

Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC



*Trajectoires taxonomique et fonctionnelle des communautés
benthiques subtidale de substrat meuble du fond de baie de
Saint-Brieuc (Manche Occidentale)*



Remerciements

Nous remercions sincèrement l'équipage du R/V "Thalia" qui a participé à la mission océanographique RESTRO 19. Nous remercions toutes les personnes impliquées dans les analyses de laboratoire avec une mention spéciale à Charles Veillard, qui a apporté une contribution significative aux analyses de laboratoire. Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme de recherche ResTroph Baie de Saint-Brieuc et de la thèse de doctorat d'Anthony Sturbois à l'Université de Bretagne Occidentale. Nous remercions Héloïse Michaud et Léo SeyFried du SHOM pour avoir fourni des informations sur l'évolution temporelle du régime des vagues.

Financements

Le programme ResTroph a été financé par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (subvention numéro 180212501), la Région Bretagne (OSIRIS FEA621219CR0530023), l'Europe pour le fonds européen pour la mer et la pêche (subvention numéro FEAMP 621-B) et le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire (subvention numéro EJ N°2102930123). Le programme de suivi à long terme de la station R fait partie du programme REBENT, coordonné par Sandrine Derrien (MNHN) et du programme de suivi de la DCE, coordonné par l'Ifremer. Il a été financé par l'Agence de l'Eau Loire Bretagne, la Région Bretagne et le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire.

Sommaire

1- Introduction	7
2- Matériels et Méthodes	11
11- Site d'étude	13
12- Echantillonnage	13
13- Laboratoire	14
14- Traits fonctionnels	14
15- Analyse	14
1.5.1 Sédiment	14
2.5.2 α -diversity taxonomique	15
2.5.3 Assemblages benthique	15
2.5.4 Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles	15
3. Résultats	19
3.1- Description générale du sédiment	21
3.2- Description générale de la macrofaune	21
3.3- Assemblages benthiques	23
3.3.1- Assemblages benthiques en 1987 et 2019	23
3.3.2- Regroupement temporel de 2005 à 2019	25
3.4- Changement au sein des populations de bivalves	25
3.5- Trajectoires écologiques	27
3.4.1- Trajectoires taxonomiques	27
3.4.1- Trajectories fonctionnelles	27
4- Discussion	29
4.1- Des changements probablement récents	35
4.2- Changements fonctionnels	35
4.3- Changements à l'échelle régionale	37
4.4- Perspectives de conservation	38
5- Bibliographie	43
Annexes	50



1

Introduction





Introduction

Les écosystèmes marins subissent d'importants changements taxonomiques et fonctionnels en réponse aux effets cumulés des activités humaines incluant la sur-pêche, la pollution, le changement global, la dégradation des habitats et l'introduction d'espèces non-indigènes (Gray, 1997 ; Claudet et Fraschetti, 2010). Les perturbations d'origines anthropiques induisent des effets ponctuels ou chroniques à différentes échelles spatio-temporelles, et peuvent conduire à long-terme à une perte d'habitats productifs et une dégradation de la structure et des fonctions des communautés (Ellis *et al.*, 2000). En conséquence, 60% des écosystèmes marins à l'échelle mondiale sont actuellement dégradés ou exploités de manière non-durable, conduisant à l'adoption de politiques de conservation par différents pays (Convention on Biological Diversity, 2010 ; UNEP, 2011).

La Directive Européenne Cadre sur l'Eau (DCE Directive 2000/60/EC) et la Directive Européenne Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSSM, Directive 2008/56/EC) impose la prise de mesure par les états membres pour atteindre un bon état écologique des masses d'eau.

Les habitats marins et estuariens non-perturbés sont rares (Borja *et al.*, 2012) et les données historiques disponibles permettent rarement de définir des états écologiques vierges de toute perturbation (Callaway, 2016 ; Bacouillard *et al.*, 2020). Dans ce contexte, la DCE recommande la comparaison à des états de référence définis en l'absence de perturbations ou au sein d'habitats peu perturbés pour analyser les changements d'états écologiques. Les données acquises au sein de communautés soumises à des niveaux de perturbation acceptable peuvent par conséquent être utilisées pour définir des conditions de référence (Borja *et al.*, 2012). Ce type d'approche nécessite la répétition dans le temps de suivis standardisés pour 1) analyser les changements au regard de conditions de références, et 2) fournir une mise à jour des connaissances aux acteurs impliqués dans la gestion des espaces côtiers et marins. La macrofaune benthique a été considérée comme un descripteur pertinent pour caractériser l'état biologique des masses d'eau par l'Europe dans le cadre de la DCE (Borja *et al.*, 2009 ; Borja, Dauer et Grémare, 2012). Ce compartiment influence le cycle des nutriments, représente une ressource alimentaire importante pour les niveaux trophiques supérieurs (Snelgrove, 1997 ; McLusky et Elliott, 2004), et réagit rapidement aux perturbations (Gray, 1997 ; Claudet et Fraschetti, 2010).

Parmi les assemblages macrobenthiques sublittoraux, les habitats subtidaux très peu profonds (0-15 m), accessibles pour l'échantillonnage uniquement à marée haute, sont souvent exclus des programmes d'échantillonnage et restent dans une large mesure mal suivis sur le long-terme (Desroy *et al.*, 2002). Les communautés très peu profondes sont caractérisées par une diversité et des niveaux de productivité élevés (Gray, 1997 ; Levinton, 2001 ; Snelgrove, 1999). Ce manque de connaissances et la rareté des données constituent un sérieux obstacle à la mise en œuvre des stratégies de conservation (Ellis *et al.*, 2000).

Sur les côtes françaises de la Manche, les études scientifiques se sont largement concentrées sur les communautés benthiques des principales baies et estuaires côtiers [e.g. estuaire de la Rance, (Desroy et Retière, 2004), baie de Seine (Dauvin et Desroy, 2005 ; Desroy *et al.*, 2007 ; Bacouillard *et al.*, 2020), baie du Mont-Saint-Michel (Trigui,



2009)]. Dans la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale), l'état écologique des communautés subtidales défini en 1987 par Gros et Hamon (1988) n'a pas été actualisé, ce qui contraste avec la stratégie de suivi déployée dans la zone intertidale adjacente, partiellement protégée depuis 1998 par une Réserve naturelle nationale principalement consacrée à la conservation des oiseaux, et *de facto*, aux habitats benthiques. Cette zone subtidale peu profonde, en partie intégrée au site Natura 2000 "Baie de Saint-Brieuc - Est", supporte des activités importantes de pêche (dominées par la drague à coquilles Saint-Jacques) et de mytiliculture.

Les données historiques sont rares dans cette zone très peu profonde, et limitées à l'évaluation écologique réalisée en 1987 par Gros et Hamon (1988) et au suivi DCE réalisé sur une station de 2005 à 2019.

Cette étude, basée sur un ré-échantillonnage des stations échantillonnées en 1987 en baie de Saint-Brieuc et sur le suivi à long terme DCE réalisé sur une station peu profonde, vise à analyser les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles des assemblages benthiques afin de :

- 1) détecter les potentiels changements au cours des 30 dernières années à différentes échelles spatiales en utilisant les 38 stations échantillonnées en 1987 et 2019 ;**
- 2) analyser la dynamique récente d'une station échantillonnée annuellement de 2005 à 2019 dans le cadre du programme de surveillance de la DCE.**

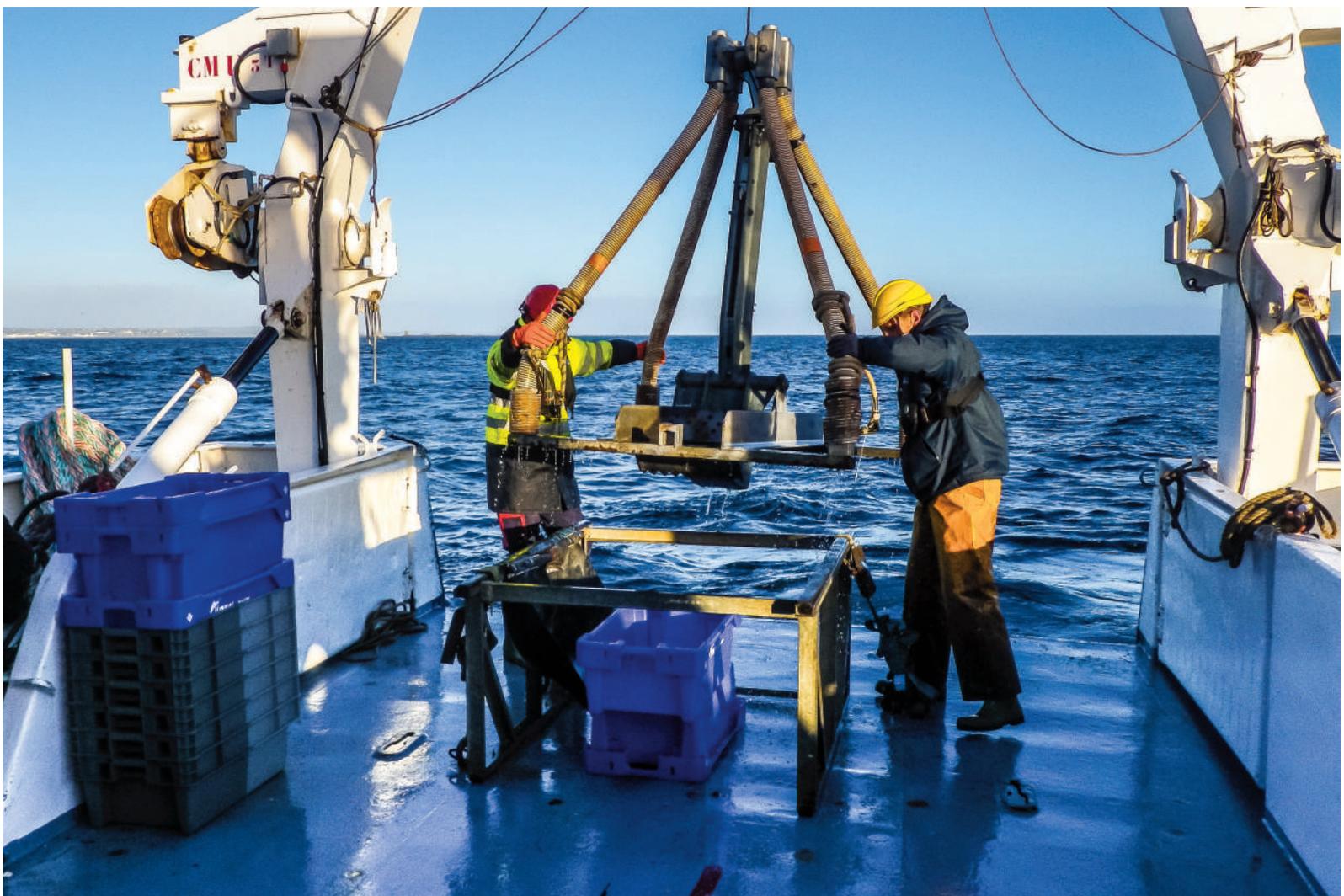
Les perturbations uniques ou multiples affectant différemment la composition et la structure des espèces, les changements temporels de la communauté benthique ont été suivis, à la fois avec des métriques de α -diversité et de β -diversité (Ellis *et al.*, 2000 ; Cimon et Cusson, 2018). Suivant les recommandations de Dornelas *et al.* (2013), Magurran *et al.* (2019), et Yang (2020) concernant le développement de nouvelles métriques multivariées consacrées à l'étude des changements écologiques naturels ou en réponse aux perturbations (Cimon et Cusson, 2018), nous nous sommes spécifiquement intéressés aux trajectoires spatio-temporelles taxonomiques et fonctionnelles en couplant des méthodes classiques d'analyse multivariée avec le récent *Community Trajectory Analysis framework* (De Cáceres *et al.*, 2019 ; Sturbois *et al.*, 2021). Des perspectives de conservation de cette zone côtière sont enfin discutées.





2

Matériels et Méthodes



Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint-Brieuc



Fig. 1- Localisation de la zone d'étude et stratégie d'échantillonnage. Les points noirs correspondent aux 38 stations du programme de recherche ResTroph échantillonnées en 1987 et 2019 et le blanc (station R) au programme de surveillance de la directive-cadre sur l'eau (DCE) mené de 2005 à 2019. La profondeur de l'eau est représentée par des lignes pointillées (0 m) et continues (5 et 10 m) et la mytiliculture sur bouchots et cordes par des polygones.

2.1 Site d'étude

Située en baie de Saint-Brieuc (France, Figure 1), la zone d'étude comprend 11 700 ha de sédiments meubles peu profonds. La baie est sous l'influence d'un régime de marée de type mégatidal. Le marnage varie entre 4 m lors des marées de mortes-eaux et près de 13 m lors des marées de vives-eaux. Bien que bordant la Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc et appartenant partiellement au site Natura 2000 "Baie de Saint-Brieuc-Est" (FR5300066), la zone d'étude est exposée à plusieurs pressions anthropiques dont la mytiliculture, le dragage des coquilles Saint-Jacques et l'eutrophisation. Les moules sont élevées sur des bouchots (poteaux en bois, Figure 1) dans la partie nord-est de la zone intertidale, occupant 277 ha et 312 ha en 1987 et 2019, respectivement, et sont également élevées sur des cordes dans la partie ouest de la zone d'étude, autour des stations 81, 99 et 100. Les fonds marins sont également exposés à des activités de dragage de coquilles Saint-Jacques, la baie de Saint-Brieuc étant caractérisée par la plus forte pression de pêche en Bretagne (Annexe A-1). L'évolution de la réglementation a conduit, depuis 2010, à la concentration des dragages en début de saison de pêche, dans les zones colonisées par *Crepidula fornicata* (Annexe A-2). La baie souffre également d'un phénomène d'eutrophisation caractérisé par la prolifération de macroalgues et des épisodes cycliques de marées vertes (Charlier *et al.*, 2007 ; Gravier, 2012), qui impacte notamment la fonction de nourricerie pour l'ichtyofaune (Le Luherne *et al.*, 2016, 2017) et influencent la dynamique de certaines populations benthiques d'invertébrés de la zone intertidale.



2.2 Echantillonnage

La macrofaune benthique a été échantillonnée au sein de 38 stations pendant l'hiver (mars) en 1987 et 2019 (programme de recherche ResTroph Baie de Saint-Brieuc) en suivant la grille (figure 1) et le protocole définis en 1987 par Gros et Hamon (1988). Au cours des deux campagnes, cinq répliquats ont été réalisés à chaque station avec une petite benne de Hamon (1/8m²) pour échantillonner le macrobenthos. Le contenu de la benne a été délicatement tamisé à bord 1) à travers un tamis à maille circulaire de 2 mm (1 répliquat) pour décrire les assemblages benthiques, et 2) à travers un tamis à maille circulaire de 5 mm (4 répliquats) pour analyser spécifiquement les populations de bivalves. Le refus de tamis a été conservé dans une solution de formaldéhyde tamponnée à 5%. Seul le répliquat tamisé sur une maille de 2 mm a été utilisé pour la comparaison à long terme de la communauté benthique. Deux échantillons de sédiments ont été collectés dans une benne supplémentaire à l'aide d'une pince à main, et ont ensuite été analysés respectivement pour la distribution granulométrique et la teneur en matière organique. L'ensemble des répliquats a été collectées à une distance maximale de 50 m de chaque station (position DGPS). Dans le cadre du suivi de l'état écologique DCE, une station (R) a été échantillonnée annuellement de mars de 2005 à 2019 (neuf répétitions, suivant la recommandation nationale du réseau benthique REBENT dans le cadre de la DCE), avec une benne Smith McIntyre (0,1 m²), et tamisée sur un tamis à maille circulaire de 1 mm. Ces données ont été utilisées pour évaluer la variabilité annuelle de la diversité taxonomique et fonctionnelle au sein de la station R.



2.3 Laboratoire

La macrofaune a été identifiée au niveau taxonomique le plus bas possible (généralement au niveau de l'espèce), et dénombré. La détermination a été réalisée en conformité avec le Registre mondial des espèces marines (WoRMS Editorial Board, 2020). Les abondances ont été standardisées pour une surface de 1 m².

Pour l'analyse granulométrique, les sédiments ont été dessalés à l'eau douce et laissés à décanter pendant 48 h. Les sédiments ont ensuite été séchés à 60°C pendant 48 h et tamisés sur une série de tamis standards AFNOR, avant d'être pesés. La teneur en matière organique a été déterminée après séchage (60°C pendant 48 h) et combustion des sédiments à 550 °C pendant 4 h. (Salonen, 1979 ; Hedges et Stern, 1984).

2.4 Traits fonctionnels

Le jeu de données fonctionnelles est composé de six traits représentant un total de 25 catégories (annexe B). Ces traits caractérisent la morphologie (taille du corps, flexibilité, fragilité) et le comportement (alimentation, mode de vie, tolérance à l'enrichissement organique) (Degen et Faulwetter, 2019). Cet ensemble de traits est lié à la vulnérabilité aux perturbations mécaniques (activités de pêche) et à la tolérance à l'enrichissement organique (eutrophisation). Il a été choisi pour analyser les changements fonctionnels de la faune benthique, en relation avec les principales pressions identifiées dans la zone d'étude. Les informations ont été collectées au sein de la littérature sur des taxons spécifiques, des connaissances d'experts et des bases de données de polytraits (<http://polytraits.lifewatchgreece.eu>), du Registre mondial des espèces marines (WoRMS Editorial Board, 2020), et du Biological Trait Information Catalogue (BIOTIC, <http://www.marlin.ac.uk/biotic/>). Les notations ont été attribuées aux espèces en fonction de leur affinité avec chaque catégorie de traits en utilisant un codage flou de 0 (aucune affinité) à 3 (forte affinité). (Chevene *et al.*, 1994). Les *Community-weighted trait values* (CWMs) ont été calculés pour caractériser l'évolution de la communauté sur le plan fonctionnel (Ricotta et Moretti, 2011).

2.5 Analyse

Les jeux de données à long terme (38 stations, 1987 vs 2019), et la série interannuelle (station R ; 2005 à 2019) ont été analysés pour suivre les changements taxonomiques et fonctionnels. L'étude s'est concentrée spécifiquement sur l'analyse des trajectoires écologiques décrites à différentes échelles temporelles en tirant parti des deux ensembles de données : comparaison à long terme sur 32 ans vs série à long terme sur 15 ans. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R 4.0 (R Development Core Team, 2020)

2.5.1 Sédiment

La description des sédiments, basée sur les distributions granulométriques, a été calculée avec le package R 'G2Sd' (Fournier *et al.*, 2014). Les caractéristiques et les changements des sédiments ont été décrits à partir de dix paramètres sédimentaires : teneur en matière organique (OMC), taille moyenne et médiane (d50) des particules, gravier (> 2mm), sable grossier (2 mm à 500 µm), sable fin (250 à 125 µm), sable très fin (125 à 63 µm) et teneur en boue (<63 µm) (%).



2.5.2 α -diversity axonomique

Afin d'évaluer les différentes composantes de l' α -diversité taxonomique, le nombre moyen d'individus par m² (N), la richesse spécifique (S), l'indice de Shannon-Weaver (H'), l'indice de Simpson (D) et l'évenness de Pielou (J) ont été calculés pour chaque station (tamis à maille circulaire de 2 mm) avant toute transformation du jeu de données.

2.5.3 Assemblages benthiques

Des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) ont été réalisées sur les deux jeux de données taxonomiques afin de distinguer les assemblages benthiques (c'est-à-dire les groupes de stations en 1987 et 2019, ou de dates à la station R) en utilisant la distance de Hellinger entre chaque paire de stations ou de dates (Legendre et Gallagher, 2001) et en appliquant la méthode de Ward's. L'indicateur value method (Indval) a été utilisée pour caractériser les assemblages (Dufrene et Legendre, 1997).

2.5.4 Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles

Des Analyses en Composantes Principales (ACP) sur les jeux de données transformés (Hellinger) ont été réalisées et suivi par une analyse des trajectoires en utilisant l'outil *Community Trajectory Analysis* (CTA). Les analyses CTA sont fondées sur les propriétés géométriques des trajectoires écologiques au sein d'un espace multivarié pré-défini (Ω) (De Cáceres *et al.*, 2019). L'outil initial et son développement récent (Sturbois *et al.*, 2021) ont été utilisés pour étudier et représenter les changements temporels à l'échelle stationnelle en prenant en compte l'ensemble des dimensions de l'analyse multivariée.

Comparaison à long terme.

L'état écologique défini en 1987 est utilisé comme état initial dans l'analyse des trajectoires. Les changements ont été mesurés entre 1987 et 2019 (*net change*). Le *net change* mesure le changement à l'échelle de l'ensemble de la période d'étude. La dissimilarité entre les trajectoires a été calculée pour tester leur ressemblance (De Cáceres *et al.*, 2019) et souligner de potentiels patrons spatiaux à l'échelle de groupes de stations (ou clusters) de changements avec une CAH. 1) Pour les trajectoires taxonomiques, la méthode Indicator value (Dufrene et Legendre, 1997) a été appliquée à chaque groupe de trajectoire pour tester les différences entre 1987 and 2019. 2) Pour les trajectoires fonctionnelles, la contribution relative des catégories des chaque trait fonctionnel entre 1987 and 2019 ont été comparés pour chaque cluster de trajectoires fonctionnelles et testé à l'échelle de l'ensemble de la communauté (test apparié de Student par permutations p -value < 0.05).

Dynamique inter-annuelle.

Pour le jeu de donnée DCE (2005 à 2019), les *segments lengths* (i.e. S1=2005 to 2006, S2=2006 à 2007, ... S14=2018 à 2019), le *net change*, la *Directionality* et le *net change ratio* ont été calculé (voir De Cáceres *et al.* (2019) et Sturbois *et al.* (2021)). Les longueurs des segments (*segments lengths*) permettent de mesurer les changements (distance au sein de l'espace multivarié) au cours de chacune des périodes consécutives. Les trajectoires de retour à



l'état initial et les trajectoires d'éloignement dans le temps ont été déterminées en retranchant le *net change* à l'année $n-1$ au *net change* de l'année n au sein de chaque triplet de dates. (Sturbois *et al.*, 2021).





3

Résultats



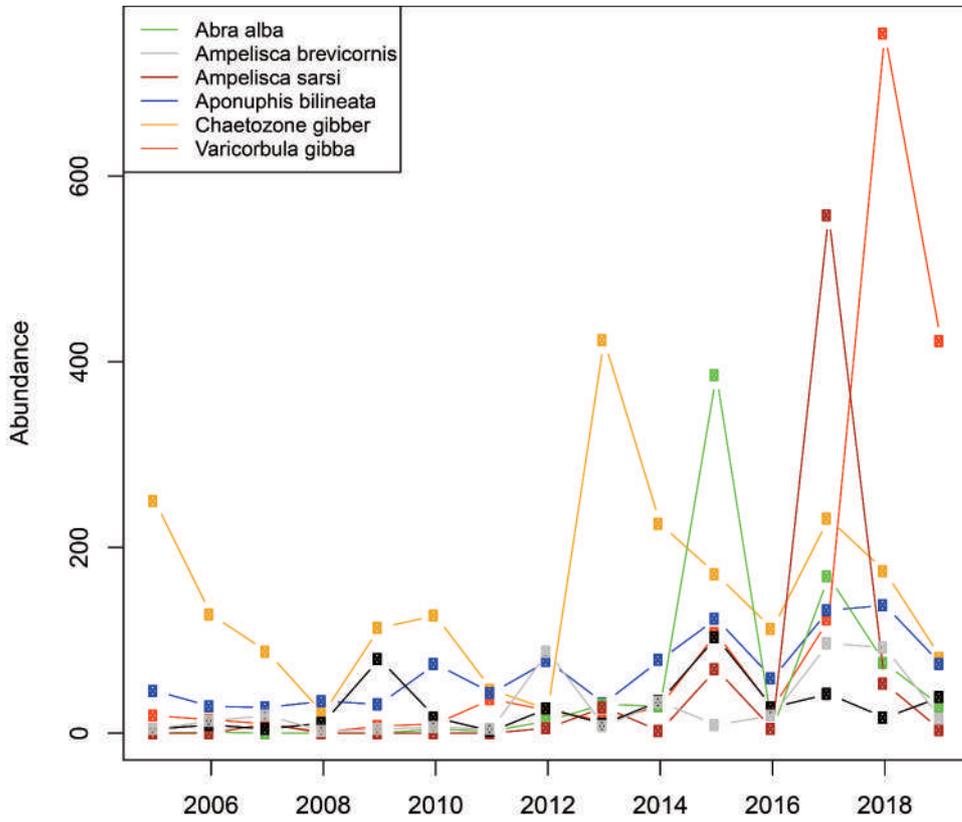


Fig. 2- Abondance (ind.m⁻²) des espèces dominantes échantillonnées à la station R.

