and cultivated filter-feeders in the western bay.

385

386 4.4 Phytoplanktonic annual budget

387

388 The model may help to inform on the fate of primary production in the bay. The annual
389 phytoplankton nitrogen budget is calculated in the bay composed by the addition of boxes 1
390 and 2 (figure 11). The total phytoplankton biomass produced by primary production during
391 one year reaches 14138 tons of nitrogen (right sector). The left sectors group all the loss of
392 phytoplankton biomass by filtration, natural mortality, zooplankton grazing, sedimentation
393 and net seaward exportation through the sea boundaries and they represent a total of 14001 t
394 N yr⁻¹. The annual budget is thus slightly positive and the 137 tons of nitrogen excess
395 corresponds to the remaining phytoplankton biomass in the water column at the end of the
396 simulation (end of December). The total phytoplankton biomass consumed by benthic filter-
397 feeders constitutes 26% of the production, 39% of which are consumed by the slipper-limpet
398 (figure 12). Cultivated and native wild filter-feeders contribute to 20% and 41% of the total
399 consumed biomass respectively. In one year, 10% of the phytoplankton biomass produced in
400 the bay (area composed of boxes 1 and 2), corresponding to 1480 t N yr⁻¹, could be exported
401 seaward through boundaries.

402

403 4.5 Classification of the water body of MSMB in regards with the European Water 404 Framework Directive (WFD)

405

406 Because filter-feeders strongly control chlorophyll levels and dynamics in the bay, it seems
407 interesting to consider it with respect to the European Water Framework Directive. Actually,
408 chlorophyll concentration and more precisely the chlorophyll 90th percentile is one of the
409 indicators used to assess water bodies in regards with WFD. For atlantic coast and English
410 Channel, water bodies should be classified in five categories based on chlorophyll 90th
411 percentile (express in $\mu\text{g.l}^{-1}$): very good ($[\text{chloa}] < 5$), good ($5 < [\text{chloa}] < 10$), medium
412 ($10 < [\text{chloa}] < 20$), bad ($20 < [\text{chloa}] < 40$), very bad ($[\text{chloa}] > 40$). Figure 13 show the simulated
413 maps of chlorophyll 90th percentile for each scenario. To obtain these maps, the 90th
414 percentile is calculated in each mesh of the calculation grid on the annual time series of
415 chlorophyll. Results are mapped with the five colour categories commonly used in the WFD.
416 Figure 13A shows that the water body of MSMB is classified as very good except along the
417 coast of the eastern bay where the status is good. When cultivated or invasive species are
418 removed, the situation not really changes, even if the very good status area slightly decreases.
419 On the other hand, if the wild native filter-feeders are removed, a large part of the eastern bay,
420 close to the river inputs, shift to a medium status with chlorophyll 90th percentile higher than
421 $10 \mu\text{g.l}^{-1}$. When all filter-feeders are removed the medium status area increases in the eastern
422 bay but an evolution from a very good to a good status is also observed in the western bay
423 reflecting the cumulative effect of all filter-feeders in that part of the bay. Simulation of a
424 “natural status” (i.e. without cultivated or invasive species, figure 13G) shows a general good
425 status in the bay.

426

427 5. Discussion and conclusions

428

429 Filter-feeders strongly control primary production and thus chlorophyll *a* concentrations in
430 the MSMB so that the whole bay appears to be strongly pressured by benthic filtration. Such

431 result was also noticed by Leloup et al. (2008) in another modelling study of the bay using an
432 ECOPATH approach. The bay should be split in 2 parts with regards to filter-feeders: a
433 western part dominated by introduced species (invasive or cultivated) and an eastern part
434 exclusively composed of wild native species. Unsurprisingly the filtration pressure follows
435 the same scheme. In the western bay, introduced filter feeders control chlorophyll *a* levels
436 with a major effect of *Crepidula fornicata* which use a large part of the primary production.
437 When considering the cultivated species, mussels have the main local impact. On the other
438 hand filtration pressure due to oysters is lower and limited to the bay of Cancale. Considering
439 the eastern part of the bay, the filtration pressure is mainly due to native filter-feeders.
440 We have calculated that 39% of the phytoplanktonic biomass is filtrated by *Crepidula*
441 *fornicata*. This value is close to the 40% found by Leloup et al. (2008) and it thus enlightened
442 the role played by this species in the Mont Saint-Michel ecosystem as a trophic impasse for
443 primary production because of its non-exploitation by human or the food chain.
444 In comparison, native filter-feeders represent 41% of the filtration potential with two
445 dominant species: *S. ovalis* (29%) and *C. edule* (5%). The last 7% correspond to the 6
446 remaining species. *S. ovalis* shows very high biomasses in the eastern bay and its clearance
447 rate is one of the most important of the bay's filter-feeders with values of $4 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ at 11°C
448 and $6 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ at 20°C . The coupling of high densities and high filtration rates explains the
449 strong impact of this species on chlorophyll *a* in this part of the bay. Cultivated species
450 account for only 20% of the filtrated phytoplankton biomass, most of this part being due to
451 mussels (16%).
452 Modelling results show that the annual phytoplankton production exported seawards through
453 North and West boundaries (limited by boxes 1 and 2) represent 1480 tons of nitrogen which
454 corresponds to 40% of the total filtrated phytoplankton biomass (3673 tons of nitrogen).
455 Because of these seaward exchanges, the primary production is therefore far to be fully

456 available for (and exploited by) filter feeders in the bay. If filter feeder biomasses increase in
457 the bay, part of this exported phytoplankton biomass should perhaps be a potential source of
458 feeding which can allow the ecosystem to sustain, at least, to a certain extent.

459 Bivalve biodeposition represents a significant link between the pelagic and benthic
460 environments by transferring organic material from the water column to the sediments where
461 its remineralisation releases nutrients that are available to primary producers. Simulated
462 results enlightened this effect. Taking into account biodeposition do not change the maximum
463 spring bloom but rather the chlorophyll *a* levels in late spring and summer because of
464 mineralization processes. So, part of the organic matter produced during the spring bloom is
465 divert into a biodeposit stock which releases dissolved nutrient progressively, allowing a
466 delayed sustaining of primary production. That is a well known phenomenon in shellfish
467 farming areas (Giles 2006, Brigolin, 2007). As an example, Giles (2006) showed that, in a
468 mussel farming site in New Zealand, the benthic nitrogen release that supply the nitrogen
469 requirement of primary producers is enhanced of about 20% in the farming area due to
470 biodeposit mineralisation. The originality of the MSMB is the high density of *Crepidula*
471 *fornicata* in the western part of the bay with a high production of biodeposits. A slipper-
472 limpet produces 1.6 mg h⁻¹ (dry weight) of pellets (Manac'h, 1995) which is more than other
473 filter-feeders. These pellets have a high content of organic particles and mucus which
474 increases the mud stability (Ehrhold et al. 1998). The mud content of the sediment increases
475 rapidly and irreversibly. As shown on figure 9 the impact of remineralisation of this organic
476 matter on primary production is very important and higher than those of cultivated species.
477 This result balances the previous conclusion about the trophic impasse for primary production
478 due to *Crepidula fornicata* as part of this production goes back to the system through
479 mineralization of biodeposits.

480 Filter-feeders and especially wild native ones for MSMB should influence significantly the
481 water body classification with respect to WFD. They counter-balance the increase of
482 chlorophyll level due to nutrient enrichment from river inputs in the eastern bay. Filter-
483 feeders play a crucial role in the dynamic of the bay and are of prime importance in the
484 ecosystem equilibrium. This kind of results may help stakeholders to take decision in shellfish
485 stock management and particularly wild native species in the MSMB.

486 This study enlightened the relative pressure exerts by each main category of benthic filter-
487 feeders on the pelagic ecosystem but not on filter-feeders themselves through trophic
488 relationships. To address such questions, there is a need to fully simulate the ecophysiology of
489 filter-feeders. Thus, the coupling with ecophysiological models for oysters, mussels and
490 *Crepidula* is now in progress based on Dynamic Energy Budget (D. E. B.) theory (Kooijman,
491 2000). Based on this new developments, several questions such as (1) “Is a future increase of
492 *slipper-limpet* biomass damageable for cultivated species production?”, (2) “Is it possible to
493 increase/optimize oyster or mussel productions without affecting trophic balances?” or (3)
494 “What will these trophic balances become if river loads changed?” should be addressed. One
495 of the future objectives was to provide stakeholders with indicators concerning the possible
496 evolution of the trophic resource, according to modifications of environmental and human
497 pressures. Unfortunately, such models are difficult to interpret and use by non-specialists.

498

499 **Acknowledgements**

500 The authors thank the French National Program on Coastal Ecology (PNEC) “Chantier Baie
501 du Mont Saint Michel” for the funding of this study. We are grateful to Pr Yvan Lagadeuc
502 (Université de Rennes) to provide us hydrological data from the Pelagomont cruises.

503

504

505 **References**

506 Barillé, L., 1996. Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton.
507 PhD thesis, University of Aix-Marseille II, France, 312 p.

508
509 Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A. L., 1997. "Ecophysiological deterministic model for
510 *Crassostrea gigas* in an estuarine environment." *Aquatic Living Resources* 10(1): 31-48.

511
512 Blanchard, M., 2009. Recent expansion of the slipper-limpet population (*Crepidula fornicata*)
513 in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquatic Living Resources*
514 22:11-19.

515
516 Blanchard, M., 1997. "Spread of the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) in Europe. Current
517 state and consequences." *Scientia Marina* 61: 109-118.

518
519 Blanchard, M., Ehrhold, A., 1999. "Cartographie et évolution du stock de crépidule en baie du
520 Mont-Saint-Michel." *Haliotis* 28 : 11-20.

521
522 Brigolin, D., 2007. Development of integrated numerical models for sustainable management
523 of marine aquaculture. PhD thesis, Università Ca' Foscari, Venezia, Italia, 136 p.