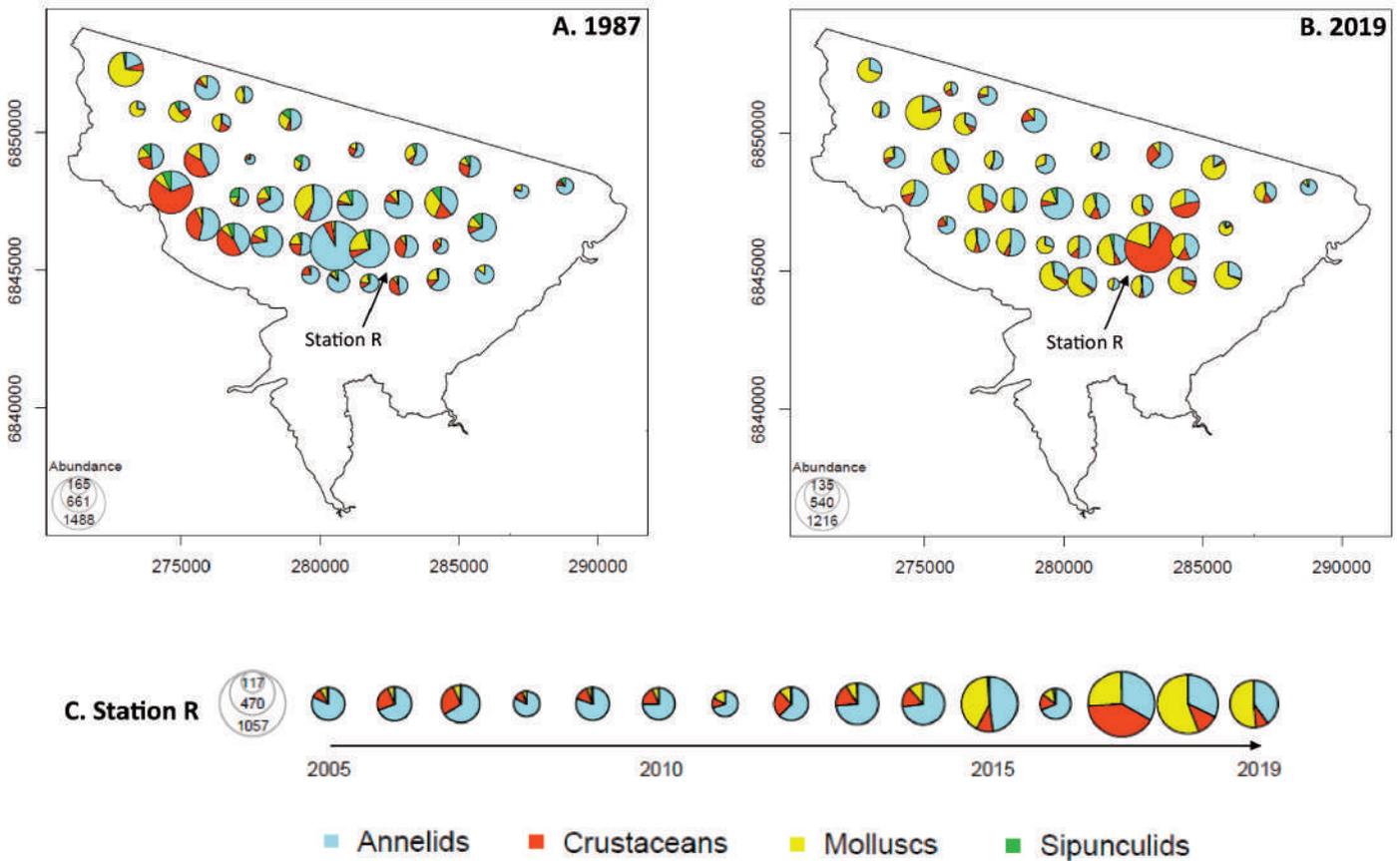


Fig. 3- Cartes de distribution des principaux groupes taxonomiques. Les couleurs représentent les groupes suivants : Annelides (bleu), Crustacés (rouge), Mollusques (jaune) et Sipunculides (vert). Les sections diagramme correspondent à l'abondance relative de chaque groupe taxonomique et la taille du diagramme à l'abondance totale. A. et B. représentent les relevés ResTroph de 1987 et 2019 et C. représente les relevés effectués de 2005 à 2019 à la station R.

3.1 Description générale du sédiment

Les sédiments sont dominés par les sables en 1987 (74,33 % \pm 12,85, moyenne \pm écart-type) et en 2019 (78,74 % \pm 12,35) (annexe C). Les sables fins (125-250 μ m) sont les plus représentés (42,34 % \pm 17,92 en 1987 ; 46,60 % \pm 17,99 en 2019). La teneur en vase a diminué dans 79 % des stations (-11,12 % \pm 6,89 ; min= -0,79 % ; max= -31,15 %). En revanche, 21 % des stations sont caractérisées par une augmentation de la teneur en vase (+11,53 % \pm 17,56), notamment aux stations 101 (+52,46 %), 81 (+16,16 %) et 100 (+13,61 %). Les graviers représentaient 8,43 % \pm 10,59 en 1987 et 10,23 % \pm 6,96 en 2019. La taille moyenne des particules (356,55 μ m \pm 258,94 contre 421,54 μ m \pm 192,55) a légèrement augmentée au cours de la période d'étude.

Les propriétés des sédiments à la station R présentent des variations inter-annuelle (Annexe D) : après une première période de forte variabilité inter-annuelle entre 2005 et 2014, la granulométrie des sédiments s'est stabilisée à partir de 2015.

3.2 Description générale de la macrofaune

208 taxons ont été collectés sur les tamis à maille de 2 mm (avec 72 taxons communs aux deux ensembles de données). Entre 1987 et 2019, 57 taxons n'ont pas été ré-observés et 79 taxons sont apparus. La macrofaune est dominée par les annélides, les mollusques et les crustacés (annexe E). En 1987, les annélides constituent le groupe taxonomique le plus nombreux (9344 ind., 55,73%) devant les mollusques (3168 ind., 18,89 %) et les crustacés (3080 ind., 18,37 %). Les mollusques constituent le groupe le plus abondant en 2019 (6600 ind., 42,26 %) devant les annélides (6080 ind., 38,93 %) et les crustacés (2448 ind., 15,68%). Les siponcles, les échinodermes, les plathelminthes et les németertes contribuent à moins de 5% de la richesse et de l'abondance totale des espèces. La richesse H', D, J et la richesse moyenne diminuent légèrement alors que la richesse totale a augmenté.

Un total de 202 taxons a été identifié sur les 15 ans de suivi à la station R. La richesse (63,47 \pm 11,27) et l'abondance (928,52 ind.m⁻² \pm 593,83) ont augmenté au cours de la période d'étude. Les annélides, les mollusques et les crustacés dominent la communauté (Annexe E). *Chaetozone gibber* (133,07 ind.m⁻² \pm 94,14), *Varicorbula gibba* (95,87 ind.m⁻² \pm 187,35), *Aponuphis bilineata* (60,07 ind.m⁻² \pm 34,39), *Abra alba* (44,67 ind.m⁻² \pm 92,79), *Ampelisca sarsi* (44,00 ind.m⁻² \pm 128,14), *Notomastus latericeus* (25,67 ind.m⁻² \pm 26,07), et *Ampelisca brevicornis* (24,93 ind.m⁻² \pm 30,93) sont les plus abondants au cours de la période étudiée. Certains d'entre eux ont présenté de fortes variations temporelles, notamment dans la deuxième partie de la série temporelle entre 2012 et 2019 (Figure 2). Des changements sont observés dans la contribution des principaux groupes taxonomiques à l'abondance totale à l'échelle stationnelle entre 1987 et 2019 (Figure 3, A et B) : la contribution des mollusques a augmenté dans la plupart des stations, notamment dans la partie sud de la zone d'étude. Ce changement, également visible dans la macrofaune de la station R s'est produit autour de 2015 (Figure 3, C). Avant 2015, l'abondance de chaque groupe taxonomique à la station R était similaire aux abondances mesurées en 1987 sur les stations situées le plus au sud de la baie de Saint-Brieuc (stations 62 à 72).



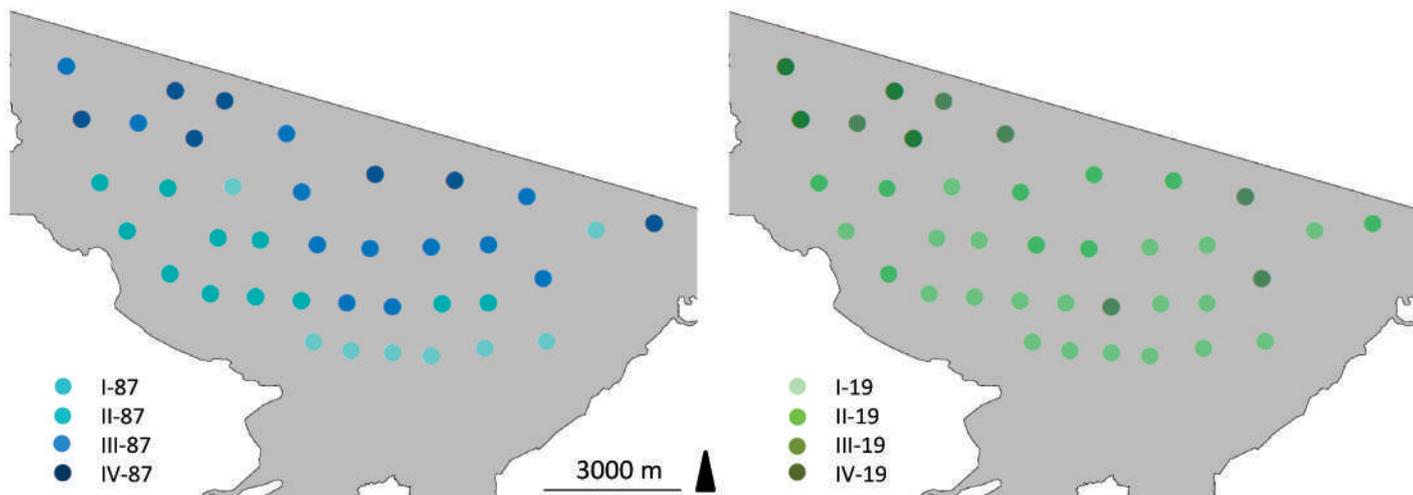


Fig. 4- Distribution spatiale des assemblages benthiques identifiés par l'analyse en grappes hiérarchiques de l'ensemble des données ResTroph (38 stations) en 1987 et 2019.

Assemblages	Espèces indicatrices	indval	p	Espèces les plus abondantes	Moyenne.m ² ± se	N	S	Abondance	H	D	J
I-87	<i>Chaetozone gibber</i>	0.555	0.0006	<i>Chaetozone gibber</i>	42.00 ±12.98	8	12.25 ± 1.05	219 ± 28.20	2.18 ± 0.07	0.85 ± 0.01	0.88 ± 0.02
	<i>Sigalion mathildae</i>	0.547	0.0007	<i>Aponuphis bilineata</i>	35.00 ±11.60						
	<i>Magelona filiformis</i>	0.500	0.0016	<i>Ampelisca brevicornis</i>	21.00 ±6.22						
	<i>Spiophanes bombyx</i>	0.487	0.0032	<i>Spiophanes bombyx</i>	18.00 ±6.18						
	<i>Aponuphis bilineata</i>	0.442	0.0067	<i>Sigalion mathildae</i>	11.00 ±3.00						
II-87	<i>Ampelisca brevicornis</i>	0.536	0.0004	<i>Ampelisca brevicornis</i>	145.45 ±59.49	11	21.09 ± 1.79	535.27 ± 88.98	2.53 ± 0.01	0.87 ± 0.02	0.84 ± 0.03
	<i>Varicorbula gibba</i>	0.470	0.0013	<i>Euclymene oerstedii</i>	37.09 ±14.56						
	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	0.431	0.0073	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	37.09 ±11.63						
	<i>Euclymene oerstedii</i>	0.415	0.0143	<i>Notomastus latericeus</i>	36.36 ±7.50						
	<i>Nephtys hombergii</i>	0.368	0.0362	<i>Aponuphis bilineata</i>	31.27 ±6.95						
III-87	<i>Ampharete spp.</i>	0.554	0.0005	<i>Ampharete spp.</i>	150.67 ±98.61	12	24.92 ± 1.96	629.33 ± 115.25	2.60 ± 0.16	0.85 ± 0.04	0.82 ± 0.04
	<i>Golfingia (Golfingia) elongata</i>	0.532	0.0004	<i>Crepidula fornicata</i>	71.33 ±34.54						
	<i>Crepidula fornicata</i>	0.443	0.0055	<i>Notomastus latericeus</i>	37.33 ±9.96						
	<i>Polycirrus medusa</i>	0.438	0.0051	<i>Polycirrus medusa</i>	32.00 ±9.08						
	<i>Sthenelais boa</i>	0.419	0.0085	<i>Golfingia (Golfingia) elongata</i>	21.33 ±4.33						
IV-87	<i>Nototropis vedlomensis</i>	0.384	0.0031	<i>Notomastus latericeus</i>	21.71 ±7.75	7	15.43 ± 2.08	225.14 ± 29.90	2.43 ± 0.17	0.87 ± 0.03	0.90 ± 0.03
	<i>Notomastus latericeus</i>	0.357	0.0273	<i>Nucula hanleyi</i>	14.86 ±13.57						
	<i>Hilbigneris gracilis</i>	0.351	0.0387	<i>Hilbigneris gracilis</i>	12.57 ±5.20						
	<i>Glycera capitata</i>	0.286	0.0296	<i>Polycirrus medusa</i>	9.14 ±9.14						
	<i>Protomystides bidentata</i>	0.286	0.0293	<i>Fabulina fabula</i>	9.14 ±4.43						
I-19	<i>Varicorbula gibba</i>	0.612	0.0001	<i>Varicorbula gibba</i>	160.84 ±19.63	19	16.53 ± 1.04	466.11 ± 74.66	2.08 ± 0.09	0.77 ± 0.02	0.76 ± 0.03
	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0.368	0.0310	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	64.42 ±63.54						
				<i>Glycinde nordmanni</i>	20.63 ±4.07						
				<i>Streblosoma bairdi</i>	17.26 ±4.63						
II-19				<i>Aponuphis bilineata</i>	16.42 ±6.69	9	18.78 ± 2.14	352.00 ± 56.04	2.60 ± 0.10	0.90 ± 0.01	0.90 ± 0.01
	<i>Nephtys hombergii</i>	0.483	0.0004	<i>Notomastus latericeus</i>	29.33 ±7.06						
				<i>Varicorbula gibba</i>	27.56 ±10.16						
				<i>Nephtys hombergii</i>	25.78 ±5.62						
				<i>Anomia ephippium</i>	18.67 ±10.67						
III-19				<i>Pista cristata</i>	17.78 ±6.77	6	18.83 ± 2.68	430.67 ± 103.08	2.29 ± 0.21	0.80 ± 0.05	0.80 ± 0.06
	<i>Crepidula fornicata</i>	0.728	0.0004	<i>Crepidula fornicata</i>	160.00 ±66.58						
	<i>Pecten maximus</i>	0.446	0.0239	<i>Notomastus latericeus</i>	21.33 ±7.35						
	<i>Syllis garciai</i>	0.333	0.0313	<i>Aponuphis bilineata</i>	16.00 ±10.93						
	<i>Amphipholis squamata</i>	0.333	0.0304	<i>Nephtys hombergii</i>	10.67 ±5.72						
IV-19	<i>Aequipecten opercularis</i>	0.333	0.0290	<i>Anomia ephippium</i>	10.67 ±9.16	4	10.50 ± 1.32	252.00 ± 62.18	1.97 ± 0.08	0.81 ± 0.01	0.85 ± 0.03
	<i>Nucula hanleyi</i>	0.611	0.0024	<i>Timoclea ovata</i>	34.00 ±28.73						
	<i>Timoclea ovata</i>	0.596	0.0031	<i>Nucula hanleyi</i>	30.00 ±11.94						
	<i>Glycera alba</i>	0.481	0.0069	<i>Crepidula fornicata</i>	30.00 ±30.00						
			<i>Notomastus latericeus</i>	26.00 ±17.09							
			<i>Polititapes rhomboides</i>	18.00 ±18.00							

Tableau I: Caractéristiques des assemblages identifiés par la classification ascendante hiérarchique en 1987 et 2019 : nombre de stations (N), richesse spécifique (S), densité moyenne par m² (Abondance), indice de Shannon-Weaver (H), indice de Simpson (D) et eveness de Pielou (J) (± erreur standard). Les assemblages sont caractérisés par les deux premières espèces indicatrices et les plus abondantes.

3.3 Assemblages benthiques

3.3.1 Assemblages benthiques en 1987 et 2019

Dans les deux campagnes, les CAH ont regroupé les stations en quatre principaux clusters (i.e. assemblages benthiques) (Figure 4). En 1987, selon les *Indicator values* (valeur $p < 0,05$), l'assemblage sud I-87 est caractérisé par *C. gibber* et *Sigalion mathildae*, espèces présentes dans les sables fins moins profonds (Tableau I). *C. gibber* et *A. bilineata* sont les espèces les plus abondantes. L'assemblage II-87, principalement situé dans les sables vaseux de l'ouest, est caractérisé par *A. brevicornis* et *V. gibba* et dominé par *A. brevicornis* et *Euclymene oerstedii*. L'assemblage III-87, principalement situé dans la partie centrale de la zone d'étude, est localisé dans des sédiments vaseux hétérogènes. Il est caractérisé par *Ampharete* spp. et dominé par *Ampharete* spp. et *Crepidula fornicata*. L'assemblage IV-87 est situé dans le nord de la zone d'étude, caractérisé par *Nototropis vedlomensis* et *N. latericeus*, et dominé par *N. latericeus* et *Nucula hanleyi*.

En 2019, le cluster situé le plus au sud devient l'assemblage le plus répandu (I-19, 19 stations), présent dans les sables fins à boueux situés entre la partie sud et la partie centrale de la zone d'étude. Il est caractérisé par *V. gibba* et *Phyllodoce groenlandica* et dominé par *V. gibba* et *A. tenuicornis*. L'assemblage II-19, présent dans neuf stations situées principalement dans la partie centre-nord, est caractérisé par *Nephtys hombergii* et dominé par *N. latericeus* et *V. gibba*. L'assemblage III-19 (6 stations) a été identifié dans des sédiments vaseux hétérogènes dans les parties nord et centrale, et est caractérisé par *C. fornicata* et *P. maximus* et dominé par *C. fornicata* et *N. latericeus*. L'assemblage IV-19 était caractérisé et dominé par *Timoclea ovata* et *N. hanleyi* et limité à quatre stations du nord-ouest.

La diversité spécifique est variable selon les assemblages (tableau I). En 2019, les valeurs H' les plus faibles ont été observées dans les assemblages I-19 et IV-19. Les changements temporels dans la distribution des assemblages étaient concentrés dans la partie sud de la baie (figure 4). La diversité globale (H' , D , J) a diminué dans les parties moins profondes, en conséquence de l'augmentation de *V. gibba*, et les fonds moins profonds se sont progressivement homogénéisés comme le montre la distribution de l'assemblage I-19 (50% des stations).



Assemblages	Espèces indicatrices	indval	p	Espèces les plus abondantes	Moyenne.m ² ± se	N	S	Abondance	H	D	J
R-I	<i>Caulerietta alata</i>	0.643	0.0003	<i>Chaetozone gibber</i>	170.95 ± 52.62	7	62.57	647.30	3.10	0.89	0.75
	<i>Edwardsia claparedii</i>	0.576	0.0259	<i>Aponuphis bilineata</i>	52.54 ± 7.52						
	<i>Magelona filiformis</i>	0.563	0.0009	<i>Notomastus latericeus</i>	26.51 ± 10.09						
	<i>Scoloplos armiger</i>	0.530	0.0023	<i>Ampelisca brevicornis</i>	23.02 ± 11.53						
	<i>Apseudopsis latreillii</i>	0.471	0.0263	<i>Varicorbula gibba</i>	22.38 ± 3.70						
R-II	<i>Cirratulidae spp.</i>	0.758	0.0039	<i>Chaetozone gibber</i>	90.83 ± 25.03	4	53.00	576.67	3.03	0.92	0.77
	<i>Tritia varicosa</i>	0.750	0.0194	<i>Cirratulidae spp.</i>	74.72 ± 24.46						
	<i>Ampelisca spinimana</i>	0.725	0.0001	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	50.00 ± 16.22						
	<i>Nephtys hombergii</i>	0.645	0.0269	<i>Aponuphis bilineata</i>	41.39 ± 11.12						
	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	0.590	0.0002	<i>Chaetozone zetlandica</i>	29.72 ± 7.39						
R-III	<i>Calyptraea chinensis</i>	1	0.0022	<i>Varicorbula gibba</i>	351.39 ± 152.33	4	75.50	1772.50	2.92	0.87	0.67
	<i>Spisula elliptica</i>	0.925	0.0010	<i>Ampelisca sarsi</i>	170.83 ± 129.74						
	<i>Ampelisca spinipes</i>	0.860	0.0035	<i>Abra alba</i>	164.72 ± 31.00						
	<i>Thyasira flexuosa</i>	0.790	0.0016	<i>Chaetozone gibber</i>	164.44 ± 14.47						
	<i>Amphictene auricoma</i>	0.750	0.0150	<i>Aponuphis bilineata</i>	116.94 ± 19.90						

Tableau II: Caractéristiques des groupes d'études identifiés par l'analyse hiérarchique des groupes effectuée sur l'ensemble des données de la DCE (2005 à 2015) : nombre de stations (N), richesse spécifique (S), densité moyenne par m² (Abondance), indice de Shannon-Weaver (H), indice de Simpson (D) et régularité de Pielou (J) (± erreur standard). Les assemblages sont caractérisés par les deux premières espèces indicatrices et les plus abondantes.

Espèces	1987		2019		Tendance	p_value	
	N	Moyenne±sd	N	Moyenne±sd		t perm.	paired test
<i>Acanthocardia echinata</i>	14	0.37 ± 1.02	2	0.05 ± 0.32	.	0.162	ns
<i>Anomia ephippium</i>	24	0.63 ± 1.68	194	5.11 ± 7.71	+	0.002	***
<i>Arcopagia crassa</i>	8	0.21 ± 1.30	10	0.26 ± 1.62	.	0.954	ns
<i>Bosemprella incarnata</i>	16	0.42 ± 1.24	142	3.74 ± 6.10	+	0.002	***
<i>Varicorbula gibba</i>	380	10.00 ± 13.91	3564	93.79 ± 101.08	+	0.002	***
<i>Fabulina fabula</i>	38	1.00 ± 3.15	2	0.05 ± 0.32	-	0.046	*
<i>Glycymeris glycymeris</i>	4	0.11 ± 0.45	54	1.42 ± 5.95	.	0.362	ns
<i>Laevicardium crassum</i>	6	0.16 ± 0.55	46	1.21 ± 1.71	+	0.004	**
<i>Moerella donacina</i>	4	0.11 ± 0.45	112	2.95 ± 4.18	+	0.002	***
<i>Nucula hanleyi</i>	4	0.11 ± 0.45	166	4.37 ± 9.36	+	0.002	***
<i>Nucula nitidosa</i>	2	0.05 ± 0.32	166	4.37 ± 6.47	+	0.002	***
<i>Pandora albida</i>	10	0.26 ± 0.83	18	0.47 ± 1.18	.	0.456	ns
<i>Parvicardium scabrum</i>	0	0.00 ± 0.00	22	0.58 ± 1.39	+	0.010	*
<i>Pecten maximus</i>	0	0.00 ± 0.00	56	1.47 ± 2.17	+	0.002	***
<i>Polititapes rhomboides</i>	226	5.95 ± 9.01	48	1.26 ± 4.89	-	0.002	***
<i>Spisula elliptica</i>	6	0.16 ± 0.55	6	0.16 ± 0.72	.	1.000	ns
<i>Timoclea ovata</i>	10	0.26 ± 0.83	176	4.63 ± 17.47	+	0.006	**

Tableau III: Principales espèces de bivalves identifiées dans les quatre répliqués tamisés sur la maille circulaire de 5mm dans les 38 stations Restroph en 1987 et 2019 (N : abondance totale, sd : écart-type). La signification des tendances a été testée avec un test apparié Student par permutations (ns : pas de tendance ; - : diminution ; + : augmentation). Les cartes de distribution sont détaillées à l'annexe F.

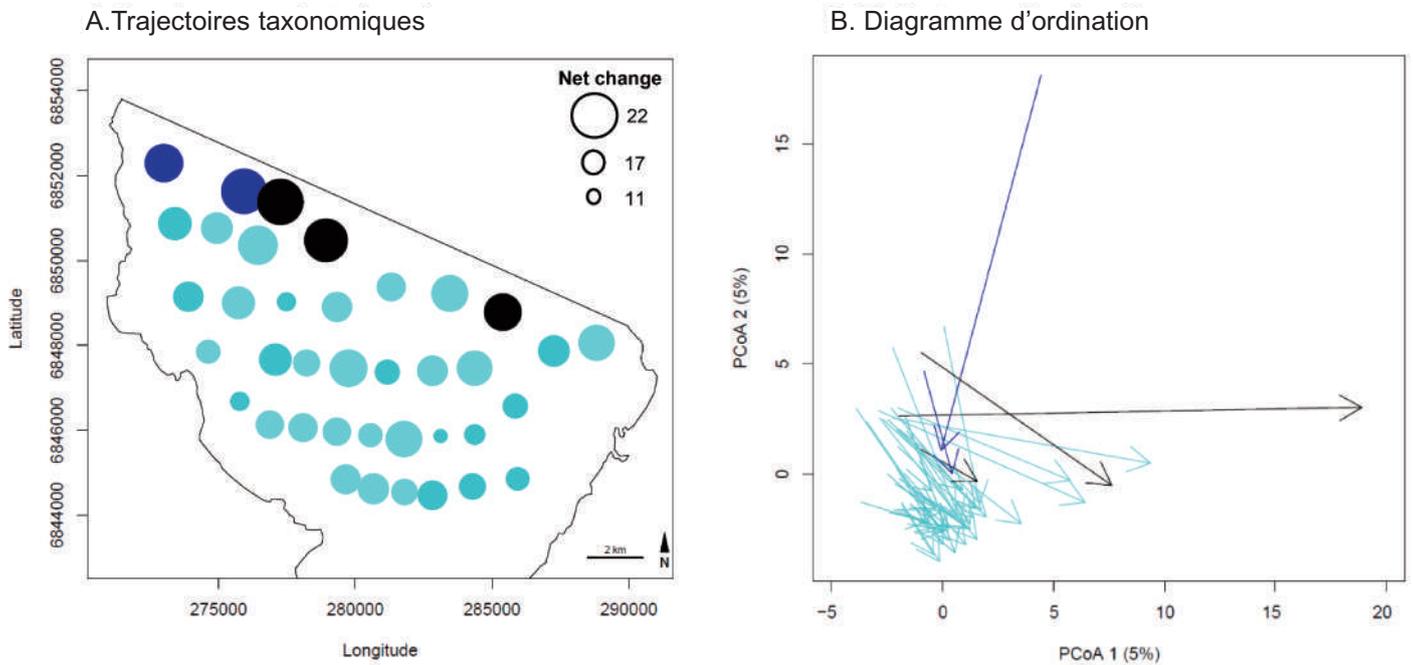
3.3.2 Regroupement temporel de 2005 à 2019

La CAH effectuée sur l'ensemble de données de la station R a permis de séparer trois principaux clusters (Tableau II). Le cluster I, composé de sept années, est caractérisé par *Caulleriella alata* et *Edwardsia clapedii*. Le cluster II (4 années) est caractérisé par *Cirratulidae* spp. et *Tritia varicosa*. Le cluster III, composé de quatre des campagnes les plus récentes (2015, 2017, 2018, 2019), est caractérisé par *Calyptraea chinensis* et *Spisula elliptica*. *C. gibber*, *A. bilineata* et *Ampelisca* spp. sont restées dans les cinq espèces les plus importantes en terme d'abondance pendant toute la période d'étude, et *V. gibba* et *A. alba* sont devenues dominantes lors des dernières campagnes. Les indices de diversité taxonomique sont assez stables entre les clusters, à l'exception de la richesse et de l'abondance, qui augmentent à la fin de la série temporelle (cluster III, Tableau II).

3.4 Changements au sein des populations de bivalves

L'abondance (tableau III) et la distribution (annexe F) des principales espèces de bivalves a évolué entre 1987 et 2019. Des augmentations significatives de l'abondance ont été détectées pour *Varicorbula gibba*, *Anomia ephippium*, *Bosemprella incarnata*, *Moerella donacina*, *Nucula banleyi*, *Nucula nitidosa*, *Timoclea ovata* et *Pecten maximus*. Inversement, *Polititapes rhomboïdes* et, dans une moindre mesure, *Fabulina fabula* ont diminué de manière significative.





C. Caractéristiques des états initial et final des groupes de trajectoires

		1987		2019	
Trajectory clusters	A	20 st NC= 20,35 ±0.66	Ind. sp <i>ns</i>	<i>ns</i>	
			Most num	<i>Ampharete spp.</i> 84.40 ±60.67	→ <i>Varicorbula gibba</i> 85.2 ±18.36
				<i>Ampelisca brevicornis</i> 66.00 ±35.28	→ <i>Crepidula fornicata</i> 43.6 ±23.86
					→ <i>Varicorbula gibba</i> 0.546 / 0.0214
	B	13 st NC= 16,59 ±1.09	Ind. sp <i>Aponuphis bilineata</i> 0.622 / 0.0117	<i>ns</i>	
			Most num	<i>Ampelisca brevicornis</i> 38.77 ±17.88	→ <i>Varicorbula gibba</i> 127.38 ±31.55
				<i>Aponuphis bilineata</i> 34.46 ±8.89	→ <i>Ampelisca tenuicornis</i> 94.15 ±92.83
	C	3 st NC= 27,82 ±1.67	Ind. sp <i>Nemertea spp.</i> 0.822 / 0.0037	<i>ns</i>	
				<i>Anapagurus hyndmanni</i> 0.528 / 0.0438	→ <i>Pecten maximus</i> 0.724 / 0.0140
			Most num	<i>Ampharete spp.</i> 21.33 ±17.49	→ <i>Syllis garciai</i> 0.667 / 0.0052
				<i>Anapagurus hyndmanni</i> 21.33 ±17.49	→ <i>Crepidula fornicata</i> 88.00 ±68.04
					→ <i>Notomastus latericus</i> 21.33 ±9.61
	D	2 st NC= 27.39 ±2.26	Ind. sp <i>Protodorvillea kefersteini</i> 1.000 / 0.0019	<i>ns</i>	
				<i>Nucula hanleyi</i> 0.517 / 0.0192	→ <i>Timoclea ovata</i> 0.963 / 0.0041
			Most num	<i>Crepidula fornicata</i> 168.00 ±168.00	→ <i>Glycymeris glycymeris</i> 0.500 / 0.0486
				<i>Notomastus latericus</i> 44.00 ±20.00	→ <i>Timoclea ovata</i> 64.00 ±56.00
					→ <i>Notomastus latericeus</i> 52.00 ±20.00

Fig. 5- Trajectoires taxonomiques.

A. : Carte des trajectoires. La taille des cercles correspond au *net change* entre 1987 et 2019 et les couleurs aux clusters de trajectoires déterminés par l'analyse hiérarchique des clusters sur l'analyse des similarités de trajectoires. Toutes les dimensions de l'espace multivarié ont été prises en compte dans le calcul du *net change* et pour l'analyse des similarités de trajectoires.

B. : Diagrammes d'ordination des trajectoires. Seules deux dimensions sont représentées.

C. : Caractéristiques des états écologiques taxonomiques initiaux et finaux des groupes de trajectoires. Les trajectoires taxonomiques sont colorées en fonction des groupes de trajectoires (gradient bleu), et décrites à l'aide de métriques basées sur la distance moyenne ± se (NC : *net change*, TP : *trajectory path* de la trajectoire), les deux premières espèces indicatrices (Ind.sp.) et les espèces les plus abondantes (Most num).

3.5 Trajectoires écologiques

3.5.1 Trajectoires taxonomiques

Comparaison à long terme.

Toutes les stations d'échantillonnage ont été caractérisées par des changements taxonomiques (figure 5, A). Le *net change* moyen (\pm sd) calculé sur les 38 stations est variable spatialement ($15,5 \pm 2,23$), et varie de 11,4 (station 74) à 21,5 (station 104). La CAH réalisée sur la matrice de similarité des trajectoires (analyse CTA) a permis de séparer quatre clusters en fonction de la forme des trajectoires taxonomiques (Figure 5, A et C). Le cluster A est composé de 20 stations décrivant l'évolution d'un assemblage dominé par *Ampharete* spp. et *A. brevicornis* en 1987 à un assemblage dominé par *V. gibba* et *C. fornicata* en 2019. Le cluster B regroupe 13 stations caractérisées par *A. bilineata* en 1987 et *V. gibba* en 2019. Les espèces dominantes, *A. brevicornis* et *A. bilineata* en 1987, sont remplacées par *V. gibba* et *A. tenuicornis* en 2019. Les *net change* moyens (\pm se) sont légèrement plus faibles dans le cluster B ($16,59 \pm 1,09$) que dans le cluster A ($20,35 \pm 0,66$). Les deux autres clusters caractérisent un nombre limité de trajectoires spécifiques présentant des trajectoires plus longues dans la partie nord de la zone d'étude (stations 105 et 106, et 107, 104 et 94).

La plupart des stations observent des changements similaires dans l'espace multivarié, comme l'indiquent les directions similaires des trajectoires. La direction (c'est-à-dire la composition initiale et finale spécifique) et la longueur de la trajectoire sont principalement responsables de la séparation des clusters. La convergence de la plupart des trajectoires, notamment des clusters A et B, qui regroupent 87 % des trajectoires, illustre une homogénéisation dans le temps par rapport à l'état écologique décrit en 1987.

Dynamique inter-annuelle.

Une première période allant de 2005 à 2014 a été caractérisée par des *net change* plus faibles que ceux mesurés à la fin de la série chronologique, ce qui indique une plus grande stabilité au cours de cette première période, comme le souligne l'alternance de retour vers l'état initial et d'éloignement. Cette période est suivie d'une période récente de plus grande variabilité dans la composition, et caractérisée par des valeurs de *net change* plus élevées (Figure 6, A). Même si *C. gibber* et *A. bilineata* sont restées parmi les cinq espèces les plus dominantes, la trajectoire a souligné 1) le changement de dominance de différentes espèces d'*Ampelisca* spp. et 2) la dominance de *V. gibba* et *A. alba* dans les études récentes (Tableau II). L'alternance des dynamiques d'éloignement et de retour à l'état initial entraîne une faible *directionality* (0,359) et un faible *net change ratio* (10,11 %).

3.4.2 Trajectories fonctionnelles

Comparaison à long terme.

Le *net change* est variable spatialement ($7,94 \pm 2,53$), variant de 3,97 (station 87) à 15,24 (station 88). La CAH effectuée sur la matrice de similarité des trajectoires (analyse CTA) a permis de séparer trois principaux groupes de trajectoires fonctionnelles (Figure 7, A, B et C). Le cluster E regroupe 27 stations ($7,34 \pm 0,36$) dont les valeurs de *net change* les plus élevées sont principalement situées dans la partie sud de la zone d'étude, et caractérisées par une diminution de la contribution relative des catégories suivantes : 1) taille moyenne, flexible, fragile ; et 2) espèces tubicoles, fouisseuses et tolérantes. La contribu-



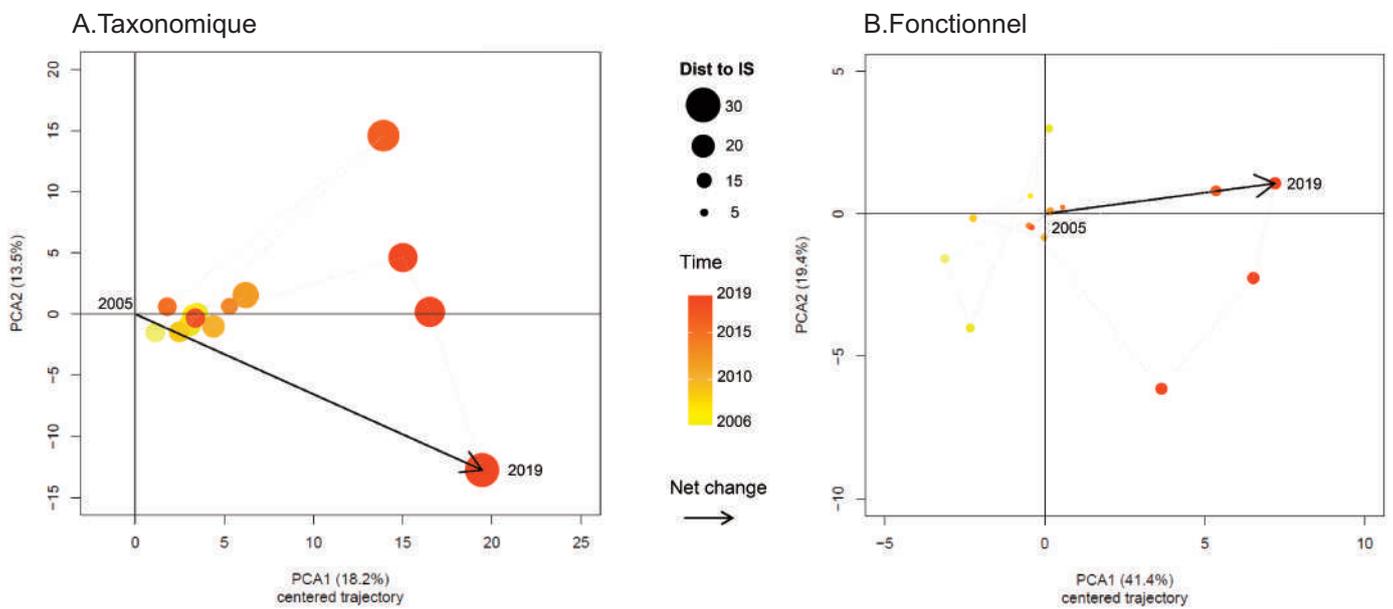
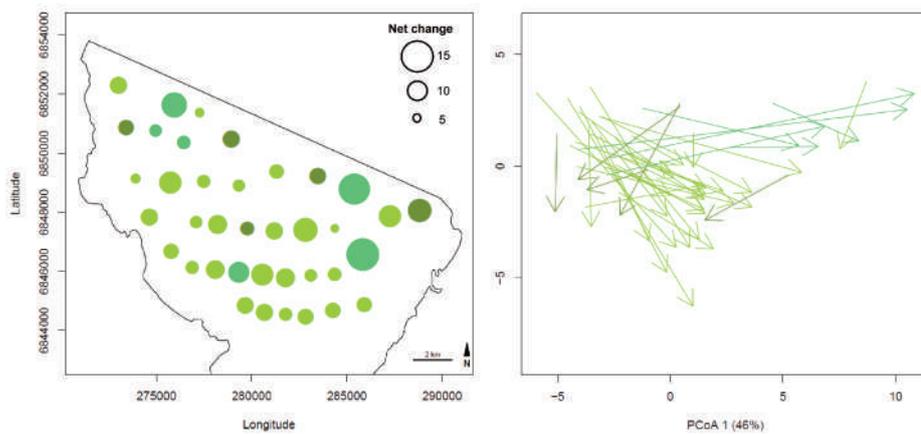


Fig. 6- Trajectoire de la station R entre 2005 et 2019. L'origine du diagramme d'ordination représente l'état initial caractérisé en 2005 après centrage de la trajectoire. Seules deux dimensions sont représentées. Les points correspondent aux états écologiques intermédiaires (taille= distance de chaque état à l'état initial (IS) en considérant toutes les composantes de la PCA) et sont colorés en fonction du temps (jaune (2005) à rouge (2019)). Les lignes représentent les segments de trajectoires entre les états transitoires. Les flèches noires représentent le *net change* entre 2005 et 2019.



A. Trajectoires fonctionnelles **B. Diagramme d'ordination**

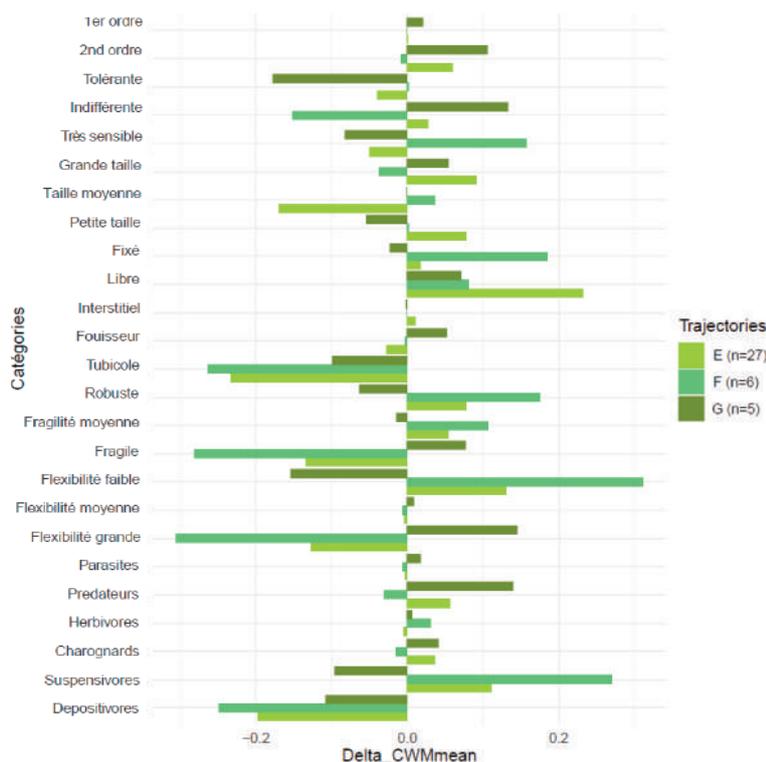


Fig. 7- Trajectoires fonctionnelles.
A. : Carte des trajectoires locales. La taille des cercles correspond au changement *net change* entre 1987 et 2019 et les couleurs aux clusters de trajectoires déterminés par l'CAH sur l'analyse de similarité des trajectoires (CTA). Toutes les dimensions de l'espace multivarié ont été prises en compte dans le calcul du *net change* et de l'analyse des similarités de trajectoires.
B. : Diagrammes d'ordination des trajectoires. Seules deux dimensions sont représentées. Les trajectoires fonctionnelles sont colorées en fonction des clusters de trajectoires (gradient vert). Les caractéristiques des états écologiques fonctionnels initiaux et finaux des groupes de trajectoires sont détaillées dans le tableau IV.
C. : Diagrammes en barre des changements dans la contribution des traits à la communauté (CWM) pour chaque catégorie de traits (moyenne 2019 - moyenne 1987). Les barres sont colorées en fonction des groupes de trajectoires fonctionnelles.
C. : Localisation des groupes de trajectoires dans la zone d'étude.

C. Différences des moyennes CWM pour chaque catégorie de traits et groupes de trajectoires

tion des suspensivores, des prédateurs et des charognards a augmenté, ainsi que celle des espèces rigides, robustes, grandes et petites. Les espèces libres sont devenues dominantes et la contribution des espèces opportunistes de second ordre a augmenté. Le cluster F regroupe six trajectoires caractérisées par des *net change* plus élevés ($10,59 \pm 1,64$). Les principaux changements fonctionnels consistent en une diminution des dépositives, des tubicoles et des espèces flexibles et fragiles. Ce groupe de trajectoires est spécifiquement caractérisé par une augmentation importante des espèces très sensibles à l'enrichissement en matière organique, et des espèces fixées représentées principalement par *A. ephippium*. Le groupe G regroupe cinq trajectoires ($7,96 \pm 0,79$). Outre un patron similaire concernant les espèces dépositives et tubicoles, ces trajectoires sont spécifiquement caractérisées par une augmentation de la contribution des espèces prédatrices, flexibles, fragiles et fousseuses et une diminution des espèces rigides, suspensivores et tolérantes.

A l'échelle de l'ensemble de la zone incluant toutes les stations, une évolution similaire a été observé (Figure 8). Par rapport à 1987, la communauté était dominée par les suspensivores et les espèces vivant librement dans le sédiment en 2019. Même si des changements fonctionnels importants dans les traits morphologiques ont été observés au fil du temps, la faune est restée dominée par des espèces de taille moyenne, flexibles et fragiles. Selon le trait de tolérance à l'enrichissement en matière organique, la faune est restée dominée par des espèces très sensibles et indifférentes.

Dynamique inter-annuelle.

Le *net change* fonctionnel a augmenté avec le temps (figure 6, B). Différentes catégories de traits ont influencé la stabilité fonctionnelle : l'axe I (41,4 %) opposait les organismes filtreurs, vivant librement, rigides et robustes aux organismes dépositaires, vivant dans des tubes et très flexibles (annexe H). L'alternance des dynamiques de retour à l'état initial et d'éloignement entraîne une faible *directionality* (0,387) et un faible *net change ratio* (10,04 %).