524
525 Cayocca F., Bassoullet P., Le Hir P., Jestin H., Cann P., 2008. "Sedimentary processes in a
526 shellfish farming environment, Mont-Saint-Michel Bay, France." In *Sediment and*
527 *Ecohydraulics: INTERCOH 2005*. T Kusuda, H Yamanishi, J Spearman and J.Z Gailani
528 (Editors) 2008, Elsevier 431-446.

529
530 Crawford C.M., McLeod, C.K.A., Mitchell, I.M., 2003. "Effects of shellfish farming on the
531 benthic environment." *Aquaculture* 224: 117-140.

532
533 Cugier, P. and Le Hir, P., 2002. "Development of a 3D hydrodynamic model for coastal
534 ecosystem modelling. Application to the plume of the Seine River (France)." *Estuarine*
535 *Coastal and Shelf Science* 55(5): 673-695.

536

537 Cugier, P., Ménesguen, A., Guillaud, J. F., 2005. "Three-dimensional (3D) ecological
538 modelling of the Bay of Seine (English Channel, France)." *Journal of Sea Research* 54(1):
539 104-124.
540

541 Denis, L., Desroy, N., Ropert, M., 2007. "Ambient flow velocity and resulting clearance rates
542 of the terebellid polychaete *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)." *Journal of Sea Research* 58:
543 209-219.
544

545 Dubois, S., Olivier, F., Retière, C., 2002. "Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata*
546 (Polychaeta: Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances." *Journal of the Marine*
547 *Biological Association of the United Kingdom* 82: 817-826.
548

549 Dubois S., 2003. *Ecologie des formations récifales à Sabellaria alveolata (L.): valeur*
550 *fonctionnelle et patrimoniale*. PhD thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.
551

552 Dubois, S., Commito, J.A., Olivier, F., Retière, C., 2006a. "Effects of epibionts on *Sabellaria*
553 *alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 635-646.
554
555

556 Dubois, S., Barillé, L., Cognié, B., Beninger, P., 2006b. "Feeding mechanism of the
557 polychaete *Sabellaria alveolata* revisited: Reply to Riisgard & Nielsen (2006)." *Marine*
558 *Ecology-Progress Series* 328: 307-311.
559

560 Ehrhold A., Blanchard, M., Auffret, J.P., Garlan, T., 1998. The role of *Crepidula* proliferation
561 in the modification of the sedimentary tidal environment in Mont-Saint-Michel Bay (The
562 Channel, France). *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Earth and Planetary*
563 *Sciences*, 327, 583-588.
564

565 Feunteun, E., Laffaille, P., 1997. "La baie du Mont Saint Michel. Les peuplements
566 piscicoles." *Penn ar bed* 164: 50-56.
567

568 Gérard, D., 2002. Estimation of biomass of mussels cultivated on "bouchots" in Mont Saint-
569 Michel Bay. Ed. Ifremer 2002, 36p.
570

571 Giles H., 2006. Dispersal and remineralisation of biodeposits: Ecosystem impacts of mussel
572 aquaculture. Thesis of the University of Waikato, New Zealand, 169 p.
573

574 Godet, L., Toupoint, N., Olivier, F., Fournier, J., Retière, C., 2008. Considering the functional
575 value of common marine species as a conservation stake: the case of sandmason worm *Lanice*
576 *conchilega* (Pallas 1766) (Annelida, Polychaeta) beds.” *Ambio* 37: 347-355.
577

578 Gohin, F., Druon, J. N., Lampert, L., 2002. A five channel chlorophyll concentration
579 algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *International*
580 *Journal of Remote Sensing* 23(8): 1639-1661.
581

582 Grant, J., Hatcher, A., Scott, D.B., Pocklington, P., Schafer, C.T., Winter, G., 1995. “A
583 multidisciplinary approach to evaluating benthic impacts of shellfish aquaculture.” *Estuaries*
584 18: 124-144.
585

586 Grant, J., Bacher, C., Cranford, P.J., Guyondet, T., Carreau, M., 2008. “A spatially explicit
587 ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture.” *Journal of Marine Systems* 73:
588 155-168.
589

590 Guillaud, J. F., Andrieux, F., Ménesguen, A., 2000. "Biogeochemical modelling in the Bay of
591 Seine (France): an improvement by introducing phosphorus in nutrient cycles." *Journal of*
592 *Marine Systems* 25(3-4): 369-386.
593

594 Haines, E.B., Montague, C.L., 1979. Food sources of estuarine invertebrates analysed using
595 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology* 60: 48-56.
596

597 Hummel, H., 1985. “Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal
598 changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea.” *Netherlands Journal of*
599 *Sea Research* 19(1): 52-76.
600

601 Kooijman, S.A.L.M., 2000. “Dynamic energy and mass budgets in biological systems.”
602 Cambridge University Press.

603

604 Leloup, F. A., Desroy, N., Le Mao, P., Pauly, D., Le Pape, O., 2008. "Interactions between a
605 natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint
606 Michel (France)." *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76(1): 111-120.

607

608 Le Mao P., Pasco, P.Y., Provost, S., 2006. "Consommation de la macrofaune invertébrée
609 benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont Saint Michel." *Alauda* 74: 23-36.

610

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

614

615 Manac'h N. 1995. La biodéposition de la crépidule (*Crepidula fornicata*) ; impact sur
616 l'écosystème de la rade de Brest, Rapport Ifremer Brest, 95.15, 38 p.

617

618 Marinov, D., Galbiati, L., Giordani, G., Viaroli, P., Norro, A., Bencivelli, S., Zaldívar, J.M.,
619 2007. An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal
620 lagoons. *Aquaculture*, 269, 306-320.

621

622 Mazurié, J., Bouget, J.F., 2004. Estimation of the biomass of cultured oysters *Crassostrea*
623 *gigas* in the bay of Cancale (Brittany, France) in October 2002. Rap. N° DRV/RA/LCB-2004-
624 06, Ed. Ifremer 2004, 32p.

625

626 Mc Kindsey C.W., Thetmeyer, H., Landry, T., Silvert, W., 2006. "Review of recent carrying
627 capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management."
628 *Aquaculture*, 261, 451-462.

629

630 Miron G., Landry, T., Archambault, P., Frenette, B., 2005. "Effects of mussel culture
631 husbandry practices on various benthic characteristics." *Aquaculture* 250: 138-154.

632

633 Naylor R.L., Goldburg, R.J., Primavera, J.H., Kautsky, N., Beveridge, M.C.M., Clay, J.,
634 Folke, C., Lubchenco, J., Mooney, H., Troell, M., 2000. "Effect of aquaculture on world fish
635 supplies." *Nature* 405: 1017-1024.

636

637 Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of
638 suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research* 23: 51-61.
639

640 Retière, C., 1979. "Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe
641 normano-breton" Thèse d'Etat. Université de Rennes.
642

643 Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a
644 trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
645 42: 347-360.
646

647 Rueda, J. L. and Smaal, A. C., 2004. "Variation of the physiological energetics of the bivalve
648 *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) within an annual cycle." *Journal of Experimental Marine*
649 *Biology and Ecology* 301(2): 141-157.
650

651 Rueda, J. L., Small, A. C., Scholten H., 2006. A growth model of the cockle (*Cerastoderma*
652 *edule* L.) tested in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). *Journal of Sea Research* 54:
653 276-298.
654

655 Savina, M., 2004. "Modélisation écologique des populations de palourdes roses (*Paphia*
656 *rhomboïdes*) et d'amandes de mer (*Glycymeris glycymeris*) en Manche. » PhD Thesis,
657 University of Aix-Marseille II, France, 200 p.
658

659 Savina, M. and Ménesguen, A., 2007. "The growth of the banded carpet shell (*Paphia*
660 *rhomboides*) in a contrasted region, the English Channel (Western Europe): A modelling
661 study." *Ecological Modelling* 205(1-2): 39-51.
662

663 Thorin, S., Radureau, A., Feunteun, E., Lefeuvre, J.-C., 2001. "Preliminary results on a high
664 east-west gradient in the macrozobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-
665 Michel bay." *Continental Shelf Research* 21: 2167-2183.
666

667 **Figure captions**

668

669 Figure 1: Location of the study area, of cultivated (oysters and mussels) and invasive
670 (*Crépidula fornicata*) filter-feeders and of sampling stations used for the validation of the
671 model. Observations were obtained during the PELAGOMONT campaigns in spring and
672 summer 2003. Dot line boxes label 1 and 2 correspond to subdivisions of the bay for
673 modelling results analysis (see chapter 4).

674

675 Figure 2: Cartesian irregular computation grid of the Mont Saint Michel model (left) and
676 conceptual scheme of the ecological model (right).

677

678 Figure 3: Distribution of the total biomass of main wild native filter-feeders (A) and
679 distribution of two of these species: *Sipsula ovalis* (B) and *Cerastoderma edule* (C) (gAFDW
680 m⁻²). Interpolated measurements coming from benthic sampling campaign in 2002 and 2003.

681

682 Figure 4: Comparisons at station 3 between simulated (line) and measured (dots)
683 concentrations for chlorophyll a (A), temperature (B), nitrate (C), silicate (D), phosphate (E)
684 and ammonia (F).

685

686 Figure 5: Comparisons at station 2 between simulated (line) and measured (dots)
687 concentrations for chlorophyll a (A), temperature (B), nitrate (C), silicate (D), phosphate (E)
688 and ammonia (F).

689

690 Figure 6: Simulated annual maximum chlorophyll for the reference case (A) and difference
691 compare to reference (in %) with annual maximum chlorophyll obtained for the five scenarios
692 (B-F).

693

694 Figure 7: Observed surface chlorophyll *a* with MODIS remote sensor and processed thanks to
695 the OC5 algorithm (Gohin et al., 2002)

696

697 Figure 8: Cumulative effect of filter-feeders on primary production (O=Oysters, M=Mussels,
698 C=*Crepidula fornicata*).