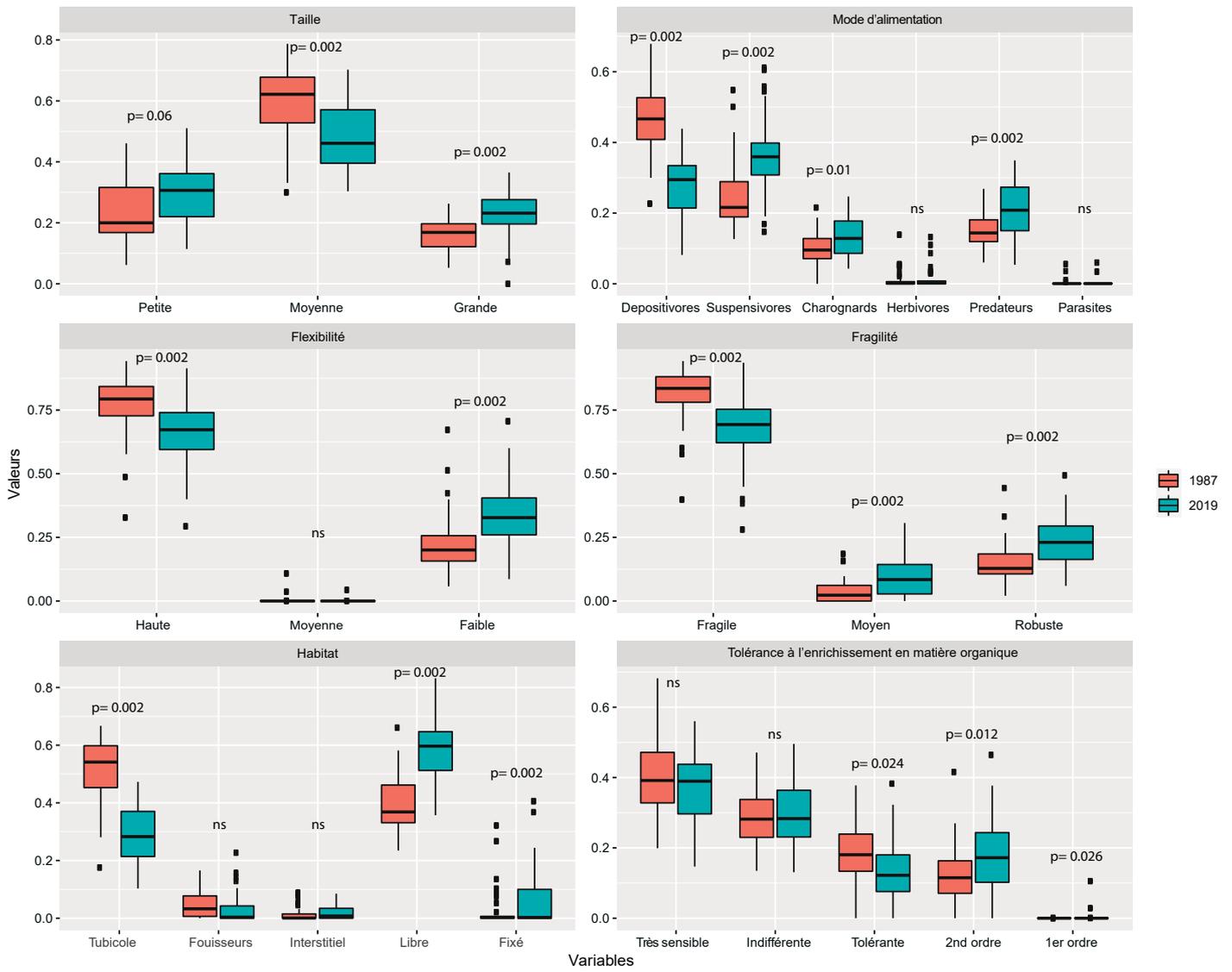


Fig.8- Boxplots des contributions des traits (CWM) pour chaque catégorie de traits et par année (1987 : rouge ; 2019 : bleu). Chaque boxplot indique la médiane (ligne dans la boîte), les premiers et troisième quartiles (charnières) et les données extrêmes (points noirs). La signification des tests appariés de Student par permutation est indiquée pour chaque niveau de trait.



4

Discussion





4.1 Des changements probablement récents

Les résultats soulignent la pertinence de la méthode CTA pour évaluer les changements à long terme de la structure spatiale des assemblages benthiques sur la zone d'étude, en se basant sur la comparaison des données historiques et actualisées dans des espaces multivariés.

Parmi les quatre groupes taxonomiques identifiés en 2019, deux d'entre eux, représentant 74% des stations, traduisent **une dégradation potentielle des habitats caractérisée par 1) l'augmentation numérique de l'espèce opportuniste *V. gibba*, et 2) la plus faible diversité des espèces dans l'un des deux assemblages**. Ceci a été confirmé par l'analyse de la similarité des trajectoires, qui a révélé que 87% des stations (groupes A et B) étaient notamment caractérisées par une augmentation de la densité de *V. gibba* entre 1987 et 2019. A l'échelle de la zone d'étude, les diminutions de la β -diversité sont toutefois restées très modérées (Annexe E).

La dynamique interannuelle à la station R suggère des changements très récents (Figure 3). La plus faible variabilité observée à la station R de 2005 à 2014 caractérise potentiellement une dynamique naturelle, tandis que les changements récents depuis 2015 semblent mettre en évidence un régime fort de perturbation. Le changement récent de la structure taxonomique multivariée est dû aux variations de l'abondance de quelques espèces dominantes, parmi lesquelles *V. gibba*, *A. alba*, *C. chinensis* et *S. elliptica*. Il est intéressant de noter que, bien que les communautés benthiques aient été très variables au cours des cinq dernières années, les propriétés des sédiments et la teneur en matière organique ne présentaient pas une telle variabilité, ce qui suggère que le récent changement de structure des communautés benthiques n'est peut-être pas strictement lié aux caractéristiques de l'habitat.

4.2 Changements fonctionnels

Les processus écologiques qui façonnent les flux d'énergie dans les écosystèmes sont induits par un système de rétroaction complexe reflétant l'adaptation des espèces à leur environnement, tandis que l'environnement est, à son tour, constamment modifié par les activités biologiques (Levins et Lewontin, 1985 ; Díaz et Cabido, 2001 ; Pacheco *et al.*, 2011).

Les approches basées sur les traits ont été largement utilisées pour caractériser les changements fonctionnels, en réponse à différents contextes de perturbation naturelle ou anthropique (Thrush et Dayton, 2002 ; van Denderen *et al.*, 2015 ; Bolam *et al.*, 2017). L'utilisation de traits biologiques permet d'obtenir une bonne vision des changements fonctionnels dans l'espace et dans le temps (Pacheco *et al.*, 2011). Dans cet étude, les traits ont été choisis pour évaluer les impacts potentiels 1) des activités de pêche (taille, flexibilité, fragilité, habitats, habitudes alimentaires) et 2) de l'enrichissement en matière organique (tolérance, habitudes alimentaires).

Les activités de pêche par chalutage et dragage sont responsables de nombreux impacts sur les fonds marins, tels que la modification des communautés benthiques et des habitats sédimentaires (Newell *et al.*, 1998 ; Ellis *et al.*, 2000 ; Thrush et Dayton, 2002 ; Eigaard *et al.*, 2017). Watling et Norse (1998) ont comparé les conséquences de la perturbation induite sur les fonds marins par les engins de pêche mobiles, à la coupe à blanc



des forêts. Il a été démontré que le dragage des coquilles Saint-Jacques en mer d'Irlande modifie de manière significative les communautés benthiques et les populations de *P. maximus* dans des conditions de pression de pêche expérimentale et commerciale. (Bradshaw *et al.*, 2001). Les activités de dragage ont tendance à modifier la structure des monticules, des tubes et des terriers créés par les organismes vivant à la surface des sédiments, et à limiter l'hétérogénéité de la structure des habitats à petite échelle (Thrush et Dayton, 2002). Comme démontré par Gray *et al.* (2006), l'homogénéisation d'habitats hétérogènes et la réduction des structures tridimensionnelles au-dessus et au-dessous de l'interface sédiment-eau constituent l'un des effets les plus dommageables des activités de pêche.

Dans cette étude, les changements fonctionnels au sein des assemblages ont conduit à une dominance relative d'espèces robustes, rigides et vivant librement, ce qui suggère des processus de mortalité sélective d'espèces fragiles, flexibles et sédentaires dus à la pression de la pêche et aux perturbations humaines (Constantino *et al.*, 2009 ; Duplisea *et al.*, 2002 ; Jennings *et al.*, 2001 ; Kaiser *et al.*, 2006 ; Pedersen *et al.*, 2009). Bien que concentrant la plus forte pression de dragage de coquilles Saint-Jacques en Bretagne (Annexe A-1), aucune évaluation spatio-temporelle précise de la pression de pêche n'est disponible pour la baie de Saint-Brieuc. Van Denderen *et al.* (2015) ont étudié la réponse fonctionnelle benthique aux activités de pêche en fonction des régimes de perturbation naturelle. Ils ont montré que les impacts de la pêche sont plus faibles ou absents dans les zones exposées à de fortes perturbations naturelles, ce qui a conduit à l'hypothèse que, selon l'hydrodynamique locale, les perturbations naturelles et de la pêche peuvent affecter les communautés benthiques de manière similaire. Le régime local des vagues a été globalement stable au cours des 30 dernières années (SHOM, annexe H), ce qui exclut une forte influence de l'hydrodynamique sur les changements observés.

Les changements sédimentaires globaux peuvent également avoir contribué à la diminution des gisements dans la zone d'étude, car les activités de dragage sont connues pour homogénéiser les sédiments. Mengual *et al.* (2019, 2016) ont par exemple démontré une érosion globale des zones vaseuses dans le golfe de Gascogne en relation avec les activités de pêche, et une tendance à la grossièreté des sédiments de surface (5cm). Morys *et al.*, (2021) ont montré une diminution significative de la teneur en matière organique de surface lors d'une expérimentation récente sur l'impact du chalutage de fond sur la biogéochimie benthique. Une telle diminution de la teneur en matière organique a été observée à la station R à partir de 2014 (Annexe D).

Le changement fonctionnel caractérisé par les espèces opportunistes de second ordre, en particulier *V. gibba*, semble indiquer un impact de l'enrichissement en matière organique, en accord avec Hrs-Brenko (2006) qui ont suggéré que l'eutrophisation augmente la fécondité de *V. gibba*. Au cours de cette étude, des juvéniles de *V. gibba* ont été observés attachés à l'aide de leur byssus à des *Ulva* sp. dérivantes, suggérant (1) une influence potentielle des tapis d'algues offrant de nouveaux substrats d'attachement pour les premiers stades de recrutement et (2) que les individus pourraient dériver lorsqu'ils sont attachés aux tapis d'algues, facilitant ainsi la colonisation de nouvelles zones. Dans l'ouest de la Manche, l'eutrophisation peut également prolonger la saison de reproduction d'*Abra alba* (Dauvin et Gentil, 1989) ce qui pourrait aussi contribuer à expliquer la forte abondance d'*A. alba* observée à la station R en 2015 et 2017. Les perturbations locales, la prédation/compétition et les facteurs climatiques sont également connus pour contrôler les populations d'*A. alba* (Dauvin *et al.*, 1993). La persistance des changements



observés doit être confirmée, car *A. alba* et *V. gibba* sont connues pour présenter de fortes variations de population (Cabioch, 1968). Toutefois, une telle variabilité interannuelle n'a pas été observée avant le milieu des années 2010.

Bien que l'augmentation des espèces de second ordre ait été principalement conduite par *V. gibba*, la communauté est encore dominée par des espèces très sensibles à l'enrichissement en nutriments en 2019, certains mollusques ayant augmenté en abondance et en occurrence (*B. incarnata*, *Laevicardium crassum*, *T. ovata*, *M. donacina*, *N. banleyi*, *P. maximus*). La diversité de la dynamique temporelle suggère un gradient complexe de sensibilité à l'enrichissement en matière organique et l'implication de facteurs de changements supplémentaires. En effet, (1) les rejets du dragage des coquilles Saint-Jacques pourraient favoriser les espèces opportunistes et les charognards, entraînant une augmentation de leur abondance (Depestele *et al.*, 2019) et (2) en capturant les nutriments, les marées vertes sont particulièrement suspectées de tamponner l'influence de l'enrichissement en nutriments sur la macrofaune, comme proposé par Ponsoero et Le Mao (2011) sur la zone intertidale.

Comme dans d'autres écosystèmes impactés par les activités anthropiques, les changements observés dans la baie de Saint-Brieuc résultent de différentes pressions agissant simultanément à différentes échelles spatio-temporelles.

La mortalité sélective des organismes fragiles, flexibles, tubicoles et fousseurs suggère l'influence d'une perturbation physique. Le régime des vagues étant stable sur la période d'étude (SHOM : matériel supplémentaire, annexe H), les activités de dragage apparaissent comme le facteur de perturbation le plus probable. L'ampleur de l'influence de la pêche est difficile à évaluer en raison du manque de données précises concernant la pression de dragage. Toutefois, les changements apportés aux règles de pêche (c'est-à-dire le zonage et les périodes de pêche) en 2010 et 2017, associés à une augmentation de la population de *P. maximus*, ont probablement entraîné une augmentation des activités de dragage des coquilles Saint-Jacques et des perturbations mécaniques inhérentes du fond marin et de la macrofaune benthique associée. L'enrichissement en nutriments est probablement à l'origine de la réponse écologique des assemblages benthiques premièrement perturbés, par la stimulation des espèces opportunistes et, simultanément, d'autres espèces suspensivores. Le changement climatique, combiné aux facteurs locaux de perturbation mentionnés, contrôle conjointement certaines autres populations de bivalves.

4.3 Changements à l'échelle régionale

Les évaluations récentes stocks ont montré une augmentation importante des populations de *P. maximus* en Manche, et en particulier dans le golfe normand-breton où les débarquements sont passés de 1200 tonnes en 1989 à une moyenne de 7000 tonnes depuis le début des années 2000 (Foucher *et al.*, 2015 ; Foucher, 2017 ; Le Mao *et al.*, 2019). Au cours des dix dernières années, les densités de *P. maximus*, toutes classes d'âge comprises, ont augmenté dans les niveaux les plus bas de la zone intertidale (obs. pers.), ce qui suggère un scénario similaire dans les fonds peu profonds entre la laisse de basse mer et une profondeur de 5 m. La gestion des populations de *P. maximus* par les pêcheurs en collaboration avec les scientifiques, ainsi que le changement climatique, ont favorisé l'augmentation de ce stock (Shephard *et al.*, 2010). Les activités de pêche dans la baie, associées aux fluctuations du recrutement, peuvent être impliquées dans le déclin impor-



tant d'autres populations de bivalves, comme *Polittapes rhomboïdes*, qui était exploité commercialement dans la baie jusqu'à récemment (Huet et Pitel, 2006).

Parmi les autres espèces de bivalves, *Moerella donacina* et, dans une moindre mesure, *Timoclea ovata* ont augmenté en abondance et en présence. Ces tendances concordent avec celles signalées par Gaudin *et al.* (2018) qui ont suivi les changements en réponse au changement climatique dans la Manche. Ils ont notamment montré, entre les années 1960 et 2014, des augmentations importantes et modérées de l'occurrence et des déplacements des populations vers l'est (c'est-à-dire suivant des conditions plus froides) pour *M. donacina* et *T. ovata*, respectivement. Le changement climatique (augmentation de la température) est également soupçonné d'être responsable des changements dans l'abondance d'*Albra alba* à la station R [Dauvin *et al.*, 1993 ; Thiébaud et Houbin (comm. pers.)], et de *Limacola balthica* dans les vasières intertidales voisines de la baie de Saint-Brieuc.

Au cours des dernières décennies, *Crepidula fornicata* est progressivement devenue une composante importante des écosystèmes benthiques de substrat meubles en Manche (Blanchard *et al.*, 2001 ; Blanchard, 2005). Le stock total a atteint une quantité estimée à 450 000 tonnes dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont Saint-Michel au début des années 2000 (Blanchard et Hamon, 2006). Les tendances actuelles ne sont pas documentées, sauf dans la rade de Brest, où Blanchet-Aurigny *et al.* (2012) ont signalé que les gisements historiques de *Crepidula fornicata* sont actuellement principalement constitués de coquilles mortes. Dans notre étude, une diminution de la densité moyenne de *C. fornicata* a été observée ($40,21 \text{ ind.m}^{-2} \pm 182,42$ en 1987 vs $21,11 \text{ ind.m}^{-2} \pm 48,46$ en 2019), mais cette tendance globale est portée par le changement observé à une seule station (105), alors que les densités sont restées stables pour le reste de la baie.

4.4 Perspectives de conservation

Parmi les différentes espèces échantillonnées dans cette étude, *V. gibba* a connu la plus forte augmentation d'abondance, surtout dans la partie sud de la zone d'étude. *V. gibba* est considéré comme un indicateur d'instabilité environnementale dont les plus fortes augmentations à travers l'Europe a été largement associée à des perturbations (Hrs-Brenko, 2006), particulièrement la pollution et l'instabilité sédimentaire (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Salen-Picard, 1981 ; FAO et UNEP, 1985 ; Pranovi *et al.*, 2007). Les conditions d'instabilité favorisent les populations de *V. gibba* (Rosenberg, 1977 ; Pranovi *et al.*, 1998). Cabioch (1968) ont déjà noté une alternance entre les pics d'abondance de *V. gibba* et *A. alba* dans la Manche occidentale, comme ce qui a été observé à la station R.

Les fortes colonisations larvaires de *V. gibba* sont souvent liées à des événements catastrophiques (Hrs-Brenko, 2006). Cette espèce, qui croît rapidement (Jensen, 1990), montre une forte capacité de survie à différents facteurs de stress abiotiques (résistance à la pollution, à la turbidité, à l'hypoxie et à la sédimentation) et biotiques. En Australie, où cette espèce est envahissante, des hausses spectaculaires d'abondance peuvent avoir des effets négatifs sur le taux de croissance des juvéniles de *Pecten fumatus*, une espèce commerciale, comme démontré expérimentalement par Talman et Keough (2001). La baie de Saint-Brieuc, qui souffre d'eutrophisation (mais sans épisodes hypoxiques) et supporte des activités intensives de dragage de coquilles Saint-Jacques, apparaît comme une zone favorable à la prolifération de cette espèce.



Le recrutement massif de *V. gibba* caractérise également les étapes pionnières de la dynamique des communautés benthiques après une perturbation (Pranovi *et al.*, 1998). Bonvicini-Pagliai et Serpagli (1988) a qualifié cette espèce “d'enregistreur temporel du stress environnemental”. En tant que suspensivore dominant, avec une croissance rapide des juvéniles et des adultes, *V. gibba* joue un rôle important dans le réseau trophique en transférant la production pélagique vers le compartiment benthique (Hrs-Brenko, 2006). Si le régime de perturbation diminue, les interactions biotiques réguleront progressivement les populations de *V. gibba* (Olafsson *et al.*, 1994). La connaissance du niveau de perturbation nécessaire à la persistance d'une population abondante de *V. gibba* et de sa capacité à augmenter en abondance en l'absence d'un facteur de perturbation déclencheur est cruciale pour dissocier les effets des facteurs naturels et anthropiques (Australian government, 2008).

Lors de l'élaboration de plans de gestion d'aire marine ou de ressources benthiques, les parties prenantes doivent considérer que les communautés benthiques ont la capacité de s'adapter à un niveau prévisible et modéré de perturbations anthropiques. Cependant, il existe un seuil au-delà duquel les populations, même composées d'espèces “résistantes”, s'effondrent et provoquent l'appauvrissement des communautés, avec la perte de fonctions écologiques majeures et des rétroactions négatives inévitables, incluant les espèces ciblées par la pêche (Pranovi, Giovanardi et Franceschini, 1998).

L'état écologique défini en 1987 ne constitue pas un état de référence, et encore moins un objectif de conservation, car l'enrichissement en nutriments et les pressions de la pêche étaient probablement déjà bien établis. La méthode CTA pourrait apporter de nouvelles perspectives pour l'évaluation de la distance écologique entre l'état actuel et l'état de référence (Borja *et al.*, 2012), en mesurant le *net change* par rapport à un état de référence prédéfini. Idéalement, cet état de référence écologique devrait être défini au sein d'une entité écologique, dans des zones non affectées. En l'absence d'un état vierge local, ou d'un état écologique qui pourrait être considéré comme une cible de conservation, il devrait être possible d'inclure dans l'analyse des données provenant d'écosystèmes similaires situés dans la même région pour définir un état de référence dans l'espace multivarié (par exemple un centroïde d'échantillons considérés comme une cible potentielle de conservation, incluant la variabilité naturelle). Les calculs de *net change* au fil du temps, par rapport à l'état de référence, peuvent permettre de mesurer précisément le processus de restauration par le biais de trajectoires de restauration. La définition de cibles de conservation dans des espaces multivariés pourrait souligner le niveau de dégradation, par rapport aux données historiques, et alimenter les processus locaux de gouvernance dans un processus de gestion adaptative.

Des activités à finalités différentes sont présentes dans le site Natura 2000 “Baie de Saint-Brieuc-Est” avec la pêche d'une part et la conservation des habitats benthiques d'autre part. L'évaluation des impacts de la pêche sur les sites Natura 2000 nécessite des données environnementales spatiales à haute résolution, y compris la distribution des habitats naturels et des espèces, ainsi que des données à échelle fine sur la distribution des activités de pêche en cours concernant les zones à fort enjeux de conservation (Pedersen *et al.*, 2009 ; AFB *et al.*, 2019 ; Lusenius *et al.*, 2019).

Dans ce contexte, cette étude (1) souligne la valeur des données historiques, même si elles ne constituent pas un état vierge de toute pression, et les limites de leur utilisation en tant que cibles de conservation, (2) fournit des informations actualisées sur la distri-



bution des assemblages benthiques et des espèces associées, et (3) confirme la nécessité de mesurer la pression de pêche pour interpréter correctement les changements liés aux activités humaines dans les écosystèmes marins. Dans notre étude, l'utilisation de l'ensemble des données de la station R a été essentielle pour mieux comprendre les changements à long terme observés entre 1987 et 2019. Elle confirme que le couplage de différentes échelles spatiales et temporelles dans toute stratégie d'échantillonnage [peu de stations avec un échantillonnage à haute fréquence (Hewitt *et al.*, 2016) vs plan d'échantillonnage plus conséquent à plus faible fréquence (Kröncke *et al.*, 2011)] aide à suivre les changements entre les états écologiques définis à large échelle temporelle, comme suggéré par Bacouillard *et al.* (2020) et Callaway (2016) et que le développement d'une telle stratégie de surveillance est à favoriser.

Cette étude souffre clairement du manque de connaissances concernant la pression de pêche et de zones témoins exemptes d'impacts de la pêche. Malheureusement, il n'existe pas de zone exempte d'activité de dragage sur le site d'étude ou dans les zones périphériques. Des alternatives pour caractériser l'impact des activités de pêche dans la zone d'étude pourraient consister à étudier la réponse des communautés benthiques à un gradient de pressions de pêche comme le proposent van Denderen *et al.* (2015), ou à l'intérieur d'une zone expérimentale fermée à la pêche commerciale selon l'approche proposée par Bradshaw *et al.* (2001). D'autres travaux sont nécessaires pour 1) quantifier les efforts de pêche dans la zone peu profonde (via des cartes d'abrasion) car des informations aussi précises font défaut, et 2) concevoir une stratégie basée sur la comparaison entre les zones draguées et non draguées.

L'accès à des informations à haute résolution sur les activités de pêche est primordial pour aider à comprendre les changements dans les communautés benthiques et distinguer l'impact des activités de pêche des autres facteurs de changement (enrichissement en nutriments, instabilité des sédiments, changement climatique). Des rapports documentés et actualisés sur les changements écologiques et l'état de conservation doivent être partagés avec les parties prenantes afin d'informer efficacement les débats et les processus de gouvernance à l'échelle locale (Eastwood *et al.*, 2007 ; Pedersen *et al.*, 2009). Les processus de consultation doivent impliquer les décideurs politiques, les membres des institutions de pêche, les pêcheurs, les organisations environnementales et les gestionnaires d'aires marines protégées (AMP) lorsqu'ils sont présents. Cette étape devrait idéalement conduire à la mise en œuvre de mesures de gestion de la pêche pour réduire les menaces et atteindre les objectifs de conservation (Pedersen *et al.*, 2009 ; AFB *et al.*, 2019 ; Lusenius *et al.*, 2019).

Bien que des progrès aient été réalisés dans l'extension de la couverture des AMP, l'application des outils de gestion n'a pas encore été mise en œuvre dans la plupart de ces zones (Torriente *et al.*, 2019). La conservation du milieu marin est un phénomène relativement nouveau qui rattrape actuellement son homologue terrestre, où des zones protégées ont été établies depuis plusieurs décennies (Morris *et al.*, 2014). Bien qu'il soit nécessaire d'améliorer à l'échelle mondiale les processus de désignation et de gestion des zones marines, il a déjà été démontré que les impacts humains locaux sur le milieu marin pouvaient être réduits de manière efficace au sein des réseaux Natura 2000 et des AMP (Fraschetti *et al.*, 2018 ; Zupan *et al.*, 2018). Les plans de gestion sont recommandés pour les sites Natura 2000 mais ne sont pas obligatoires en vertu de la directive Habitats. Néanmoins, ils semblent être une solution appropriée pour la définition d'objectifs de conservation cohérents couplée à une gestion effective (European Commission, 2011).

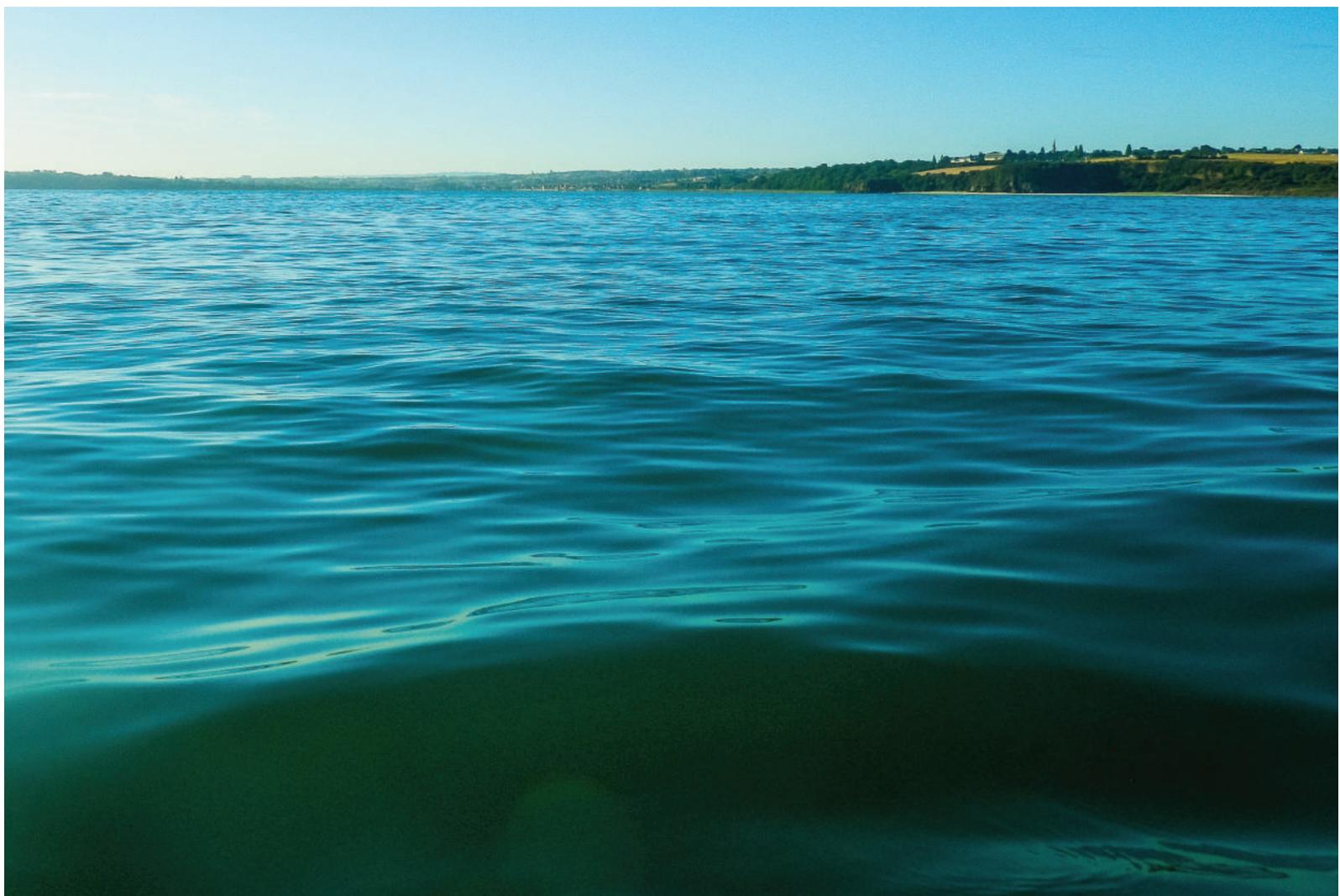


Malgré leur complexité, la régulation de certaines pratiques de pêche mis en œuvre par le biais d'un processus de concertation et de gestion aboutissent souvent à des *scenarii* gagnant-gagnant entre les finalités économiques et les objectifs de conservation dans différentes zones marines protégées à travers le monde (N2K group, 2018). En baie de Saint-Brieuc, la mise en œuvre de tels *scenarii* gagnant-gagnant a permis de gérer à long terme la population de *P. maximus* avec des bénéfices pour les pêcheurs, et plus modestement, de favoriser les stocks de *Cerastoderma edule* (Ponsero *et al.*, 2009). Des tendances similaires ont été observées dans la mer d'Irlande par Bradshaw *et al.* (2001), qui ont montré les effets positifs de la fermeture des zones de pêche commerciale sur *P. maximus* (et indirectement sur les pêcheurs) et sur les communautés benthiques. Face à nos résultats, qui soulignent clairement une dégradation du macrobenthos de substrats meubles, la balle est dans le camp des acteurs et décideurs pour intégrer ces connaissances dans les processus de gouvernance et impulser une stratégie de conservation ambitieuse. L'existence d'une réserve naturelle nationale, fortement impliquée dans l'étude, constitue un terrain propice à une telle démarche



5

Bibliographie



- AFB, MNHN, MAA et MTES. (2019). Habitats benthiques et activités de pêche professionnelle dans les sites Natura 2000: Méthodologie d'évaluation des risques de porter atteinte aux objectifs de conservation des sites.
- Australian government. (2008). National Control Plan. European or basket shell clam *Varicorbula gibba*.
- Bacouillard, L., Baux, N., Dauvin, J.-C., Desroy, N., Geiger, K.J., Gentil, F., et al. (2020). Long-term spatio-temporal changes of the muddy fine sand benthic community of the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Environmental Research*, 161(2), 105062. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105062>
- Blanchard, M. (2005). Dynamique de la population de crépidule (*Crepidula fornicata*) en Baie du Mont Saint-Michel. IFREMER.
- Blanchard, M. et Hamon, D. (2006). Bilan du suivi de l'exploitation industrielle de la crépidule en Bretagne Nord (baies de Saint-Brieuc et du Mont Saint-Michel) 2002–2005. IFREMER.
- Blanchard, M., Blanchet, A., Gaffet, J.D. et Hamon, D. (2001). Dynamique de population de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). IFREMER.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. et Borcard, D. (2008). Forward selection for explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blanchet-Aurigny, A., Dubois, S., Hily, C., Rochette, S., Le Goaster, E. et Guillou, M. (2012). Multi-decadal changes in two co-occurring ophiuroid populations. *Marine Ecology Progress Series*, 460, 79–90. <https://doi.org/10.3354/meps09784>
- Bolam, S.G., Garcia, C., Eggleton, J., Kenny, A.J., Buhl-Mortensen, L., Gonzalez-Mirelis, G., et al. (2017). Differences in biological traits composition of benthic assemblages between unimpacted habitats. *Marine Environmental Research*, 126, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.01.004>
- Bonvicini-Pagliai, A.M. et Serpagli, F. (1988). *Corbula gibba* (Olivi) as a time recorder of environmental stress. A first contribution. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, Report number: 31(2):17.
- Borja, Á., Dauer, D.M. et Grémare, A. (2012). The importance of setting targets and reference conditions in assessing marine ecosystem quality. *Ecological Indicators*, 12(1), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.018>
- Borja, A., Muxika, I. et Rodríguez, J.G. (2009). Paradigmatic responses of marine benthic communities to different anthropogenic pressures, using M-AMBI, within the European Water Framework Directive. *Marine ecology*, 30(2), 214–227.
- Bradshaw, C., Veale, L.O., Hill, A.S. et Brand, A.R. (2001). The effect of scallop dredging on Irish Sea benthos: Experiments using a closed area. *Hydrobiologia*, 465(1/3), 129–138. <https://doi.org/10.1023/A:1014573731609>
- Cabioch, L. (1968). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Station biologique de Roscoff.
- Callaway, R. (2016). Historical Data Reveal 30-Year Persistence of Benthic Fauna Associations in Heavily Modified Waterbody. *Frontiers in Marine Science*, 3, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00141>
- Charlier, R.H., Morand, P., Finkl, C.W. et Thys, A. (2007). Green Tides on the Brittany Coasts. *Environmental Research, Engineering and Management*, 3(41), 52–59.
- Chevène, F., Doledec, S. et Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Cimon, S. et Cusson, M. (2018). Impact of multiple disturbances and stress on the temporal trajectories and resilience of benthic intertidal communities. *Ecosphere*, 9(10), e02467. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2467>
- Claudet, J. et Frascchetti, S. (2010). Human-driven impacts on marine habitats: A regional meta-analysis in the Mediterranean Sea. *Biological Conservation*, 143(9), 2195–2206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.004>



- Constantino, R., Gaspar, M.B., Tata-Regala, J., Carvalho, S., Cúrdia, J., Drago, T., et al. (2009). Clam dredging effects and subsequent recovery of benthic communities at different depth ranges. *Marine Environmental Research*, 67(2), 89–99.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2008.12.001>
- Convention on Biological Diversity. (2010). Aichi Biodiversity Targets. Tenth meeting of the conference of the parties- COP10.
- Dauvin, J.-C. et Desroy, N. (2005). The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia*, 540(1–3), 13–27.
<https://doi.org/10.1007/s10750-004-7101-3>
- Dauvin, J.-C. et Gentil, F. (1989). Long-term changes in populations of subtidal bivalves (*Abra alba* and *A. prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Marine Biology*, 103(1), 63–73. <https://doi.org/10.1007/BF00391065>
- Dauvin, J.-C., Dewarumez, J.-M., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.-M. et Ibanez, F. (1993). Cinétique de *Abra alba* (mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanologica Acta*, 16(4), 413–422.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R.B., Wiser, S.K., Fortin, M., et al. (2019). Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*, 89(2), e01350.
<https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- Degen, R. et Faulwetter, S. (2019). The Arctic Traits Database – a repository of Arctic benthic invertebrate traits. *Earth System Science Data*, 11(1), 301–322.
<https://doi.org/10.5194/essd-11-301-2019>
- van Denderen, P., Bolam, S., Hiddink, J., Jennings, S., Kenny, A., Rijnsdorp, A., et al. (2015). Similar effects of bottom trawling and natural disturbance on composition and function of benthic communities across habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 541, 31–43. <https://doi.org/10.3354/meps11550>
- Depestele, J., Feekings, J., Reid, D.G., Cook, R., Gascuel, D., Girardin, R., et al. (2019). The Impact of Fisheries Discards on Scavengers in the Sea. In: , Uhlmann SS, Ulrich C, et , Kennelly SJ (eds). *The European Landing Obligation*. Springer International Publishing, 129–162.
- Desroy, N. et Retière, C. (2004). Using benthos as a tool for coastal management: The impact of the tidal power station on benthic communities of the Rance basin. *Aquatic Ecosystem Health et Management*, 7(1), 59–72.
<https://doi.org/10.1080/14634980490281263>
- Desroy, N., Janson, A.-L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S. et Dauvin, J.-C. (2007). The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia*, 588(1), 173–188.
<https://doi.org/10.1007/s10750-007-0661-2>
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M. et Dauvin, J.C. (2002). Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60(1), 120–131.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1333>
- Díaz, S. et Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology et Evolution*, 16(11), 646–655.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dornelas, M., Magurran, A.E., Buckland, S.T., Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., et al. (2013). Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1750), 20121931.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1931>
- Dufrene, M. et Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345–366.
- Duplisea, D.E., Jennings, S., Randall, K. et Dinmore, T.A. (2002). A size-based model of the impacts of bottom trawling on benthic community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11), 1785–1795.



- Eastwood, P.D., Mills, C.M., Aldridge, J.N., Houghton, C.A. et Rogers, S.I. (2007). Human activities in UK offshore waters: an assessment of direct, physical pressure on the seabed. *ICES Journal of Marine Science*, 64(3), 453–463. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm001>
- Eigaard, O.R., Bastardie, F., Hintzen, N.T., Buhl-Mortensen, L., Buhl-Mortensen, P., Catarino, R., et al. (2017). The footprint of bottom trawling in European waters: distribution, intensity, and seabed integrity. *M. Kaiser, ICES Journal of Marine Science*, 74(3), 847–865. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw194>
- Ellis, J.I., Norkko, A. et Thrush, S.F. (2000). Broad-scale disturbance of intertidal and shallow sublittoral soft-sediment habitats ; effects on the benthic macrofauna. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 7, 57–74. <https://doi.org/10.1023/A:1009923530894>
- European Commission. (2011). Guidelines on the implementation of the Birds and Habitats Directives in estuaries and coastal zones with particular attention to port development and dredging.
- FAO et UNEP. (1985). Meeting on the Effects of Pollution on Marine Ecosystems. Blanes, Spain.
- Foucher, E. (2017). Evaluation annuelle du stock de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) de la baie de Seine : résultats de la campagne COMOR 2017.
- Foucher, E., Blanchard, M., Cugier, P., Desroy, N., Dreanno, C., Fauchot, J., et al. (2015). Ecosystem interactions and anthropogenic impacts on King scallop (*Pecten maximus*) populations in the English Channel.
- Fournier, J., Gallon, R.K. et Paris, R. (2014). G2Sd: a new package for the statistical analysis of unconsolidated sediments. *Géomorphologie: relief, processus, environnement*, 1, 73–78.
- Fraschetti, S., Pipitone, C., Mazaris, A.D., Rilov, G., Badalamenti, F., Bevilacqua, S., et al. (2018). Light and Shade in Marine Conservation Across European and Contiguous Seas. *Frontiers in Marine Science*, 5, 420. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00420>
- Gaudin, F., Desroy, N., Dubois, S.F., Broudin, C., Cabioch, L., Fournier, J., et al. (2018). Marine sublittoral benthos fails to track temperature in response to climate change in a biogeographical transition zone. *Ices Journal Of Marine Science* , 75(6), 1894-1907 . <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy095>
- Gravier, D. (2012). Monitoring of green tides on the Brittany coasts (France). *Primary Producers of the Sea*, Bio 458, 9.
- Gray, J.S. (1997). Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation*, (6), 153–175.
- Gray, J.S., Dayton, P., Thrush, S. et Kaiser, M.J. (2006). On effects of trawling, benthos and sampling design. *Marine Pollution Bulletin*, 52(8), 840–843. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.07.003>
- Gros, P. et Hamon, D. (1988). Typologie biosédimentaire de la Baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. IFREMER.
- Hedges, J.I. et Stern, J.H. (1984). Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids [In sediments, sediment trap materials and plankton]. *Limnology and Oceanography*, 29(3), 657–663.
- Hewitt, J.E., Ellis, J.I. et Thrush, S.F. (2016). Multiple stressors, nonlinear effects and the implications of climate change impacts on marine coastal ecosystems. *Global Change Biology*, 22(8), 2665–2675. <https://doi.org/10.1111/gcb.13176>
- Hrs-Brenko, M. (2006). The basket shell, *Corbula gibba* Olivi, 1792 (Bivalve Mollusks) as a species resistant to environmental disturbances: A review. *Acta Adriatica*, 47(1), 49-64.
- Huet, J. et Pitel, M. (2006). Evaluation du stock de palourdes roses *Paphia rhomboïdes* en baie de St Brieuc. IFREMER.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. et Warr, K.J. (2001). Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series*, 213, 127–142.



- Jensen, J.N. (1990). Increased abundance and growth of the suspension-feeding bivalve *Corbula gibba* in a shallow part of the eutrophic Limfjord, Denmark. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27(1), 101–108.
[https://doi.org/10.1016/0077-7579\(90\)90038-1](https://doi.org/10.1016/0077-7579(90)90038-1)
- Kaiser, M., Clarke, K., Hinz, H., Austen, M., Somerfield, P. et Karakassis, I. (2006). Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps311001>
- Kröncke, I., Reiss, H., Eggleton, J.D., Aldridge, J., Bergman, M.J.N., Cochrane, S., et al. (2011). Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(1), 1–15.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.04.008>
- Le Luherne, E., Le Pape, O., Murillo, L., Randon, M., Lebot, C. et Réveillac, E. (2017). Influence of Green Tides in Coastal Nursery Grounds on the Habitat Selection and Individual Performance of Juvenile Fish. *HM Patterson, Ed. Plos One*, 12(1), e0170110.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170110>
- Le Luherne, E., Réveillac, E., Ponsero, A., Sturbois, A., Ballu, S., Perdriau, M., et al. (2016). Fish community responses to green tides in shallow estuarine and coastal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, (175), 79–92.
- Le Mao, P., Godet, L., Fournier, J., Desroy, N., Gentil, F., Thiébaud, E., et al. (2019). Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton. Volume 6. Espèces d'intérêt particulier. Editions de la Station biologique de Roscoff.
- Legendre, P. et Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280.
- Levins, R. et Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*. Aakar Books
- Levinton, J.S. (2001). *Marine biology: function, biodiversity, ecology*. Oxford:University Press Oxford.
- Lusenius, H., Nylén, T., Kuris, M., Karvinen, V. et Vikström, S. (2019). *Marine Natura 2000 areas and Maritime Spatial Planning*. Plan4Blue report.
- Magurran, A.E., Dornelas, M., Moyes, F. et Henderson, P.A. (2019). Temporal β diversity—A macroecological perspective. *D Storch, Ed. Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1949–1960. <https://doi.org/10.1111/geb.13026>
- McLusky, D.S. et Elliott, M. (2004). *The estuarine ecosystem: ecology, threats, and management*. Oxford: University Press Oxford (UK).
- Mengual, B., Cayocca, F., Le Hir, P., Draye, R., Laffargue, P., Vincent, B., et al. (2016). Influence of bottom trawling on sediment resuspension in the 'Grande-Vasière' area (Bay of Biscay, France). *Ocean Dynamics*, 66(9), 1181–1207. <https://doi.org/10.1007/s10236-016-0974-7>
- Mengual, B., Le Hir, P., Cayocca, F. et Garlan, T. (2019). Bottom trawling contribution to the spatio-temporal variability of sediment fluxes on the continental shelf of the Bay of Biscay (France). *Marine Geology*, 414, 77–91.
<https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.05.009>
- Morris, R.K.A., Bennett, T., Blyth-Skyrme, R., Barham, P.J. et Ball, A. (2014). Managing Natura 2000 in the marine environment – An evaluation of the effectiveness of 'management schemes' in England. *Ocean et Coastal Management*, 87, 40–51.
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.017>
- Morys, C., Brüchert, V. et Bradshaw, C. (2021). Impacts of bottom trawling on benthic biogeochemistry: an experimental field study. *Marine Environmental Research*, 105384.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105384>
- N2K group. (2018). Review of fisheries management measures in Natura 2000 sites.
- Newell, R., Seiderer, L. et Hitchcock, D. (1998). The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. *Oceanography and marine biology*, 36, 127–178.



- Olafsson, E.B., Peterson, W.G. et Ambrose, Jr. (1994). Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-in-vertebrates in marine soft sediments? : the relative significance of pre and post-settlement processes. *Oceanography and Marine Biology*, 32, 65–109.
- Pacheco, A.S., González, M.T., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J., et al. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65(3), 413–424. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0238-8>
- Pearson, T.H. et 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.
- Pedersen, S.A., Fock, H., Krause, J., Pusch, C., Sell, A.L., Böttcher, U., et al. (2009). Natura 2000 sites and fisheries in German offshore waters. *ICES Journal of Marine Science*, 66(1), 155–169. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn193>
- Ponsero, A. et Le Mao, P. (2011). Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'Ecologie*, 66, 383–397.
- Ponsero, A., Dabouineau, L. et Allain, J. (2009). Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science*, 75(4), 839–850.
- Pranovi, F., Da Ponte, F. et 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(10), 1607–1618.
- Pranovi, F., Giovanardi, O. et Franceschini, G. (1998). Recolonization dynamics in areas disturbed by bottom fishing gears. In : Baden S, , Phil L, , Rosenberg R, , Strömberg J-O, , Svane I, et , Tiselius P (eds). *Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*. Springer Netherlands: Dordrecht, 125–135.
- R Development Core Team. (2020). A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>.
- Ricotta, C. et Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Rosenberg, R. (1977). Benthic macrofaunal dynamics, production, and dispersion in an oxygen-deficient estuary of west Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 26(2), 107–133. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(77\)90102-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(77)90102-2)
- Salen-Picard, C. (1981). Évolution d'un peuplement de Vase Terrigène Côtière soumis à des rejets de dragages dans le golfe de Fos. *Téthys*, (10), 83–88.
- Salonen, K. (1979). A versatile method for the rapid and accurate determination of carbon by high temperature combustion I. *Limnology and Oceanography*, 24(1), 177–183. <https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.1.0177>
- Sanchez-Moyano, J.E., Estacio, F.J., Garcia-Adiego, E.M. et Garcia-Gomez, J.C. (2004). Dredging impact on the benthic community of an unaltered inlet in southern Spain. *Helgoland Marine Research*, 58(1), 32–39. <https://doi.org/10.1007/s10152-003-0166-y>
- Shephard, S., Beukers-Stewart, B., Hiddink, J.G., Brand, A.R. et Kaiser, M.J. (2010). Strengthening recruitment of exploited scallops *Pecten maximus* with ocean warming. *Marine Biology*, 157(1), 91–97. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1298-7>
- Snelgrove, P.V.R. (1997). The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. *Ambio*, 26(8), 578–583.
- Snelgrove, P.V.R. (1999). Getting to the Bottom of Marine Biodiversity: Sedimentary Habitats. *BioScience*, 49(2), 129. <https://doi.org/10.2307/1313538>
- Sturbois, A., Cormy, G., Schaal, G., Gauthier, O., Ponsero, A., Le Mao, P., et al. (under review). Quantifying spatio-temporal changes in benthic communities: taxonomic and functional trajectories of intertidal assemblages in the bay of Saint-Brieuc.