699

700 Figure 9: Simulated time series for chlorophyll *a* in the middle of the bay taking into account
701 or not for biodeposition.

702

703 Figure 10: Simulated maximum chlorophyll *a* in the “natural status” case (i.e. without
704 *Crepidula fornicata* and cultivated species).

705

706 Figure 11: Annual phytoplanktonic budget in the Bay (expressed in Tons of Nitrogen)
707 delimited by the total area composed by area 1 and 2 (see figure 1)

708

709 Figure 12: Contribution of the main filter-feeders in the total annual benthic filtration of the
710 whole bay (the category “other filter-feeders” includes *Paphia rhomboides*, *Macoma balthica*,
711 *Abra alba*, *Glycymeris glycymeris*, *Sabellaria alveolata* and *Lanice conchilega*).

712

713 Figure 13: Simulated of chlorophyll 90th percentile for the reference case (A) and for the five
714 scenarios (B-G). Color bar used the five classes of the European Water Framework Directive
715 for classification of water bodies. Blue: very good status, Green: good status, Yellow:
716 medium status, Orange: bad status, Red: very bad status.

717

718

719 APPENDIX

720

721 - Filtration rate (FR) for *Mytilus edulis* (Based on Barillé, 1996, Grant and Bacher, 1998):

$$722 \quad FR = (0.416 - 0.0086 \cdot TPM) \cdot DW^{0.68} \cdot f_T \quad (1 \text{ h}^{-1} \text{ for an individual of weight DW})$$

723 With f_T effect of temperature on filtration

$$724 \quad \text{if } T < 10^\circ\text{C} \quad f_T = \exp(0.5 \cdot (T - 10))$$

$$725 \quad \text{if } 10^\circ\text{C} \leq T \leq 20^\circ\text{C} \quad f_T = 1$$

$$726 \quad \text{if } T > 20^\circ\text{C} \quad f_T = \exp(0.1386 \cdot (20 - T))$$

727 TPM: Total Particulate Matter (g l^{-1})

728 DW: Dry weight (g)

729 - Filtration rate (FR) for *Crassostrea Gigas* and *Ostrea edulis* (based on Barillé 1997):

$$730 \quad FR = f_{SPM} \cdot DW^{0.66} \cdot \exp(0.07 \cdot f_{branchia})$$

731 With f_{SPM} : effect of suspended particulate matters SPM (g l^{-1}) on filtration

$$732 \quad \text{If } SPM < 0.06 \text{ g l}^{-1} \quad f_{SPM} = FR_{\max} - f_T$$

733 With maximum filtration rate $FR_{\max} = 4.8 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$

734 Temperature effect $f_T = 0.013 \cdot (T - 19)^2$

$$735 \quad \text{If } SPM > 0.06 \text{ g l}^{-1} \quad f_{SPM} = (0.01 \cdot SPM + 5.4) \cdot f_T$$

736 $f_{branchia}$: obstruction of branchia if $SPM > 0.192 \text{ g l}^{-1}$

$$737 \quad \text{if } SPM < 0.192 \text{ g l}^{-1} \quad f_{branchia} = 0$$

$$738 \quad \text{else } f_{branchia} = 0.192 - SPM$$

739 DW: Dry weight (g)

740

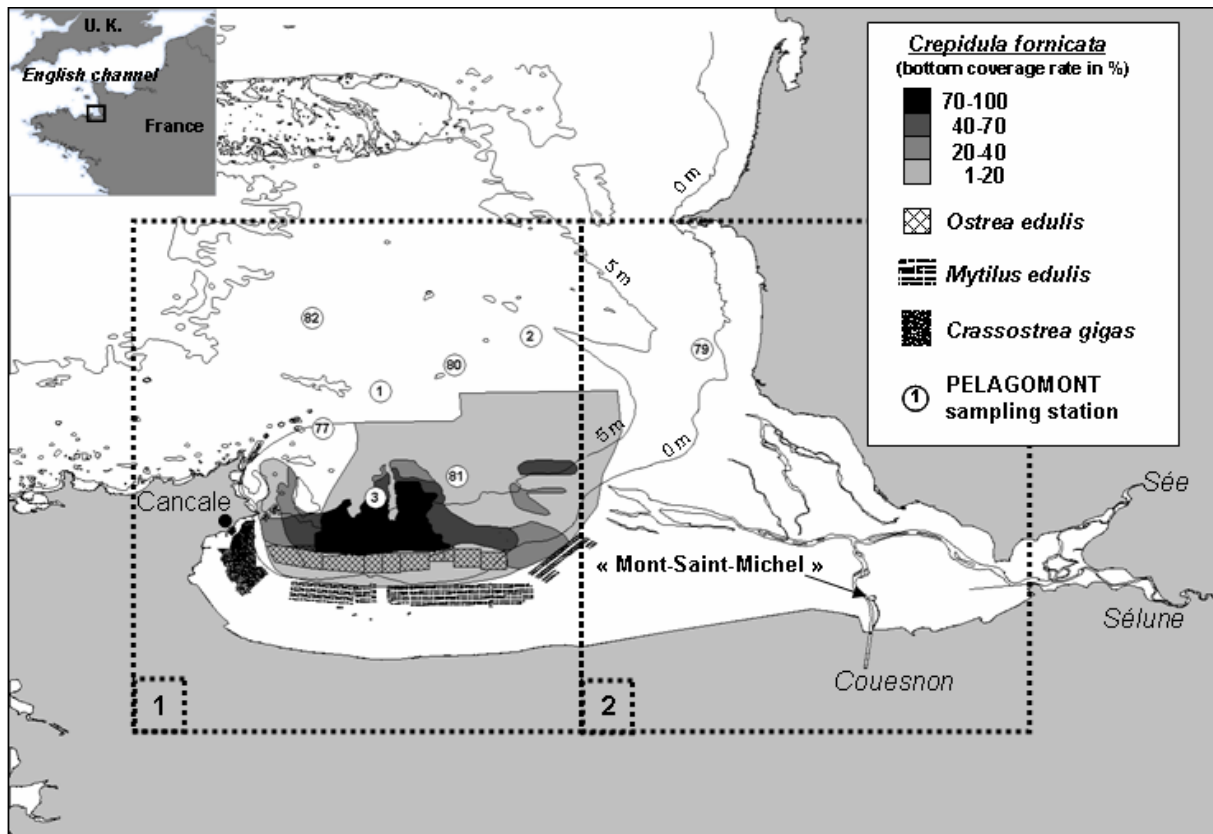


Figure 1: Location of the study area and of cultivated (oysters and mussels) and invasive (*Crrepidula fornicata*) filter-feeders

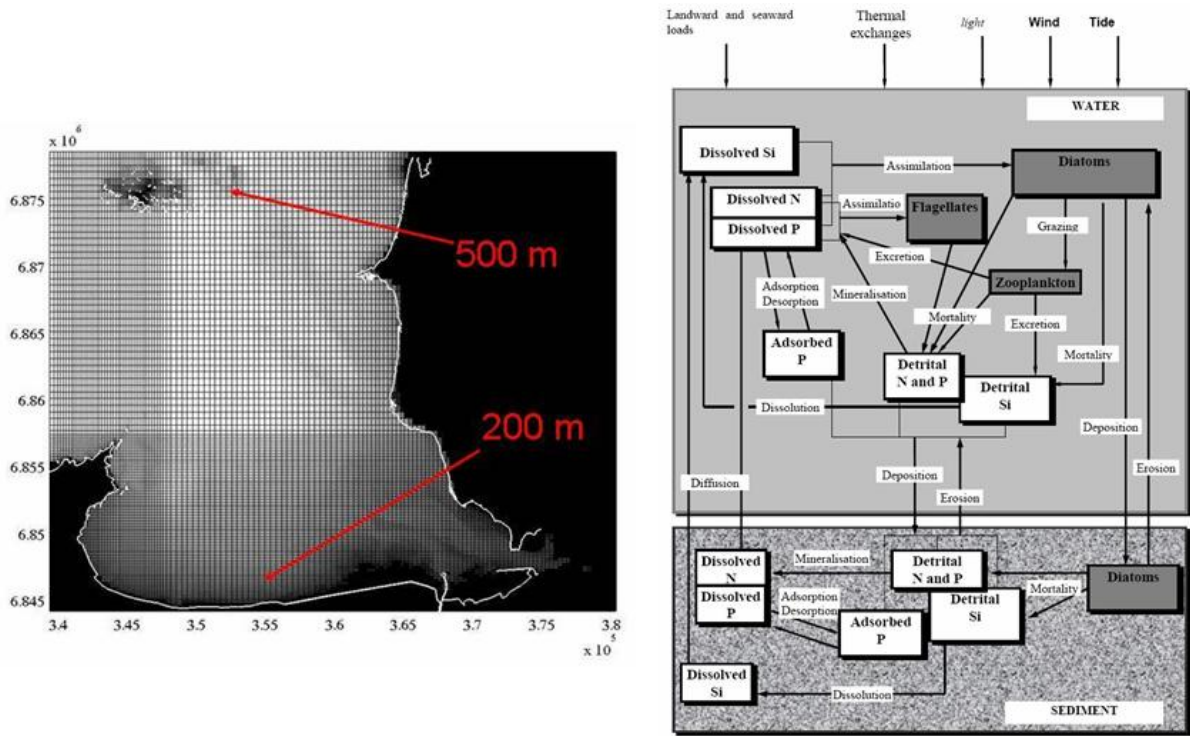


Figure 2: Cartesian irregular computation grid of the Mont Saint Michel model (left) and conceptual scheme of the ecological model (right).