- Sturbois, A., De Cáceres, M., Sánchez-Pinillos, M., Schaal, G., Gauthier, O., Le Mao, P., et al. (2021). Extending Community Trajectory Analysis: new metrics and representation. *Ecological Modelling*, 440, 109400. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109400>
- Talman, S. et Keough, M. (2001). Impact of an exotic clam, *Corbula gibba*, on the commercial scallop *Pecten fumatus* in Port Phillip Bay, south-east Australia: evidence of resource-restricted growth in a subtidal environment. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 135–143. <https://doi.org/10.3354/meps221135>
- Thrush, S.F. et Dayton, P.K. (2002). Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: implications for marine biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 449–473.
- Torriente, A., González-Irusta, J.M., Aguilar, R., Fernández-Salas, L.M., Punzón, A. et Serrano, A. (2019). Benthic habitat modelling and mapping as a conservation tool for marine protected areas: A seamount in the western Mediterranean. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(5), 732–750. <https://doi.org/10.1002/aqc.3075>
- Trigui, R.J. (2009). Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton. *Museum National d'Histoire Naturelle*.
- UNEP. (2011). *Towards a green economy: Pathways to sustainable development and poverty eradication (a synthesis for policy makers)*.
- Watling, L. et Norse, E.A. (1998). Disturbance of the Seabed by Mobile Fishing Gear: A Comparison to Forest Clearcutting. *Conservation Biology*, 12(6), 1180–1197. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.0120061180.x>
- WoRMS Editorial Board. (2020). *World Register of Marine Species*. <http://www.marine-species.org>
- Yang, L.H. (2020). Toward a more temporally explicit framework for community ecology. *Ecological Research*, 35(3), 445–462. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12099>
- Zupan, M., Bulleri, F., Evans, J., Fraschetti, S., Guidetti, P., Garcia-Rubies, A., et al. (2018). How good is your marine protected area at curbing threats? *Biological Conservation*, 221, 237–245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.013>



Annexes

Annexe A : Règles de dragage et effort de pêche

Annexe B : Catégories de traits fonctionnels

Annexe C : Cartes des propriétés des sédiments dans les 38 stations ResTroph entre 1987 et 2019

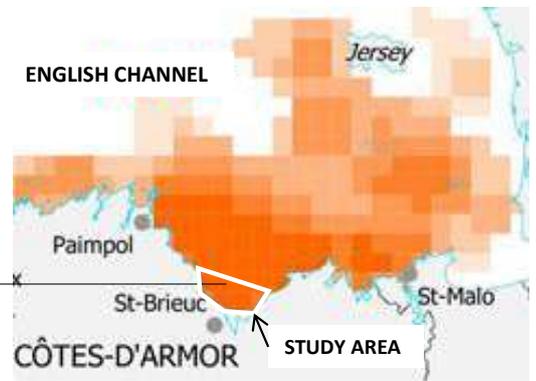
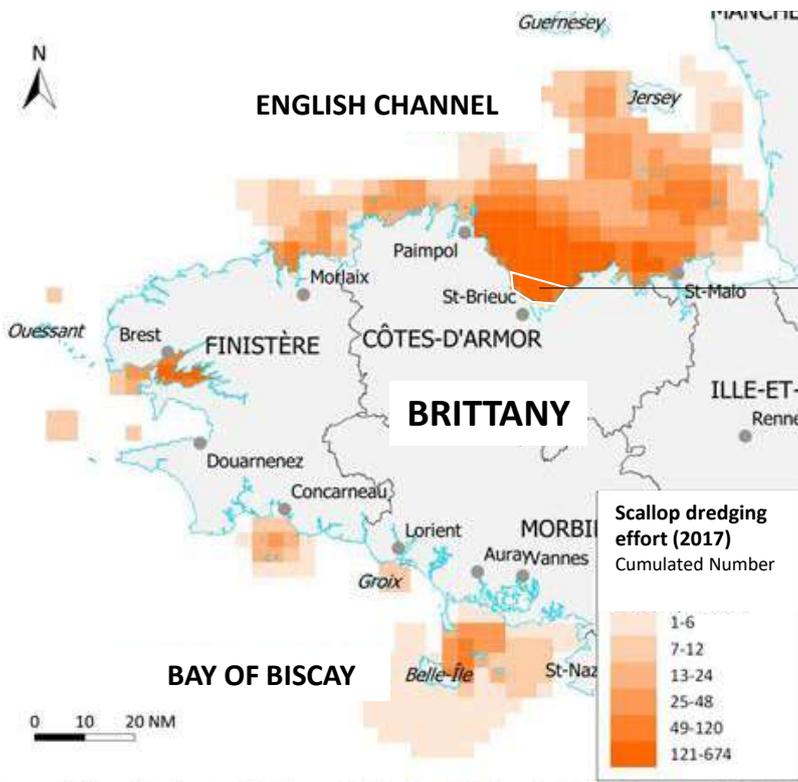
Annexe D : Evolution des propriétés des sédiments à la station R de 2005 à 2019

Annexe E : Description générale de la macrofaune benthique selon les campagnes d'échantillonnage.

Annexe F : Cartes de distribution et d'abondance des principales espèces de bivalves

Annexe G : Carte des facteurs fonctionnels de la station R

Annexe H : Evolution du régime des vagues au cours des 30 dernières années à proximité de la station R (SHOM)

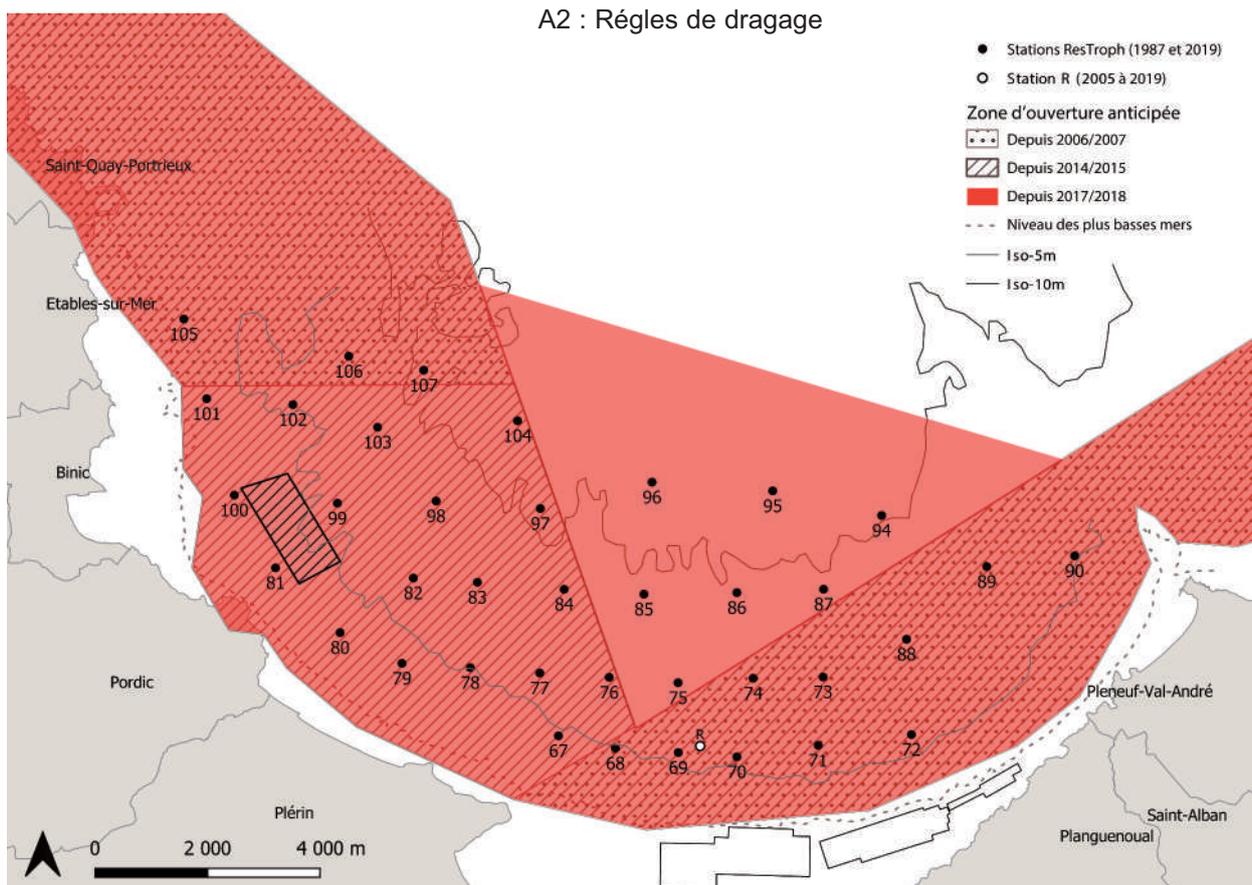


Adapted and traducted from CRPMEM Bretagne (2019)

Sources: Valpena (2017), IGN, SHOM, GSHHG.

Url: https://www.pecheursdebretagne.eu/wp-content/uploads/2020/01/NL25_Zoom_CSJ_Carte-intensite%CC%81_2017.jpeg

A1 : Effort de pêche

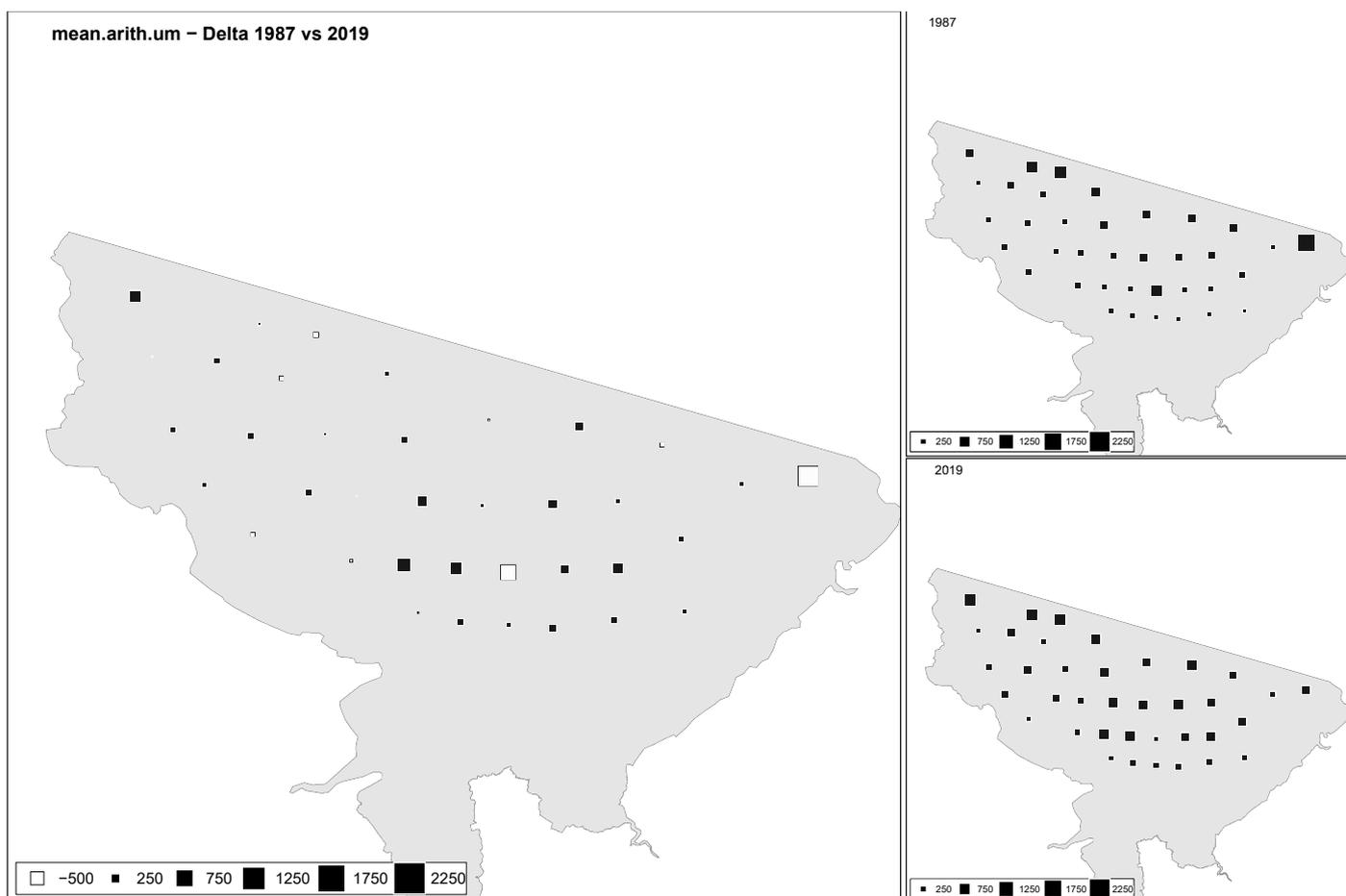


Annexe A : Règles de dragage et effort de pêche

Traits	Catégories
Alimentation	Depositivores
	Suspensivores
	Charognards
	Herbivores
	Prédateurs
	Parasites
Flexibilité	Haute (>45°)
	Moyenne (10°-45°)
	Faible (<10°)
Fragilité	Fragile
	Moyenne
	Robuste
Habitat	Tubicole
	Fouisseur
	Interstitiel
	Libre
Taille	Fixé
	Petite (<2cm)
	Moyenne (2-10cm)
Tolérance	Grande (>10cm)
	Très sensible (I)
	Indifférente (II)
	Tolérante (III)
	2nd ordre (IV)
	1 ^{er} ordre (V)

Annexe B : Catégories de traits fonctionnels

Annexe C : Cartes des propriétés des sédiments dans les 38 stations ResTroph entre 1987 et 2019



D50 – Delta 1987 vs 2019



1987



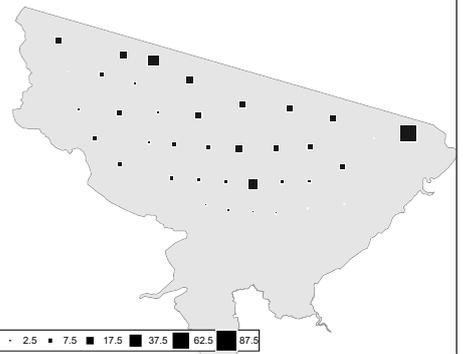
2019



Gravel – Delta 1987 vs 2019



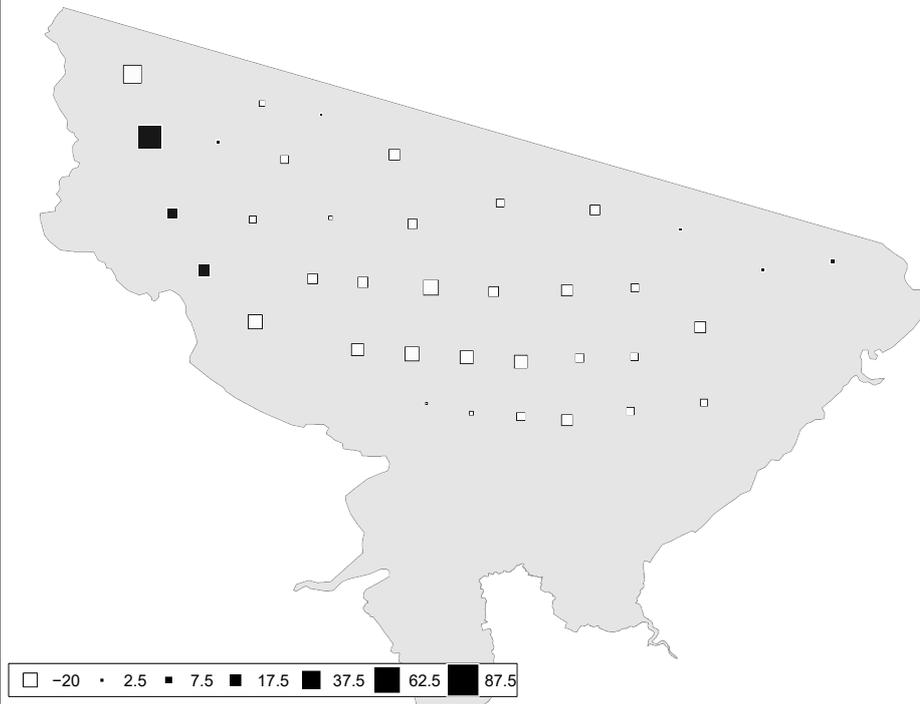
1987



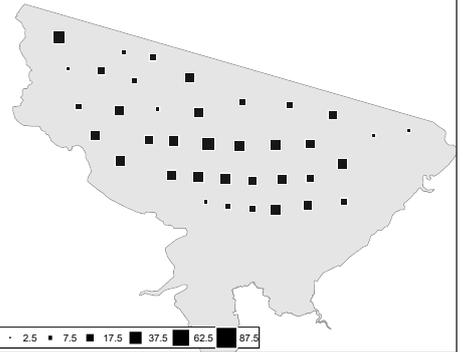
2019



mud - Delta 1987 vs 2019



1987



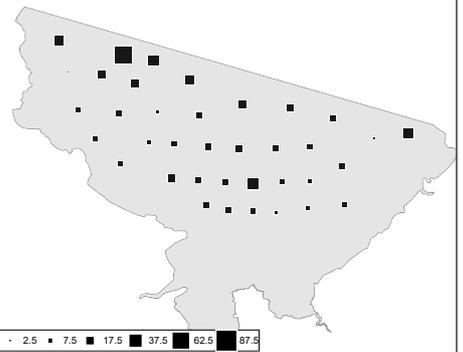
2019



csand - Delta 1987 vs 2019



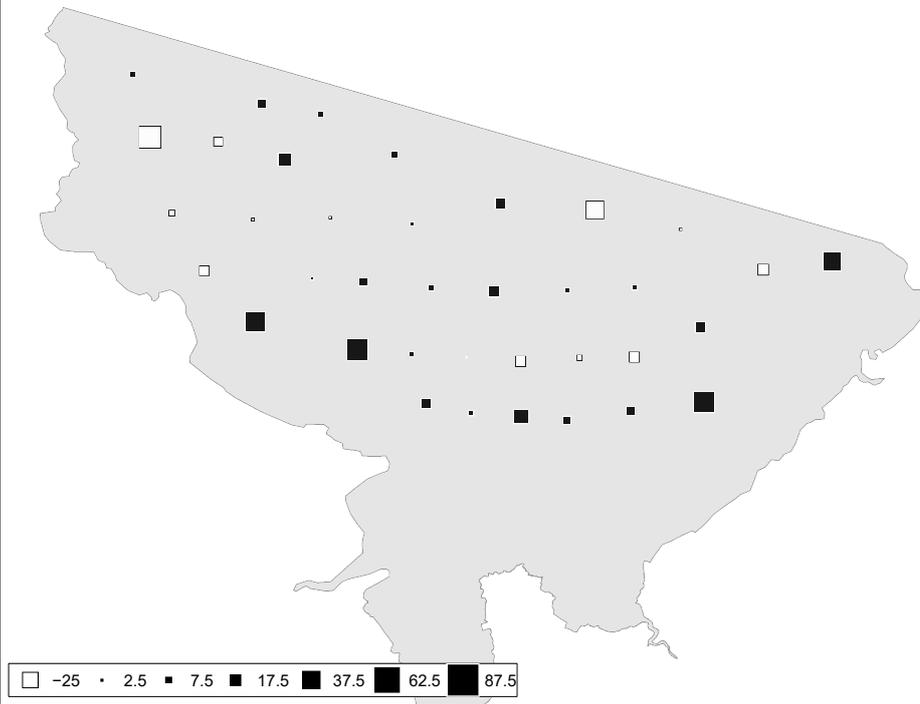
1987



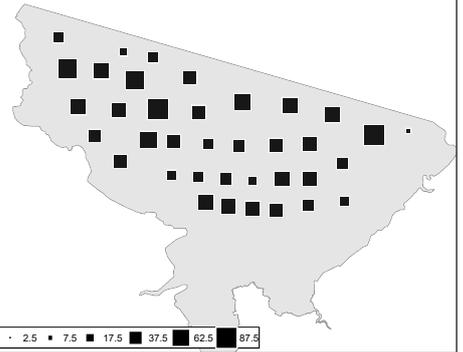
2019



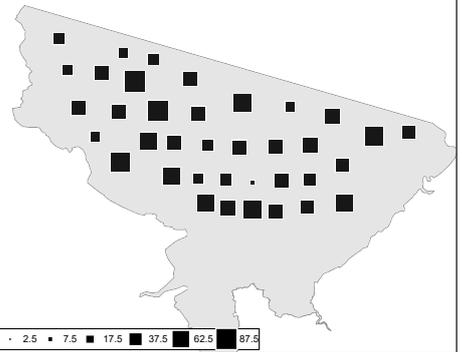
fsand - Delta 1987 vs 2019



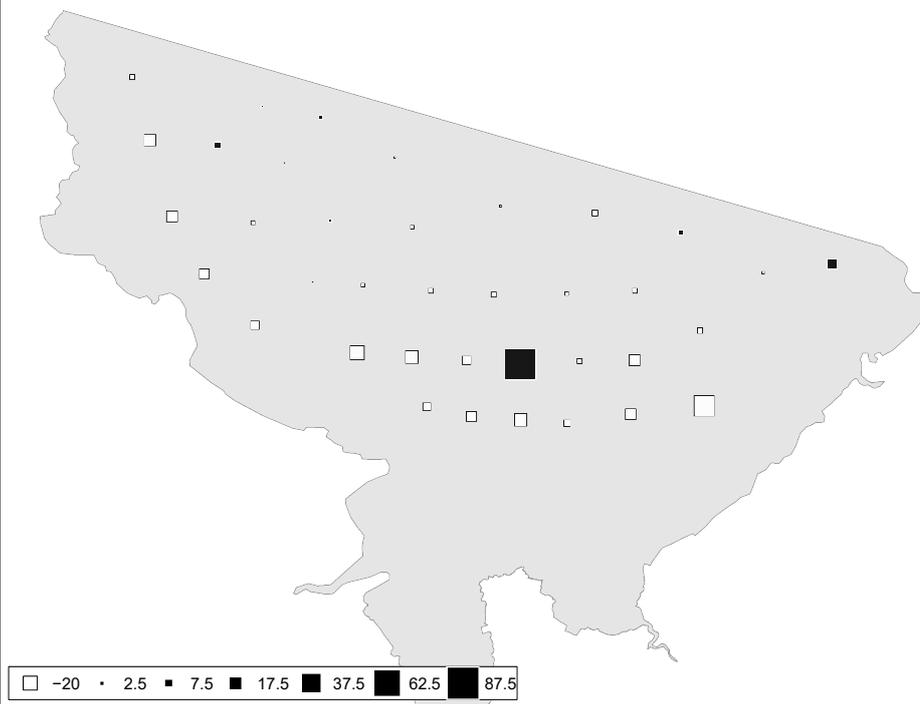
1987



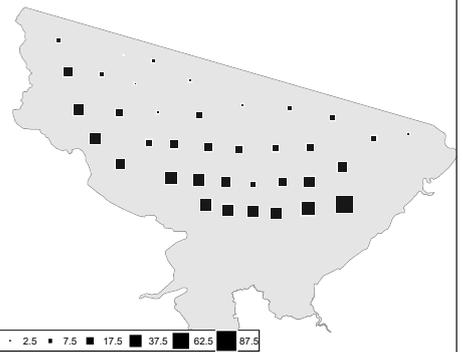
2019



vfsand - Delta 1987 vs 2019

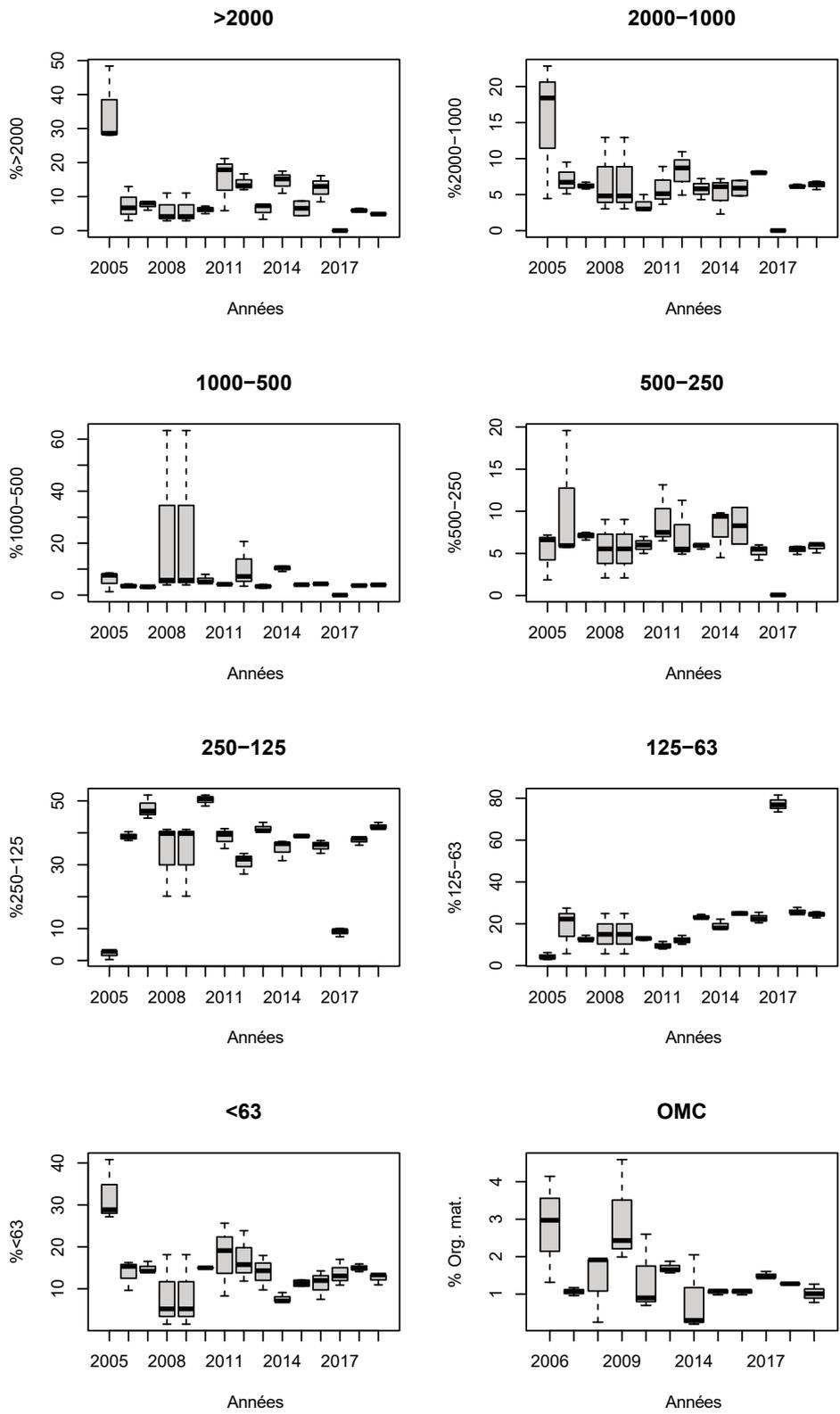


1987



2019





Annexe D :
Evolution des propriétés des sédiments à la station R de 2005 à 2019

	1987	2019	Station R (2005 à 2019)
Protocole	38 stations Benne Hamon (1 réplicat) Tamis 2mm		15 dates Benne Smith Mc Intyre (9 réplicats) Tamis 1mm
Richesse totale	129	151	202
Richesse moyenne	19,4 ± 7,38	16,8 ± 5.59	63.47 ± 11.27
N Annélides	9344	6080	502,22 ± 168,77
N Mollusques	3168	6600	234,00 ± 329,01
N Crustacés	3080	2488	175,41 ± 218,01
N Siponcles	752	160	4,67 ± 5,68
N Echinodermes	240	72	1,56 ± 2,25
N Némertes	152	176	7,85 ± 4,80
N Cnidaires	32	8	2,74 ± 2,30
N Plathelminthes	0	16	0,07 ± 0,29
N Tunicier	0	16	-
Total Abondance	16768	15616	-
Mean abundance	441 ± 327	411 ± 270	928.52 ± 593.83
Shannon (H)	2.46 ± 0.424	2,22 ± 0.432	3,032 ± 0,257
Simpson (D)	0.859 ± 0.095	0.812 ± 0.102	0,892 ± 0,051
Pielou (J)	0.856 ± 0.111	0.807 ± 0.117	0,734 ± 0,067