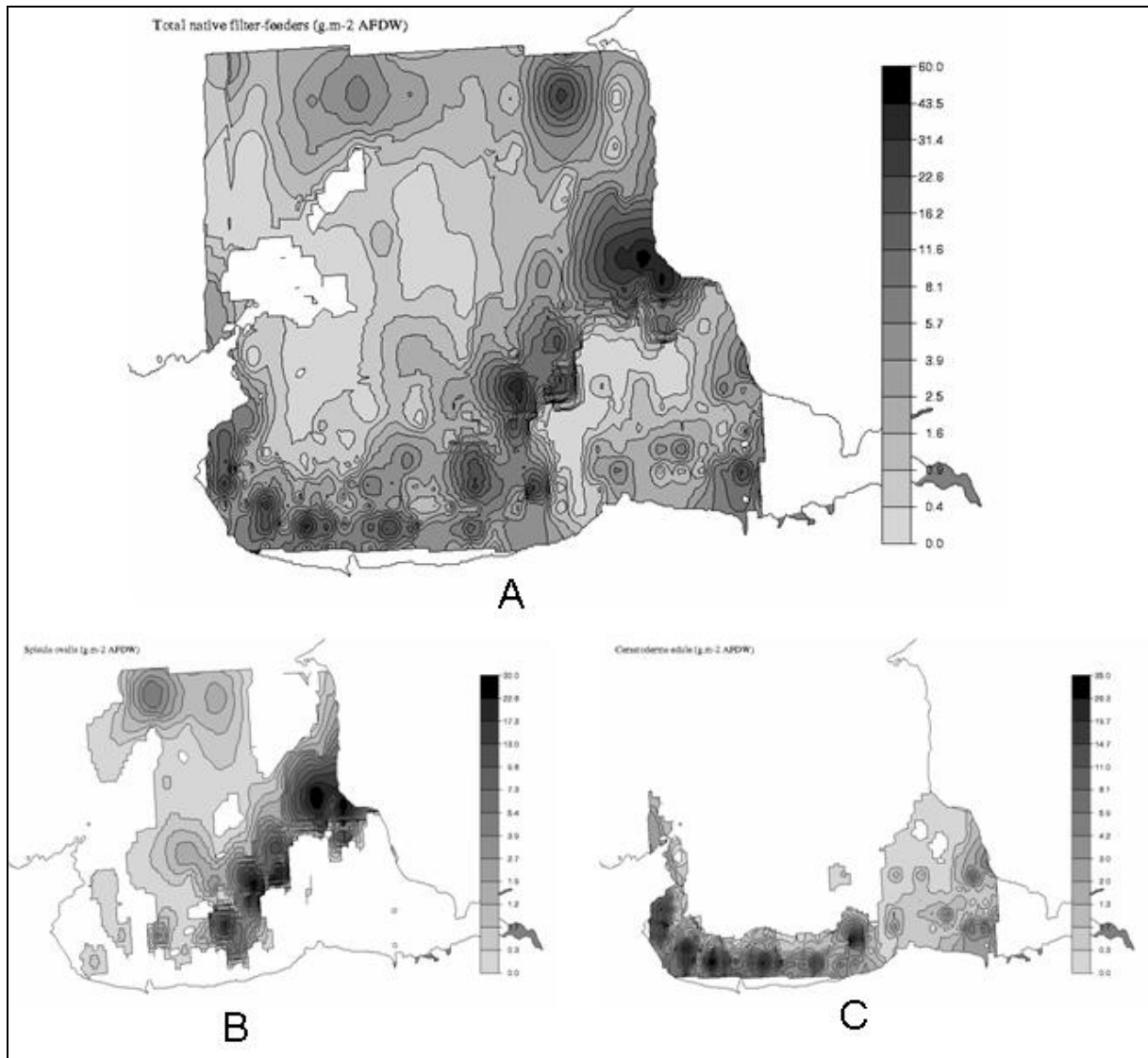


Figure 3: Distribution of the total biomass of main wild native filter-feeders (A) and distribution of two of these species: *Sipsula ovalis* (B) and *Cerastoderma edule* (C) (gAFDW m⁻²). Interpolated measurements coming from benthic sampling campaign in 2002 and 2003.

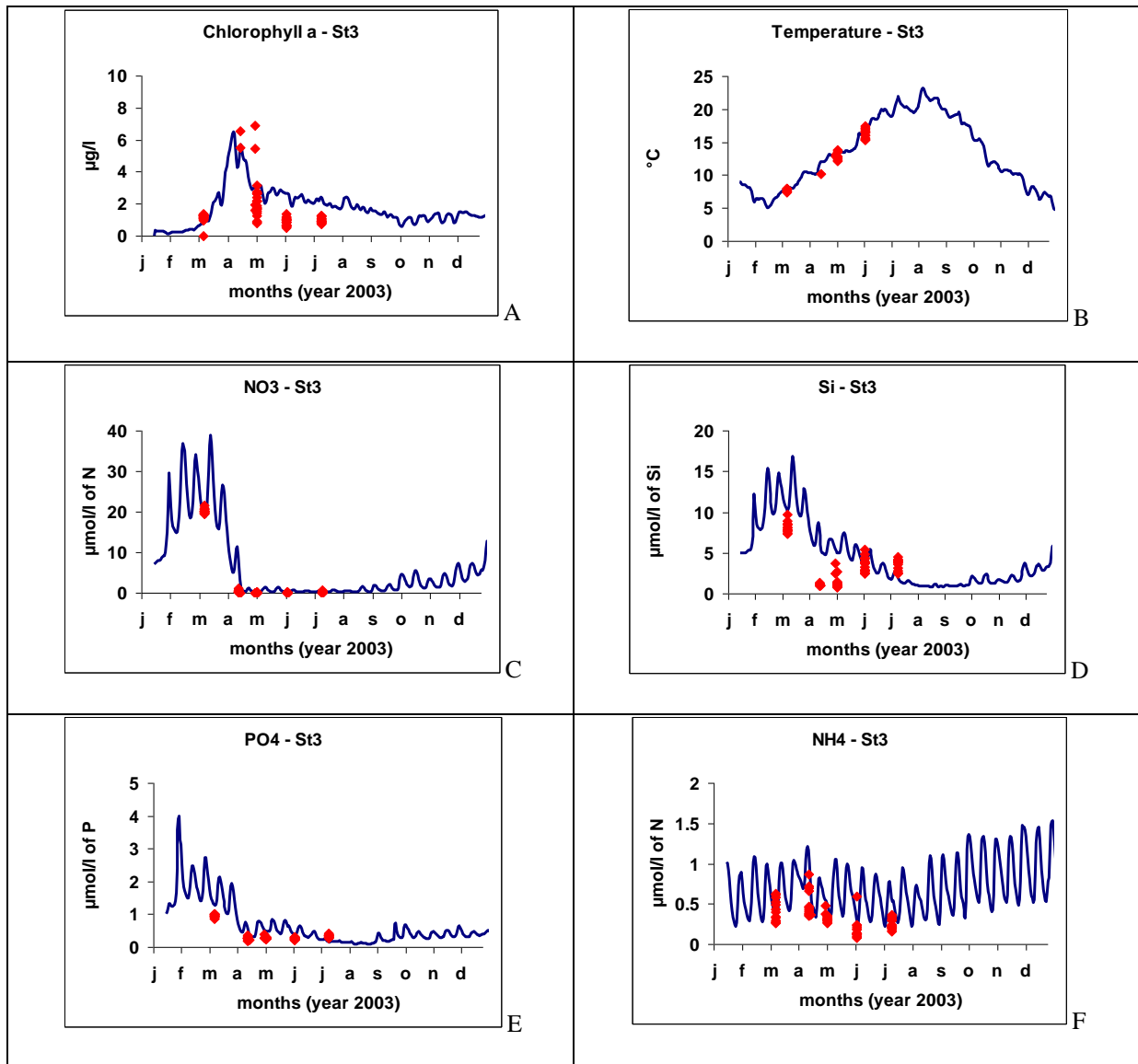


Figure 4: Comparisons at station 3 between simulated (line) and measured (dots) concentrations for chlorophyll a (A), temperature (B), nitrate (C), silicate (D), phosphate (E) and ammonia (F).