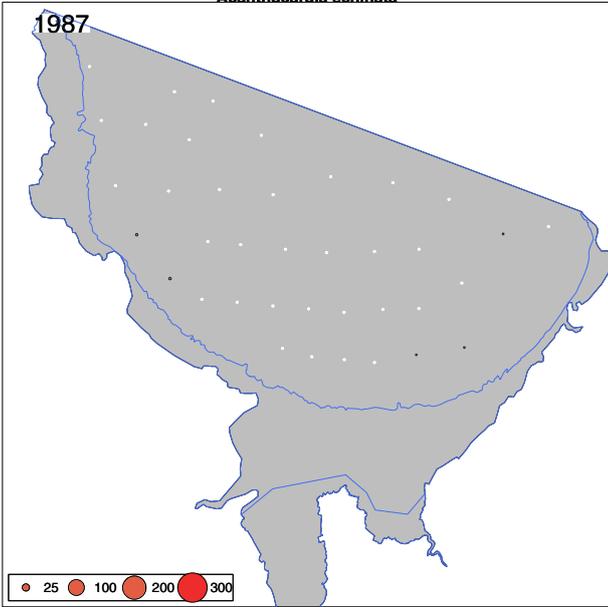
Annexe E :

Description générale de la macrofaune benthique selon les campagnes d'échantillonnage.

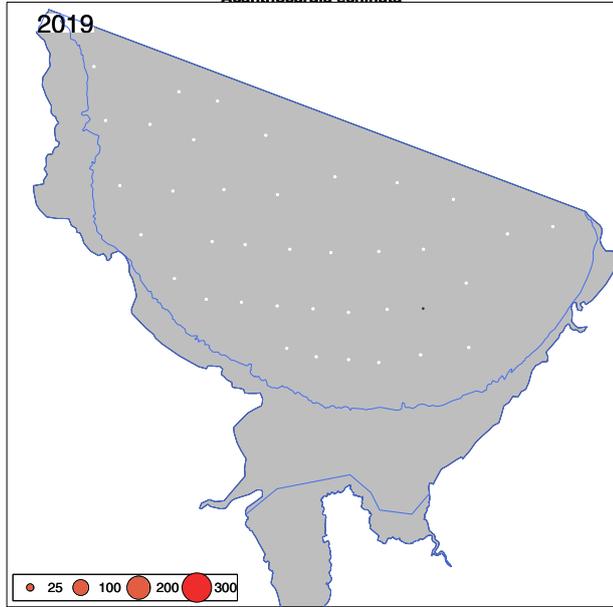
pages suivantes

Annexe F : Cartes de distribution et d'abondance des principales espèces de bivalves