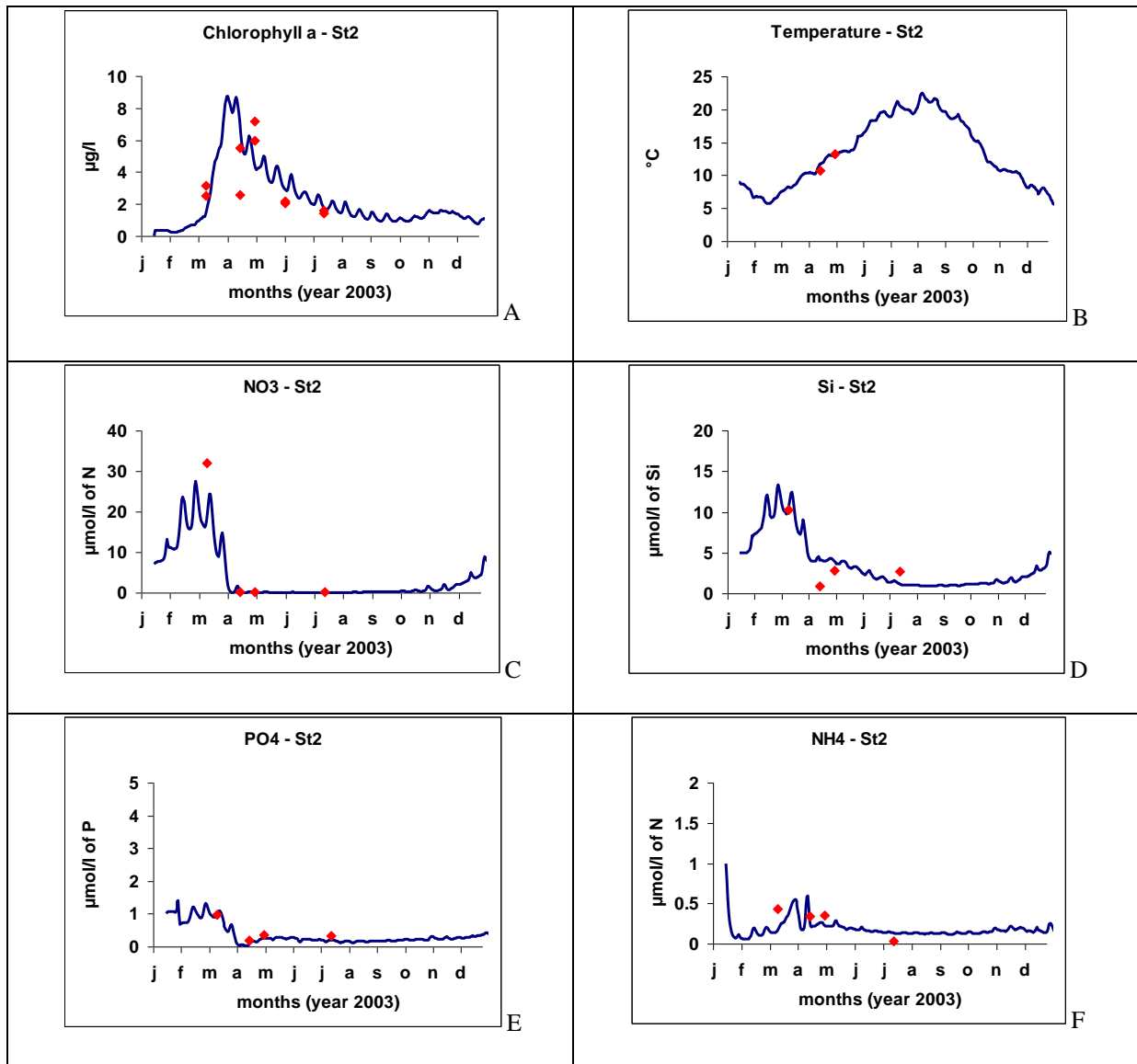


Figure 5: Comparisons at station 2 between simulated (line) and measured (dots) concentrations for chlorophyll a (A), temperature (B), nitrate (C), silicate (D), phosphate (E) and ammonia (F).

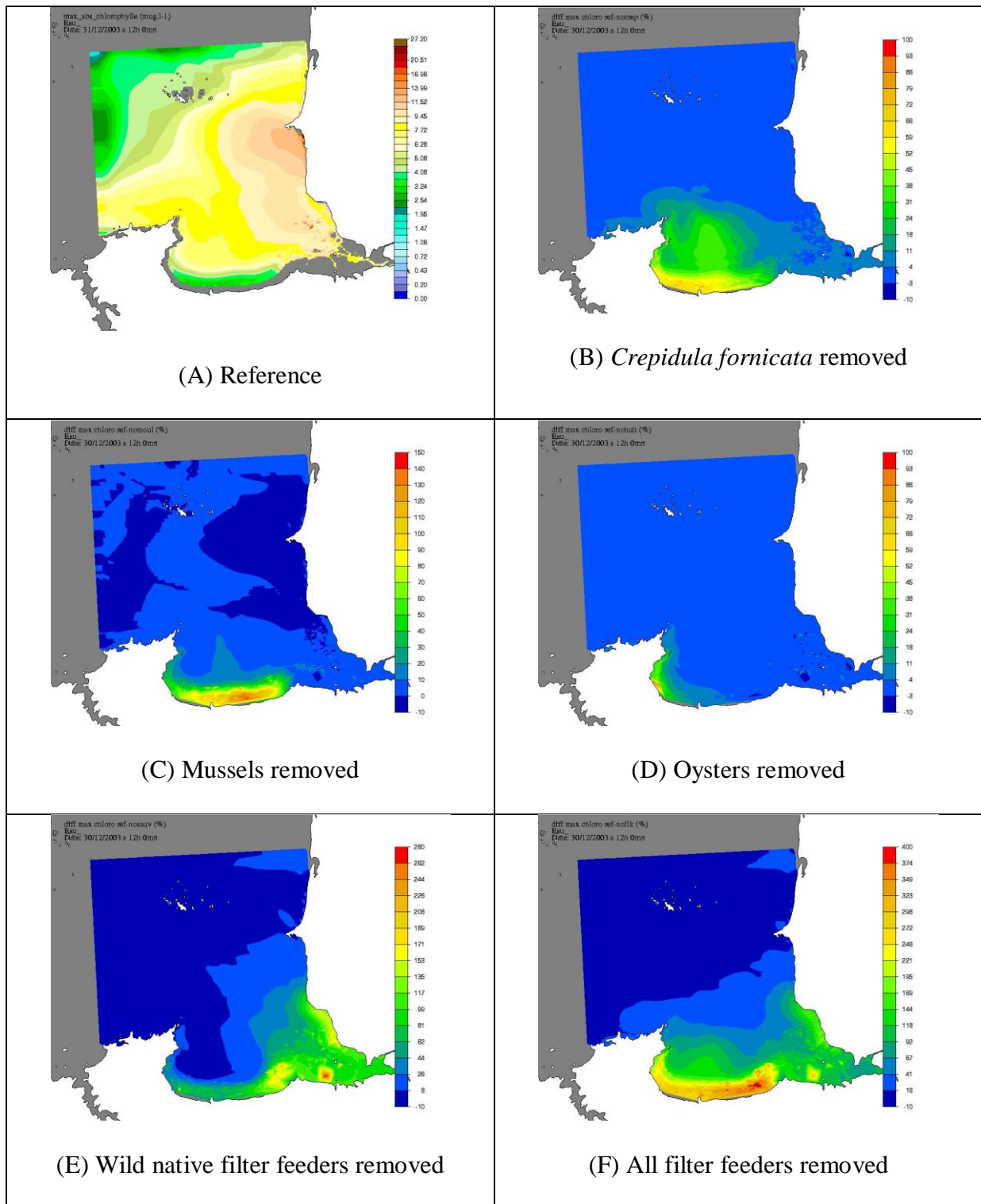


Figure 6: Simulated annual maximum chlorophyll for the reference case (A) and difference compare to reference (in %) with annual maximum chlorophyll obtained for the five scenarios (B-F).

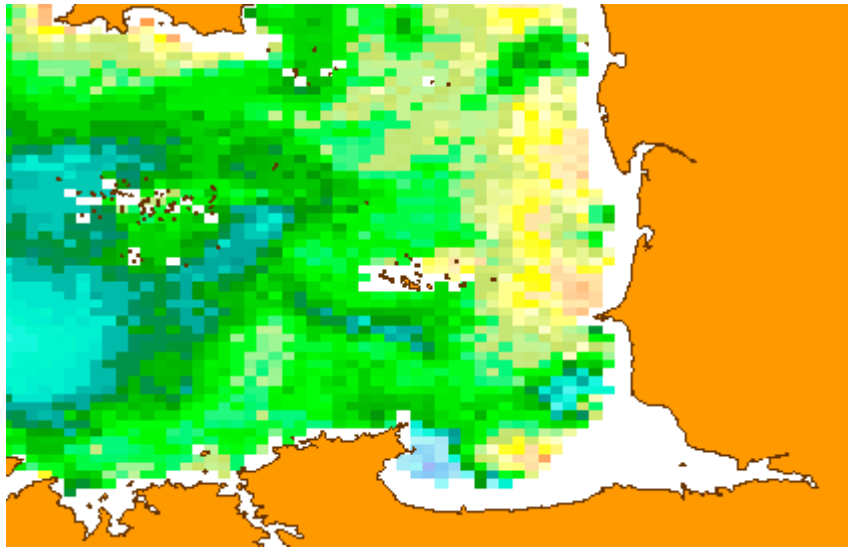


Figure 7: Observed surface chlorophyll with MODIS remote sensor and processed thanks to the OC5 algorithm (Gohin et al., 2002)

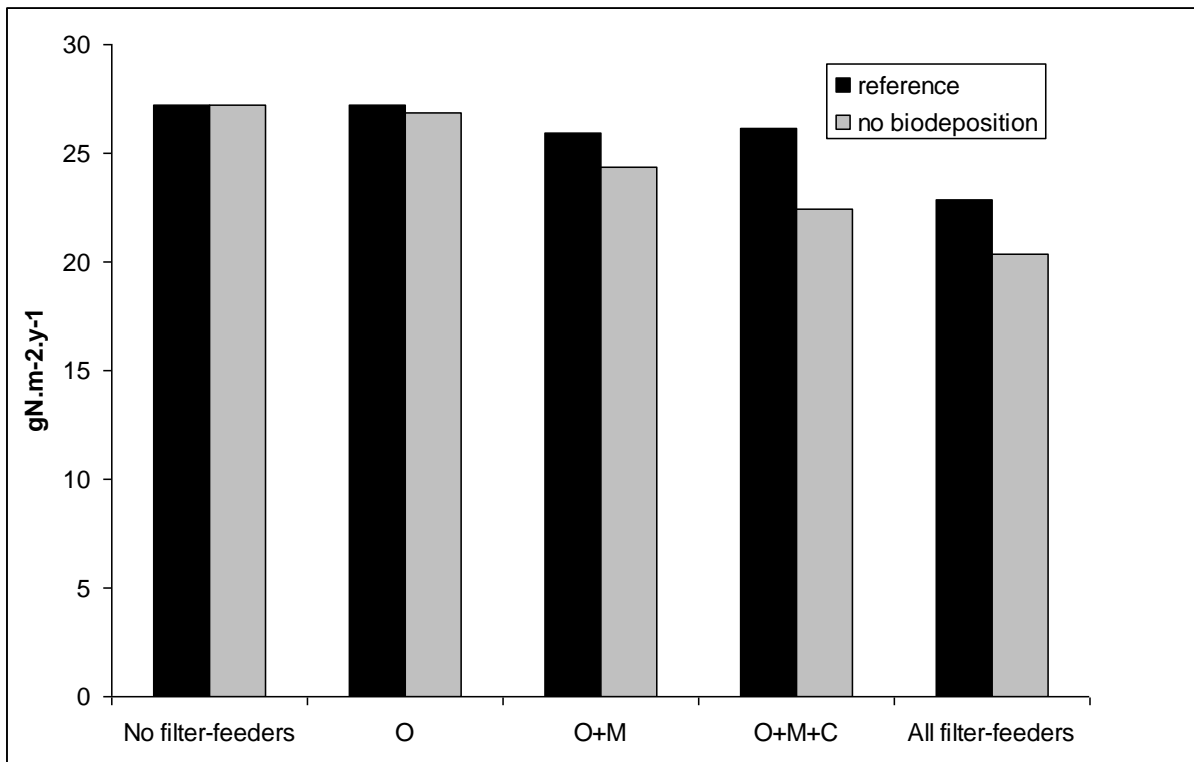


Figure 8: Cumulative effect of filter-feeders on primary production (O=Oysters, M=Mussels, C=*Crepidula fornicata*).

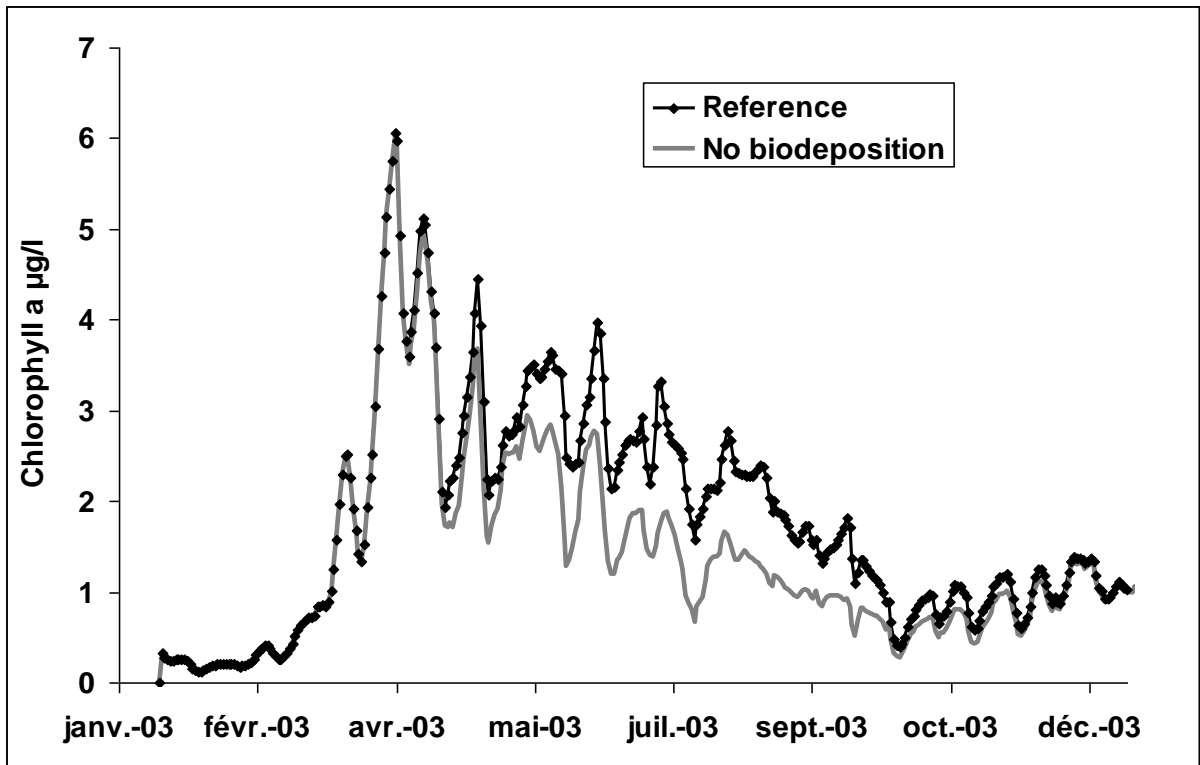


Figure 9: Simulated time series for chlorophyll in the middle of the bay taking into account or not for biodeposition.

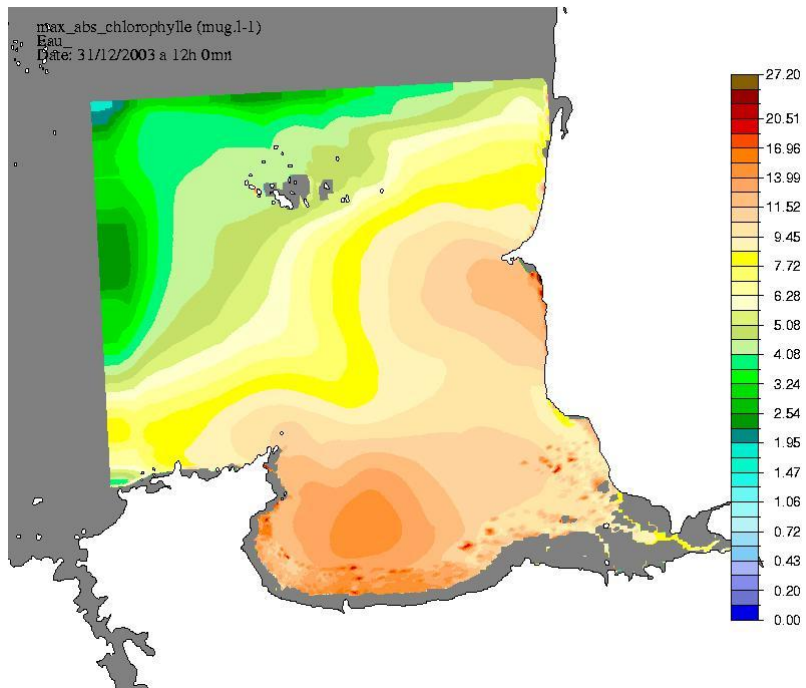


Figure 10: Simulated maximum chlorophyll in the “natural status” case (i.e. without *Crepidula fornicata* and cultivated species).

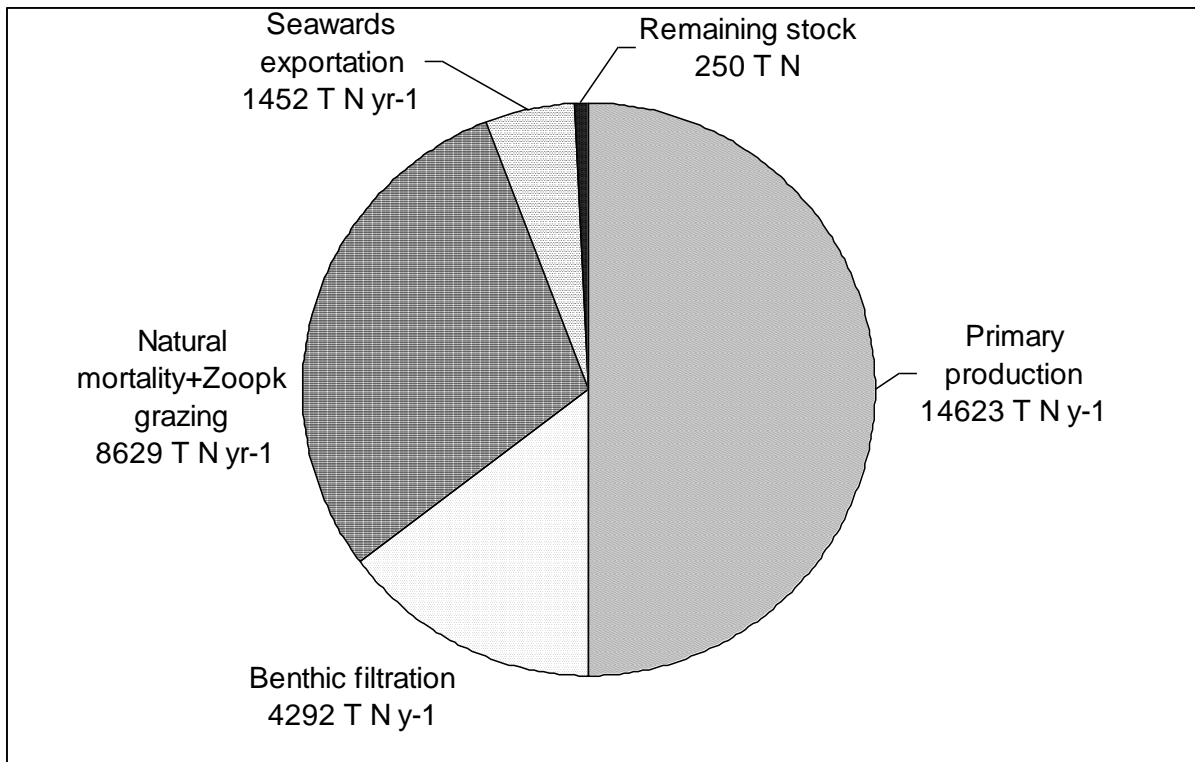


Figure 11: Annual phytoplanktonic budget in the Bay (expressed in Tons of Nitrogen) delimited by the total area composed by area 1 and 2 (see figure 5)