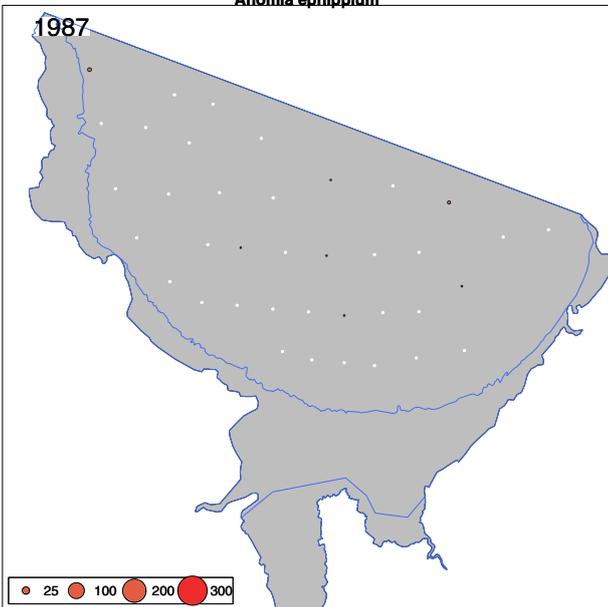
Acanthocardia echinata



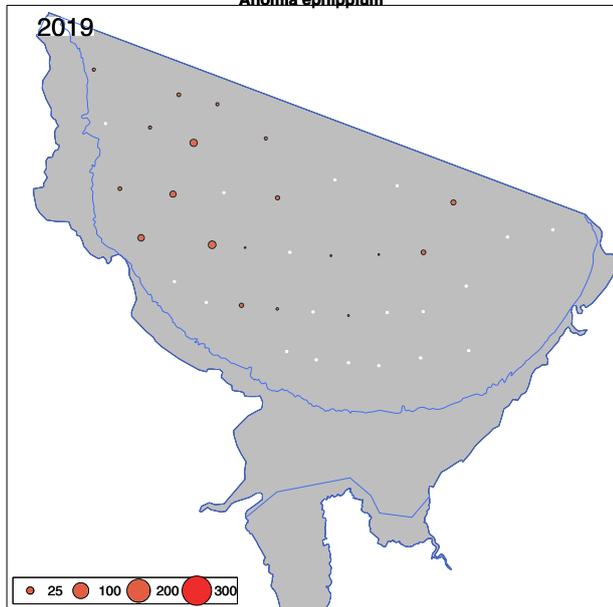
Acanthocardia echinata



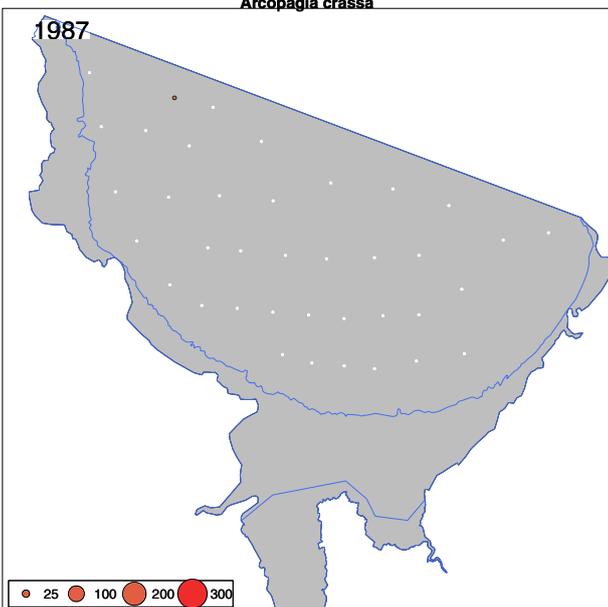
Anomia ephippium



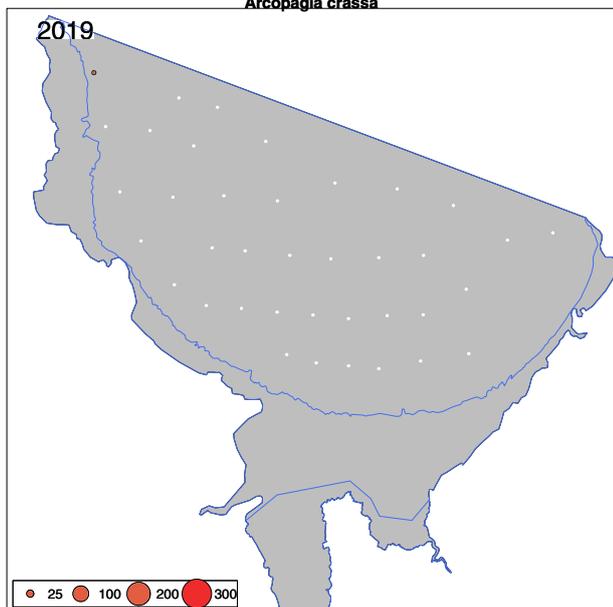
Anomia ephippium



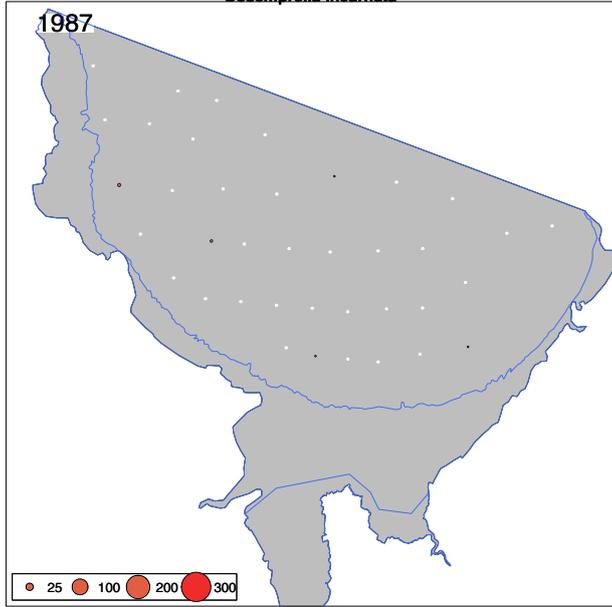
Arcopagia crassa



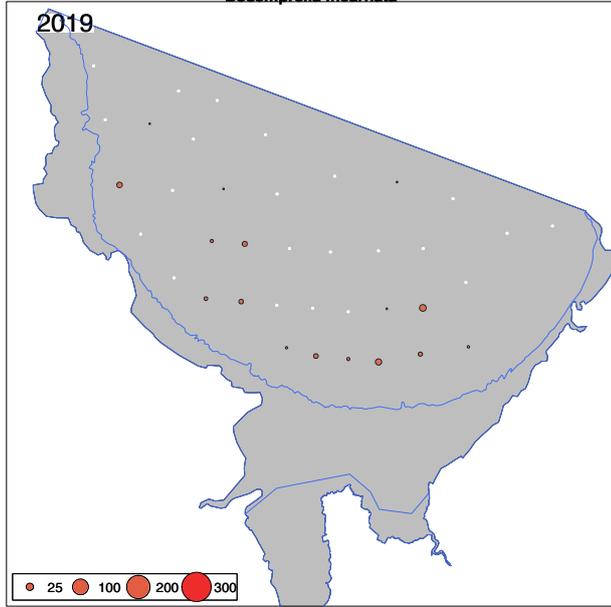
Arcopagia crassa



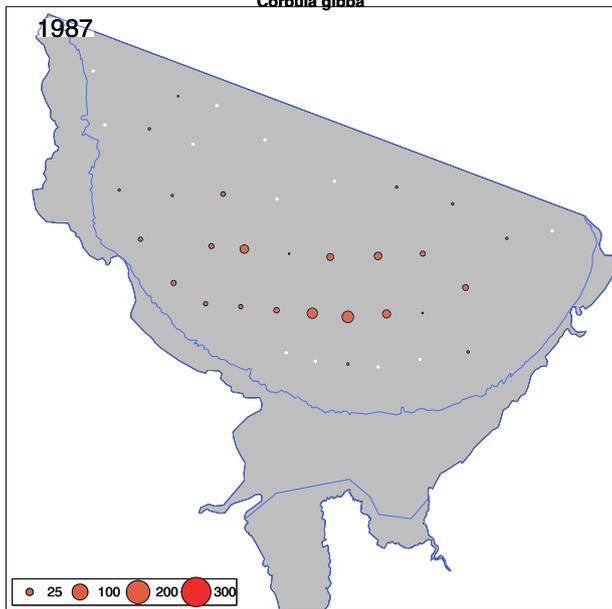
Bosemprella incarnata



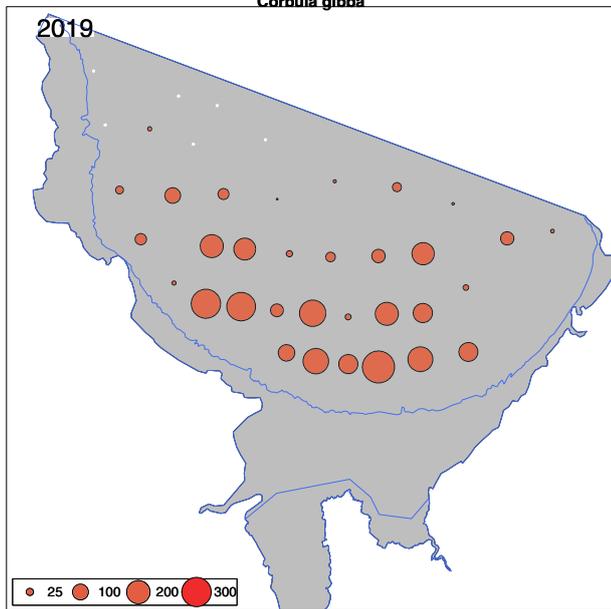
Bosemprella incarnata



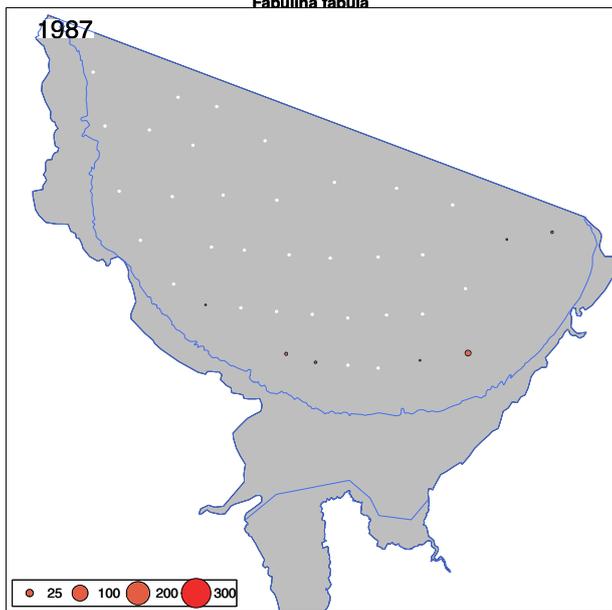
Corbula gibba



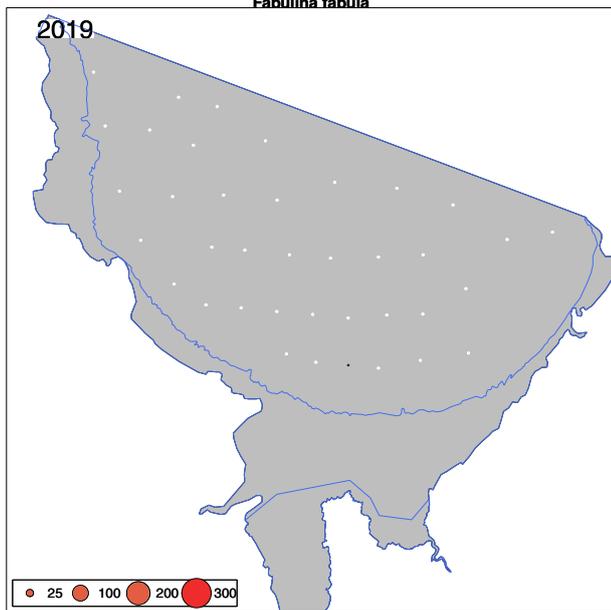
Corbula gibba



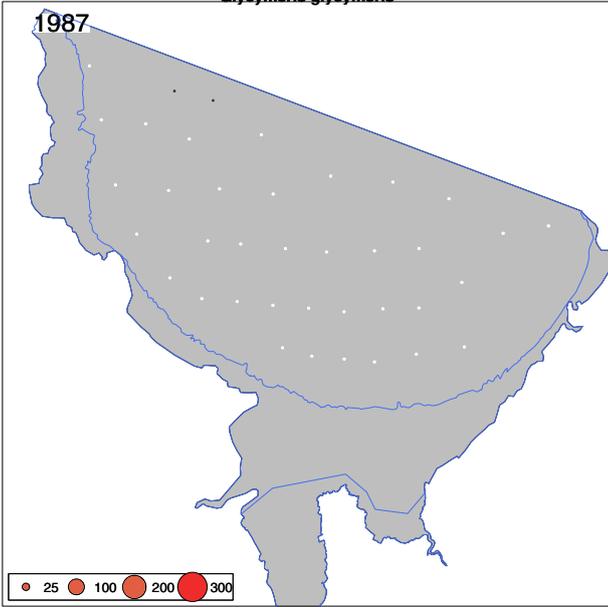
Fabulina fabula



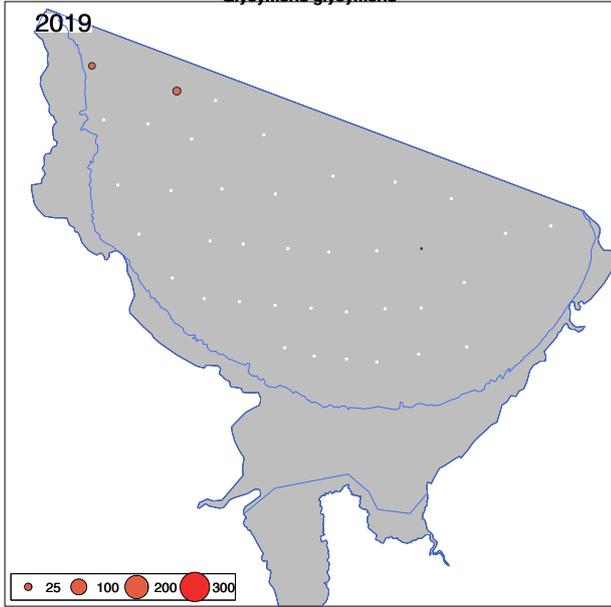
Fabulina fabula



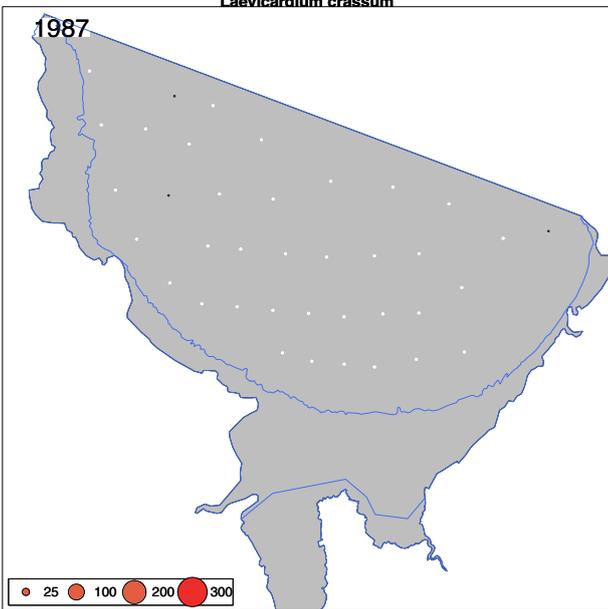
Glycymeris glycymeris



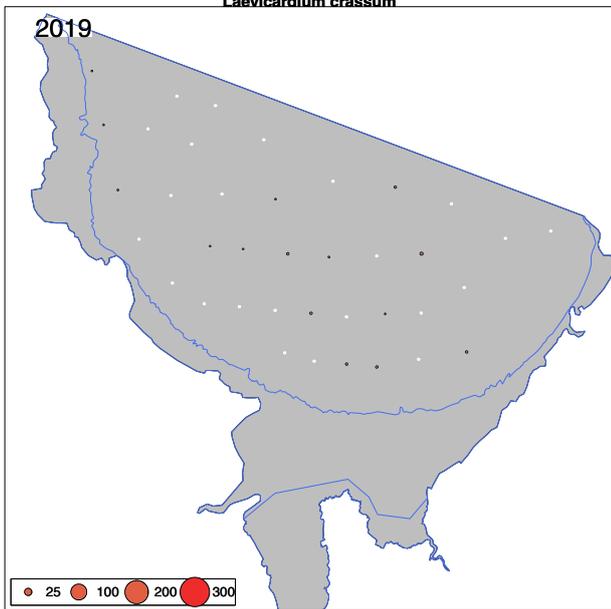
Glycymeris glycymeris



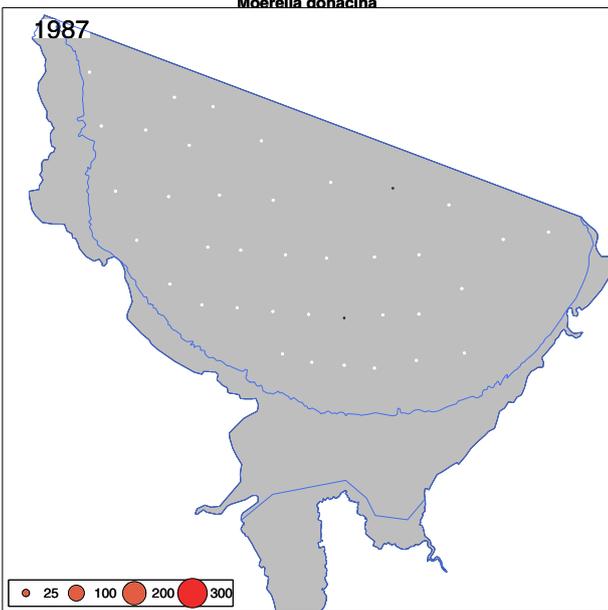
Laevicardium crassum



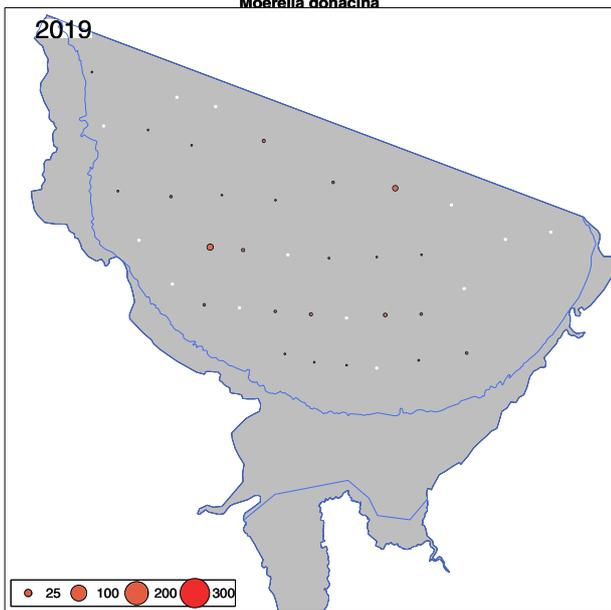
Laevicardium crassum



Moerella donacina

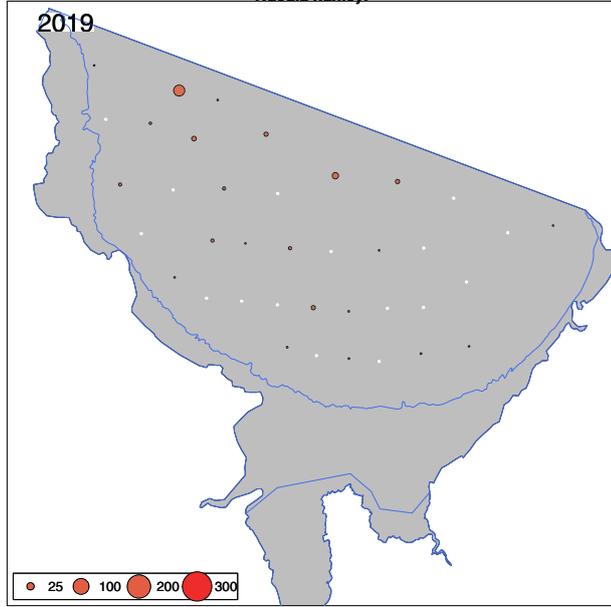
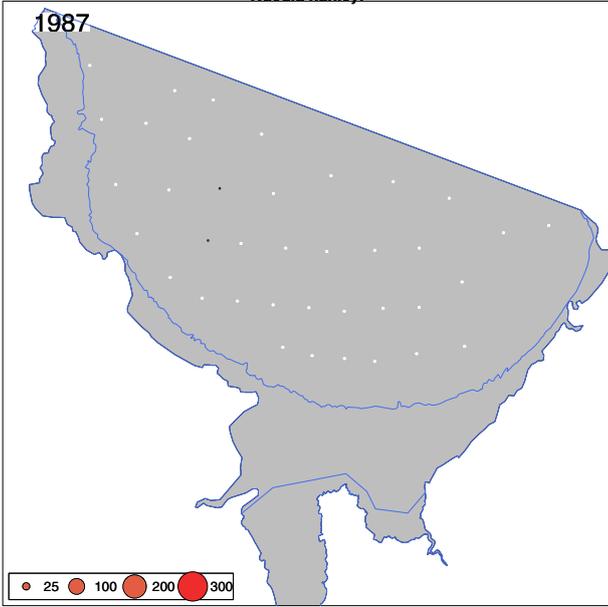


Moerella donacina



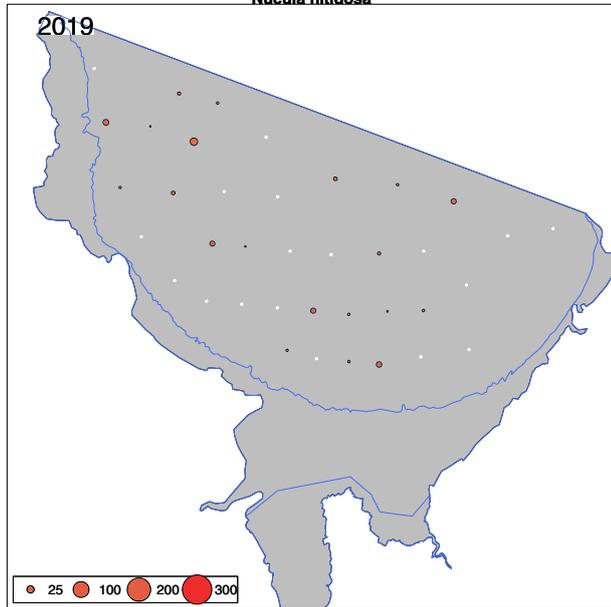
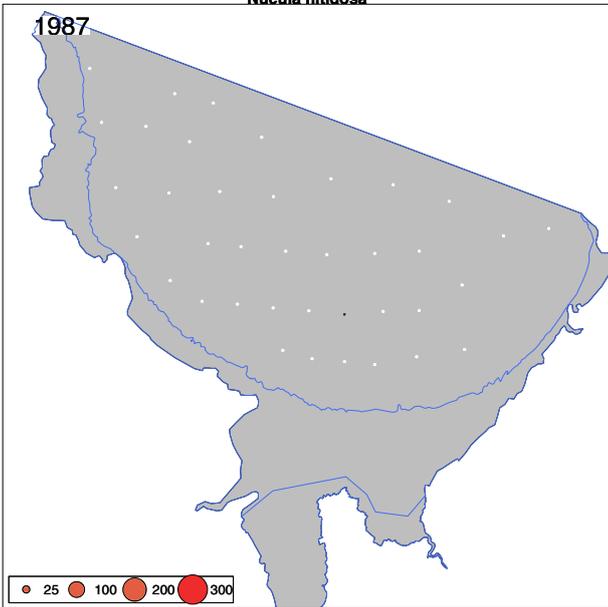
Nucula hanleyi

Nucula hanleyi



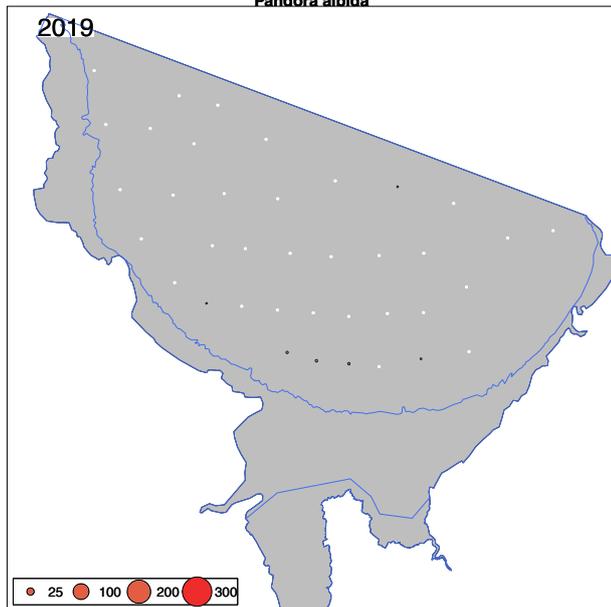
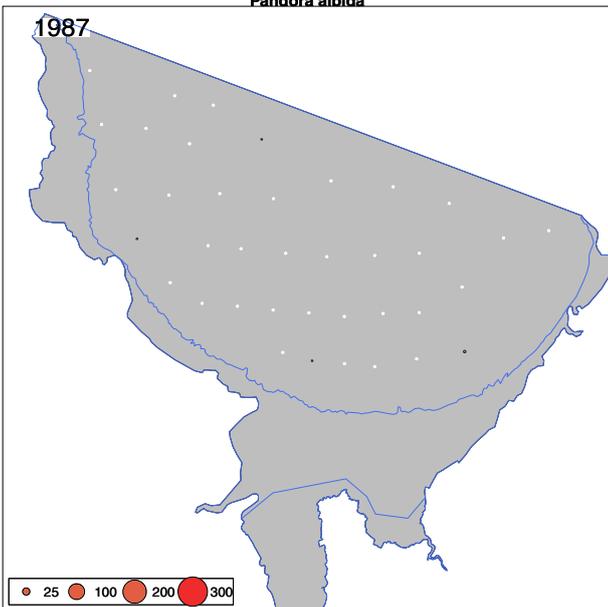
Nucula nitidosa

Nucula nitidosa

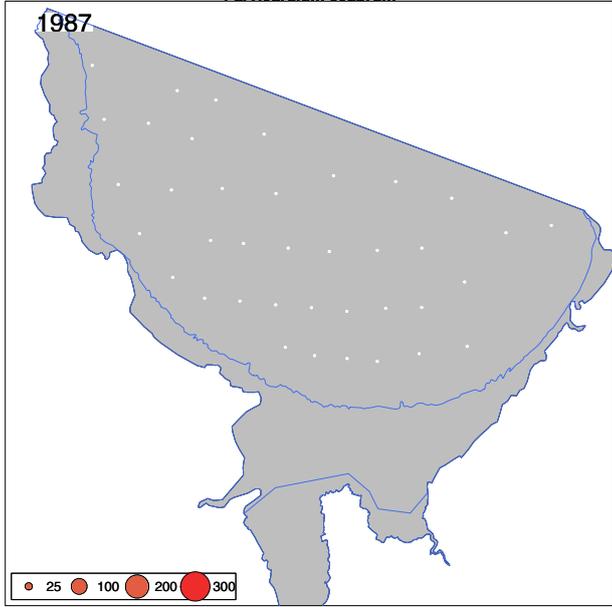


Pandora albida

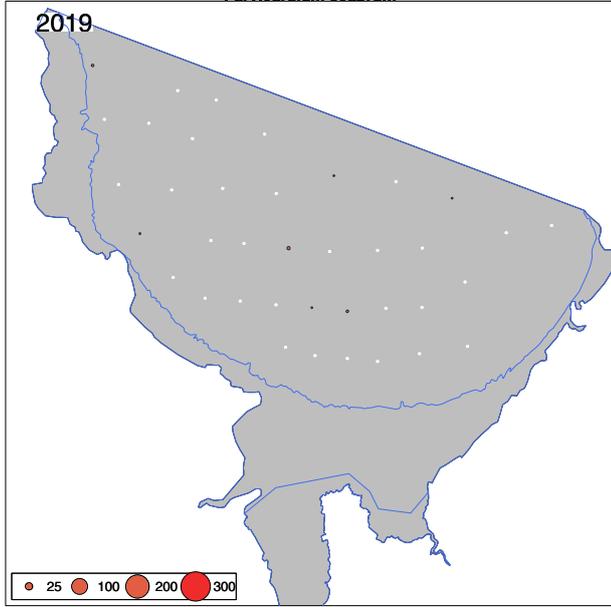
Pandora albida



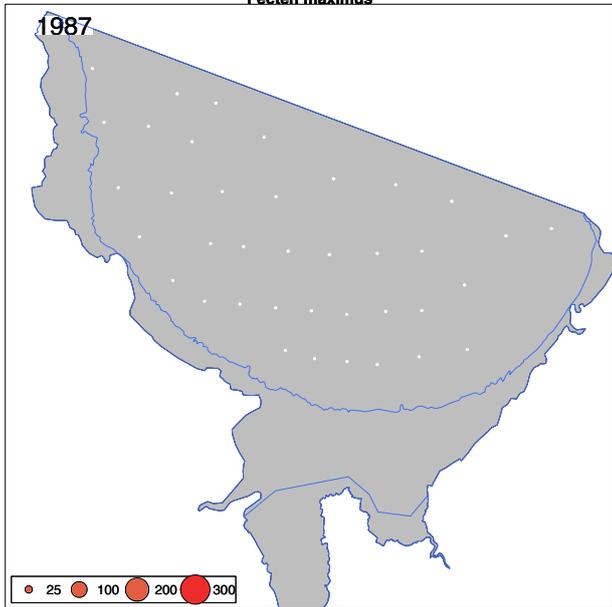
Parvicardium scabrum



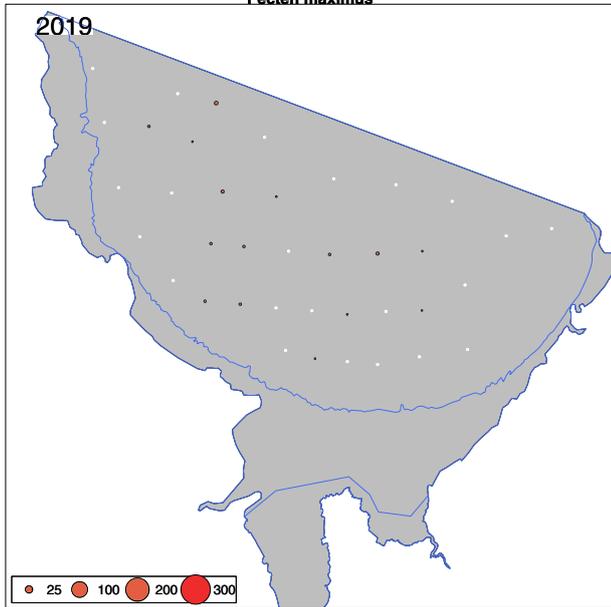
Parvicardium scabrum



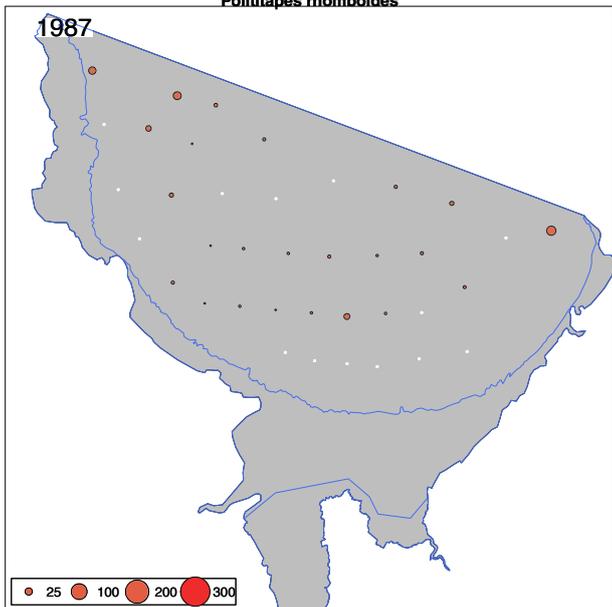
Pecten maximus



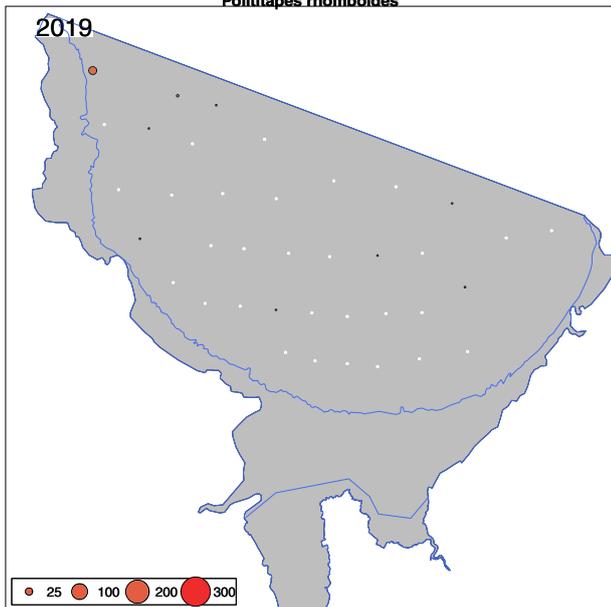
Pecten maximus

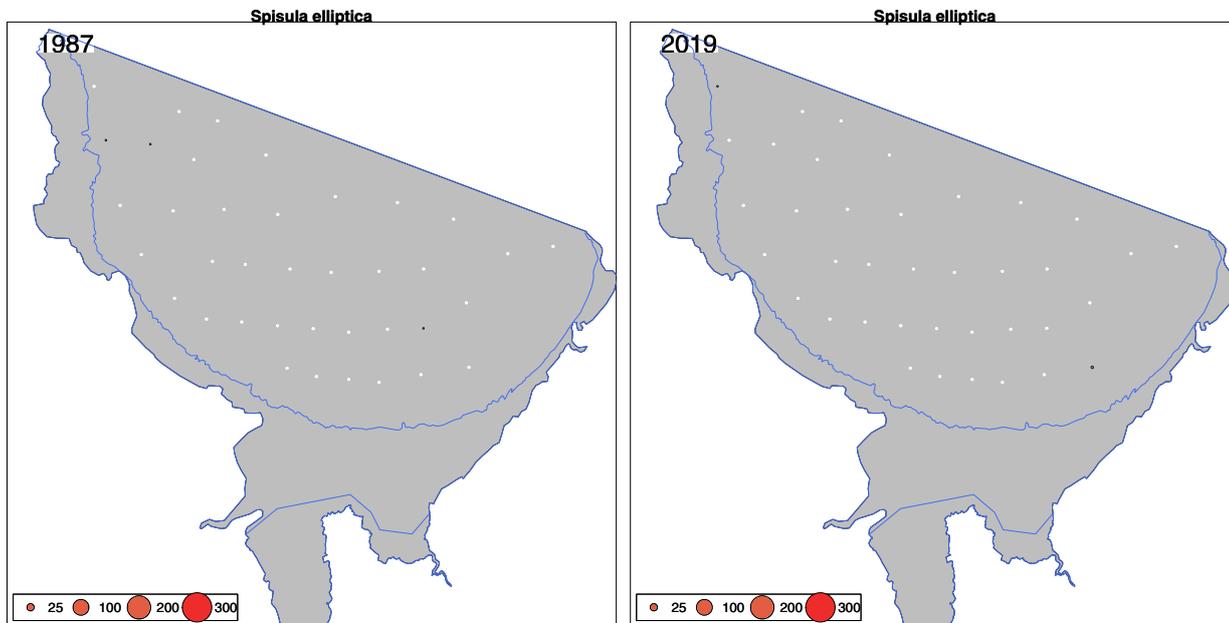


Pollitapes rhomboides

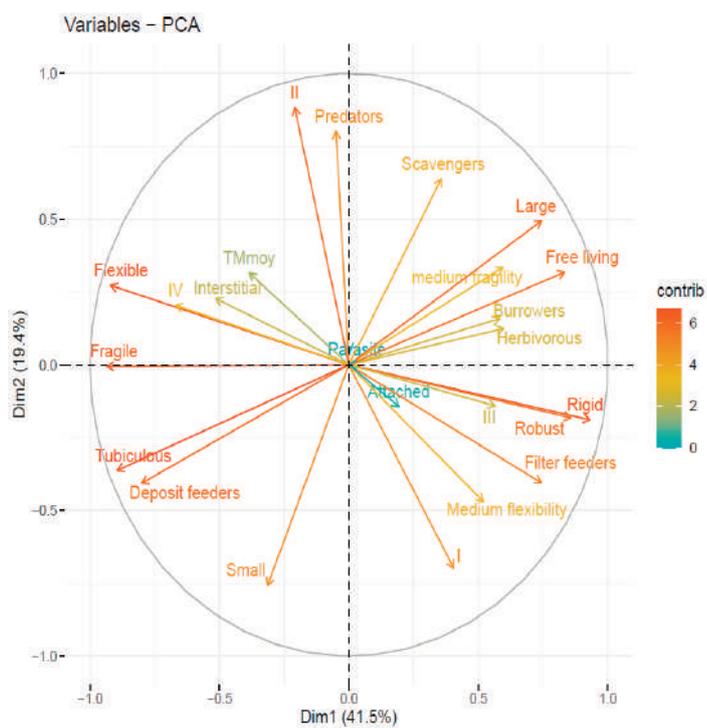


Pollitapes rhomboides

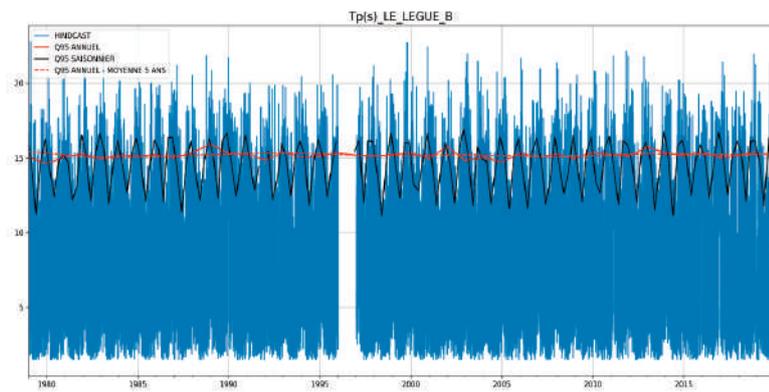
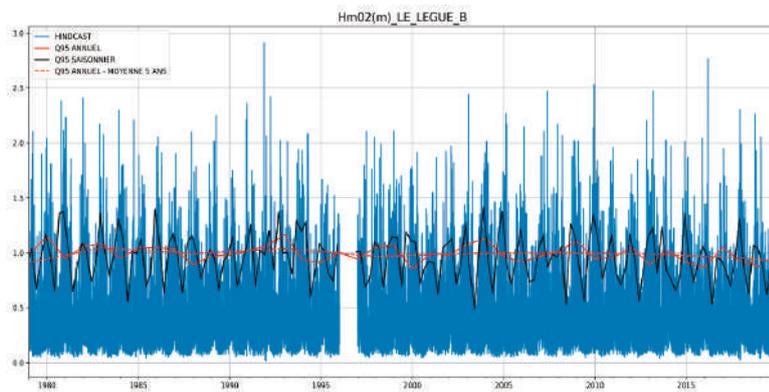




Annexe F : Carte de distribution et d'abondance des principales espèces de bivalves



Annexe G : Carte des facteurs fonctionnels de la station R



Annexe H : Evolution du régime des vagues au cours des 30 dernières années à proximité de la station R (SHOM)



Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC

Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint Briec

site de l'Etoile

22120 Hillion

02.96.32.31.40

anthony.sturbois@espaces-naturels.fr

[http : //www.reservebaiedesaintbriec.com](http://www.reservebaiedesaintbriec.com)

Référence :

A. Sturbois, G. Cormy, A. Le Moal, G. Schaal, C. Broudin, E. Thiebaut, A. Ponsero, P. Le Mao, P. Riera, O. Gauthier, N. Desroy, 2021, Trajectoires taxonomique et fonctionnelle des communautés benthiques subtidale de substrat meuble en fond de baie de Saint-Brieuc (Manche Occidentale). Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, 66 pages.



Coordonné par :



Réserve Naturelle
BAIE DE SAINT-BRIEUC



LEMAR



CNRS UPMC

Station Biologique
Roscoff

Financé et soutenu par:



Saint-Brieuc Agglomération

5 rue du 71^{ème} RI

22000 St-Brieuc

Téléphone : 02 96 77 20 00

Site : saintbrieuc-agglo.fr

Email : accueil@sbaa.fr



VivArmorNature

Espace d'Entreprises Keraia

18 rue du Sabot - Bat. C

22400 Ploufragan

Téléphone : 02 96 33 10 57

Site : vivarmor.fr

Email : vivarmor@orange.fr