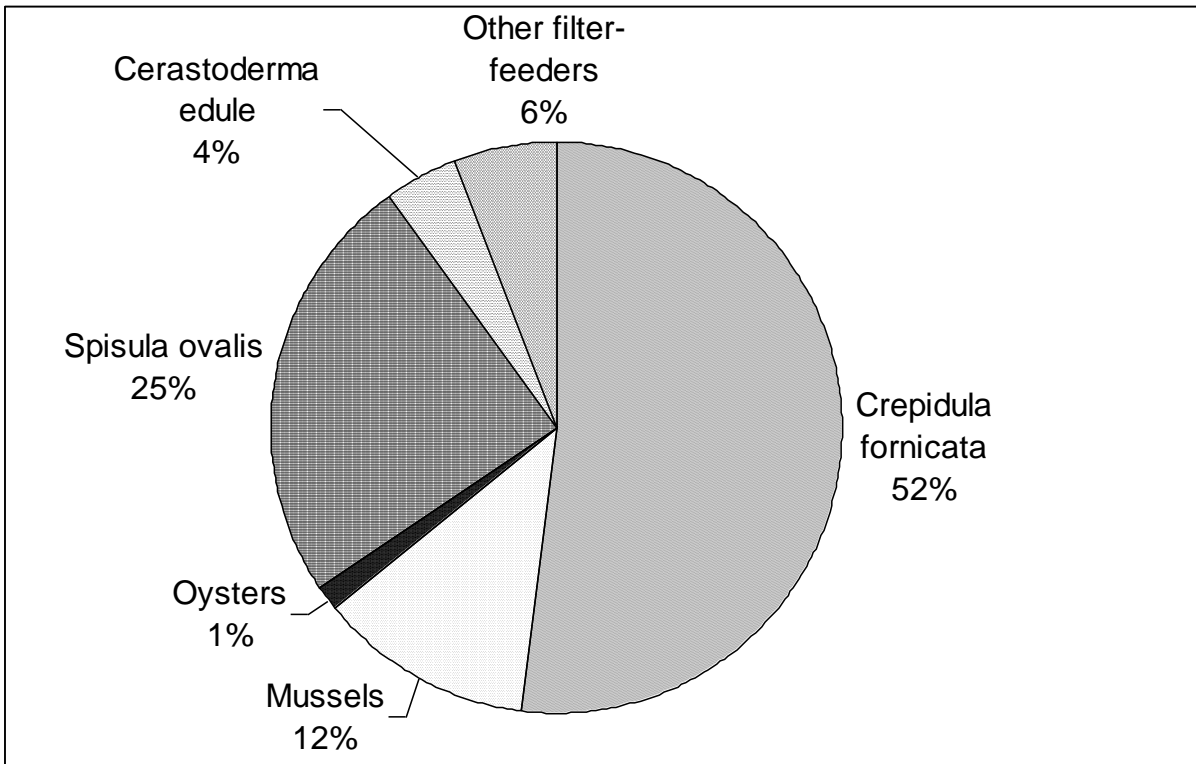


Figure 12: Contribution of the main filter-feeders in the total annual benthic filtration of the whole bay (the category “other filter-feeders” includes *Paphia rhomboides*, *Macoma balthica*, *Abra alba*, *Glycymeris glycymeris*, *Sabellaria alveolata* and *Lanice conchilega*).

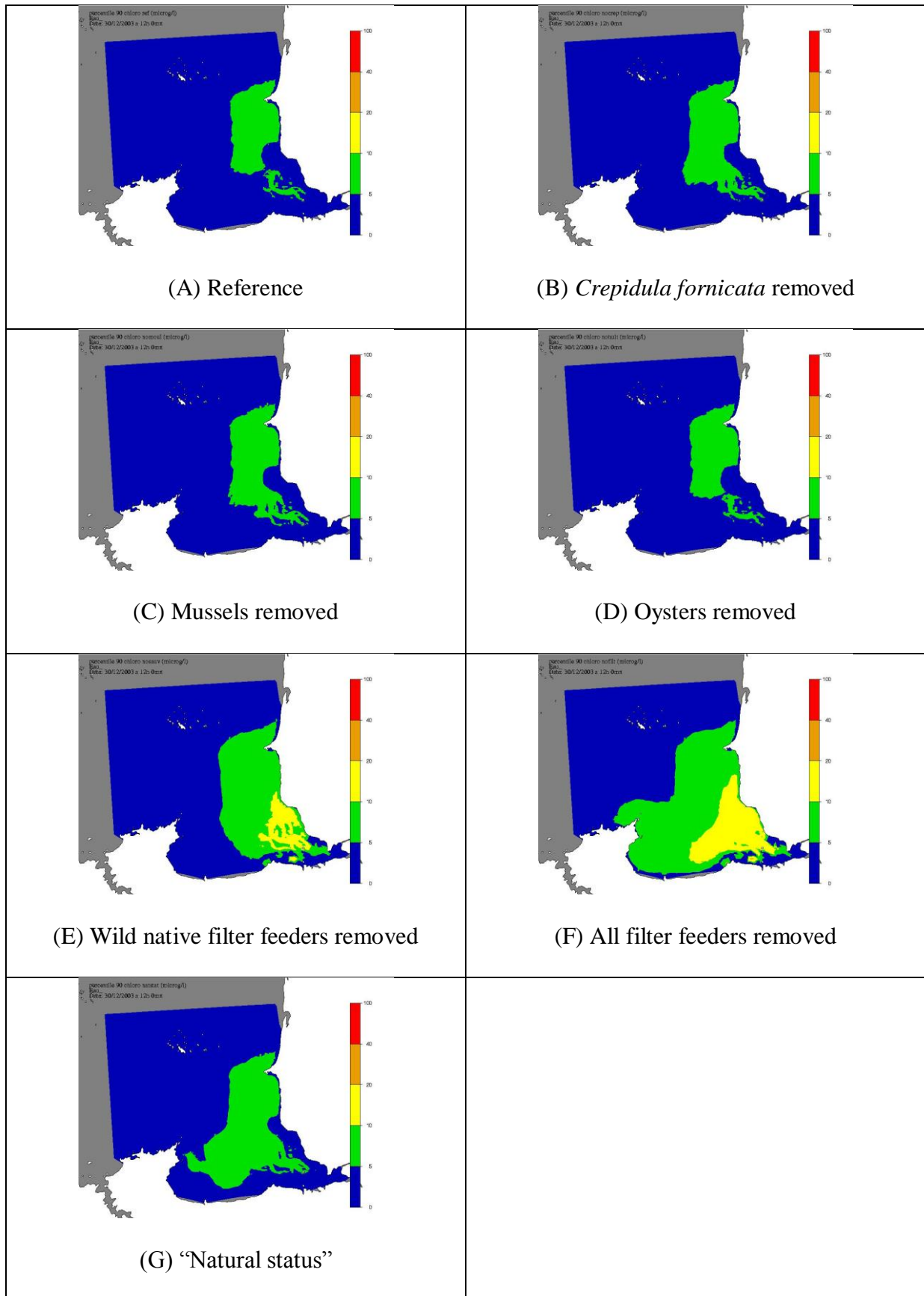


Figure 13: Simulated of chlorophyll 90th percentile for the reference case (A) and for the five scenarios (B-G). Color bar used the five classes of the European Water Framework Directive

for classification of water bodies. Blue: very good status, Green: good status, Yellow:
medium status, Orange: bad status, Red: very bad status.

Table 1: parameters of primary production model (equations detailed in annex 1)

Symbol	Meaning	Unit	Value	References
Diatoms				
μ_{maxdiat}	Maximum growth rate at 0°C	d^{-1}	0.5	calibration
I_{optdiat}	Optimal irradiance	W m^{-2}	50	calibration
K_{Ndiat}	Half saturation constant for N	$\mu\text{mol dm}^{-3}$	2	Eppley et al., 1969
K_{Sdiat}	Half saturation constant for Si	$\mu\text{mol dm}^{-3}$	1	Paasche, 1973
K_{Pdiat}	Half saturation constant for P	$\mu\text{mol dm}^{-3}$	0.15	Aksnes et al., 1995
V_{sdiatmin}	Minimal sedimentation velocity	m d^{-1}	0.7	Videau, 1996
V_{sdiatmax}	Maximal sedimentation velocity	m d^{-1}	2.1	Videau, 1996
m_{diat}	Mortality rate at 0°C	d^{-1}	0.03	calibration
$\Gamma_{\text{Si/N}}$	Si/N ratio	mol mol^{-1}	0.4	Aminot et al., 1997
$\Gamma_{\text{P/N}}$	P/N ratio	mol mol^{-1}	0.0625	Redfield et al., 1963
$\Gamma_{\text{N/chloro}}$	N/chlorophyll <i>a</i> ratio	mol g^{-1}	1	Aminot et al., 1997
Flagellates				
μ_{maxflag}	Maximum growth rate at 0°C	d^{-1}	0.35	calibration
I_{optflag}	Optimal irradiance	W m^{-2}	170	calibration
K_{Nflag}	Half saturation constant for N	$\mu\text{mol dm}^{-3}$	3	Le Pape, 1996
K_{Pflag}	Half saturation constant for P	$\mu\text{mol dm}^{-3}$	0.10	Aksnes et al., 1995
m_{flag}	Mortality rate at 0°C	d^{-1}	0.02	calibration
Zooplankton				
μ_{maxzoo}	Maximum growth rate at 0°C	d^{-1}	0.3	Le Pape, 1996
Ass	Assimilation	dimensionless	0.6	Azam et al., 1983
γ_{zoo}	Slope of Ivlev function	$\text{dm}^3 \mu\text{g}^{-1}$	0.24	Hoch, 1995
P_{rth}	Chlorophyll predation threshold	$\mu\text{g dm}^{-3}$	2	calibration
$excr_{\text{zoo}}$	Excretion	d^{-1}	0.01	Le Pape, 1996
m_{minzoo}	Minimum mortality rate at 0°C	d^{-1}	0.06	Le Pape, 1996
m_{zoo}	Biomass dependent mortality rate at 0°C	$\text{d}^{-1} \mu\text{g}^{-1} \text{dm}^3$	0.0006	calibration
$\Gamma_{\text{N/dwzoo}}$	N/dry weight ratio	$\mu\text{mol} \mu\text{g}^{-1}$	0.0031	Le Fèvre et al., 1993
Particulate adsorbed phosphorus and detrital organic matter				
k_{desorp}	Phosphorus desorption rate	d^{-1}	2.4	Andrieux-Loyer, 1997
k_{adsorp}	Phosphorus adsorption rate	$\text{d}^{-1} \text{dm}^3 \mu\text{mol}^{-1}$	0.12	Andrieux-Loyer, 1997
Q_{0maxSM}	Max. P adsorption capacity (suspended matter)	$\mu\text{mol g}^{-1}$	7	Andrieux-Loyer, 1997
k_{minN}	N mineralization rate at 0°C	d^{-1}	0.05	calibration
k_{nitrif}	Nitrification rate at 0°C	d^{-1}	0.2	Chapelle, 1995
k_{minP}	P mineralization rate at 0°C	d^{-1}	0.1	Hoch, 1995
k_{diss}	Si dissolution rate at 0°C	d^{-1}	0.07	calibration

Table 2: Values and references of filtration rate for non-cultivated filter-feeders

(T=Temperature in °C, POM=Particulate Organic Matter)

Species	Filtration (*) $1 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ AFDW}$, (**) $1 \text{ h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$, (***) $1 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ DW}$	References
<i>Spisula ovalis</i> (based on <i>Spisula subtruncata</i>)	$4.0*(0.06*T+0.3)$ (*)	Based on data from Rueda and Smaal, 2004
<i>Paphia rhomboïdes</i>	$2.18*\exp(-0.1152*POM)$ (*)	Savina and Ménesguen, 2007
<i>Macoma balthica</i>	0.4 (*)	Hummel, 1985
<i>Cerastoderma edule</i>	1.7 (*)	Rueda et al. 2006
<i>Glycymeris glycymeris</i>	0.4 (*)	Savina, 2004
<i>Abra alba</i> (based on <i>Macoma balthica</i>)	0.4 (*)	Hummel, 1985
<i>Lanice conchilega</i>	0.1 (**)	Denis et al., 2007
<i>Sabellaria alveolata</i>	$7.4 \cdot 10^{-4}$ (**)	Dubois et al., 2006
<i>Crepidula fornicata</i>	0.7 (***)	Barillé, 2006

Table3: Values of Average Ash free dry weight used for native filter-feeders

Species	Average Ash free dry weight (mg)
<i>Spisula ovalis</i>	204.62
<i>Paphia rhomboïdes</i>	153.71
<i>Macoma balthica</i>	17.33
<i>Cerastoderma edule</i>	85.21

<i>Glycymeris glycymeris</i>	436.76
<i>Abra alba</i>	5.05

Table 4: Pearson-moment correlation coefficient (r) and associated p probabilities obtained from linear regressions between simulations and measurements for chlorophyll *a* and nutrients

(n=41)

parameters	Pearson-moment correlation coefficient (r)	p probabilities
Chlorophyll <i>a</i>	0.54	$3 \cdot 10^{-5}$
Nitrates	0.84	$6 \cdot 10^{-14}$
Silicates	0.7	$1.7 \cdot 10^{-8}$
Ammonia	0.55	$4.2 \cdot 10^{-5}$
Phosphates	0.88	$1.1 \cdot 10^{-16}$

RÉSUMÉ

En Manche, le golfe normano-breton se distingue par plusieurs particularités environnementales telles que la présence de structures hydrodynamiques tourbillonnaires autour des îles anglo-normandes, un des plus large estran européen en baie du Mont-Saint-Michel en raison d'un marnage exceptionnel, et de nombreuses activités humaines liées au tourisme, à la conchyliculture ou à la pêche artisanale. Au regard de son grand intérêt écologique et économique, le golfe constitue ainsi l'une des principales zones côtières pour laquelle des mesures coordonnées de gestion prenant en considération les impacts des activités humaines existantes est nécessaire. Dans ce contexte, afin d'évaluer l'impact des contraintes environnementales naturelles ou anthropiques sur la structure des communautés benthiques, deux systèmes à deux échelles spatiales différentes ont été étudiés : la communauté des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* du golfe normano-breton et l'estran de la baie du Mont-Saint-Michel. Les principales questions que nous avons traitées sont : (1) Comment les spécificités hydrodynamiques du golfe (i.e. structures tourbillonnaires) influencent la structure et la dynamique des communautés benthiques ? Quel est le rôle relatif des gradients environnementaux et de la conchyliculture sur les communautés benthiques de la baie ? Quel est le statut écologique de la baie ?

A l'échelle du golfe, une très faible relation a été observée entre les cinq principales structures tourbillonnaires (i.e. Flamanville, Jersey, Guernesey, la baie de Saint-Brieuc et la baie du Mont-Saint-Michel) et la structure de la communauté des sables grossiers à *G. glycymeris*. La relative homogénéité de cette communauté est ainsi favorisée par la relative perméabilité des tourbillons et la distribution des espèces est plutôt contrôlée par la présence de fronts thermiques. Toutefois, des différences ont été observées dans les structures démographiques des principales espèces de bivalves (i.e. *Paphia rhomboides*, *G. glycymeris* et *Timoclea ovata*) entre les gyres, suggérant que la connectivité entre eux peut-être réduite. En dépit d'une élévation de la température d'environ 1,5°C au cours des 30 dernières années, une étude comparative de la distribution de quelques espèces entre nos données et des données acquises dans les années 70 ne met pas en évidence de profondes modifications à de rares exceptions près. A cette échelle, l'effet du réchauffement peut être associé aux perturbations induites par la pêche pour expliquer le déclin ou le développement des espèces.

A l'échelle de la baie du Mont-Saint-Michel, les distributions des assemblages benthiques et des 4 principales espèces de bivalves (i.e. *Abra alba*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* et *Spisula ovalis*) suivent un gradient altitudinal conventionnel. Elles sont fortement contrôlées par des facteurs environnementaux naturels (i.e. hauteur sur l'estran, granulométrie) alors que la conchyliculture joue un rôle mineur : celle-ci favorise uniquement localement le développement d'espèces opportunistes, en particulier des oligochètes et des polychètes cirratulidae. La principale conséquence environnementale de la conchyliculture a vraisemblablement été l'introduction du gastéropode *Crepidula fornicata* qui régule fortement la production primaire au sein de la baie. L'analyse des structures démographiques des bivalves suggère que l'instabilité du sédiment influence fortement les patrons de recrutement de certaines espèces.

Le statut écologique de la baie du Mont-Saint-Michel a été déterminé à partir de 6 indices biologiques développés dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (i.e. H', AMBI, BOPA, M-AMBI, UK index, DK index). La baie apparaît globalement classée dans un statut 'bon' ou 'fort' bien que les valeurs du statut écologique calculées par les différents indices puissent différer. Par exemple, dans un milieu soumis à de fortes contraintes environnementales naturelles qui influencent fortement la richesse spécifique ou les densités totales, la qualité de certains indices est altérée. Finalement, une carte des habitats de la baie a été dressée sur la base des cahiers d'habitats mise en place avec Natura 2000.

Mots-clés : Golfe Normano-Breton, baie du Mont-Saint-Michel, macrobenthos, structure spatiale, structure démographique, facteurs environnementaux, conchyliculture, statut écologique.

ABSTRACT

In the English Channel, the gulf of Saint-Malo is characterized by several environmental peculiarities including the occurrence of several residual gyres around the Channel Islands, one of the largest tidal flat in Europe in the Bay of Mont-Saint-Michel due to a high tidal range, and numerous human threats linked to tourism, shellfish farming and local fisheries. With regards to its great ecological and economical interest, the gulf is one of the main French coastal zone for which rapid enforcement of a coordinated conservation policy integrating the impact of human activities is necessary. In this context, to assess the impact of natural and anthropogenic environmental constraints on the macrobenthic community structure, two systems at two different scales were studied (i) the coarse sand *Glycymeris glycymeris* community in the gulf of Saint-Malo, and (ii) the intertidal flat of the bay of Mont-Saint-Michel. The main questions that we addressed were: (1) How do the hydrodynamic features of the Gulf of Saint Malo (i.e. permanent gyres) affect the structure and dynamics of benthic communities? (2) What is the relative role of environmental gradients and shellfish farming on benthic communities in the Bay of Mont-Saint-Michel? What is the ecological state of the bay?

At the large scale of the gulf of Saint-Malo, a weak relationship was reported between the five principal gyres (i.e. Flamanville, Guernsey, Jersey, Saint-Brieuc bay and the Mont-Saint-Michel bay) and the structure of the coarse sand *G. glycymeris* community. The homogenization of the benthic structure was favored by the permeability of the local gyres and species distribution is mainly governed by thermal fronts. However, differences were obtained on the demographic structure of the three main bivalves (i.e. *Paphia rhomboides*, *G. glycymeris* and *Timoclea ovata*) in relation to these gyres suggesting that connectivity between gyres is reduced. In spite of a clear elevation of temperature estimated to 1.5 °C over the last three decades, a comparative study on the distribution of some benthic species between our data and earlier sampling (i.e. 70's) did not reveal strong modifications, excepted for few cases. At this scale, the temperature rising effect may be associated with fishing effort to explain decrease or proliferation of some species.

At the scale of the bay of Mont-Saint-Michel, the distributions of the benthic assemblages and the four main bivalves (i.e. *Abra alba*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Spisula ovalis*) followed a typical vertical gradient. They were strongly influenced by environmental factors (i.e. tidal height, sediment grain size) while the shellfish activity played only a minor role: locally, it may favour the development of opportunistic species including mainly oligochaetes and cirratulid polychaetes. The main environmental consequence of shellfish farming is probably the introduction of the alien gastropod *Crepidula fornicata* which greatly controls primary production within the bay. The analysis of the demographic structure of the bivalves suggests that sediment instability may affect the spatial pattern of recruitment of some species.

The ecological quality status of the Mont-Saint-Michel Bay was determined using six biotic indices defined under European Water Framework Directive (H', AMBI, BOPA, M-AMBI, UK index, DK index). The bay is classified as non-polluted and in good or high state although the ecological status values calculated with the various indices were different. For example, some indices accuracy was down weighted by the influence of environmental constraints typical of tidal flat which strongly affect species richness or total densities. Finally, an additional map was done based on the Natura 2000 habitat criteria.

Key words: Norman-Breton gulf, bay of the Mont-Saint-Michel, macrobenthos, spatial patterns, demographic structure, environmental factors, shellfish farming, ecological quality status.