Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne

François Le Loc'h

▶ **To cite this version:**

François Le Loc'h. Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2004. Français. NNT : . tel-00009359

HAL Id: tel-00009359

https://theses.hal.science/tel-00009359

Submitted on 1 Jun 2005

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

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

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité Océanologie Biologique

Pour l'obtention du titre de Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale

Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne

François LE LOC'H

Soutenue le 30 janvier 2004
Devant la commission d'examen composée de Messieurs

- Loïc Antoine	Directeur du département RH-IFREMER	Rapporteur
- Pierre Chardy	Professeur, Université de Bordeaux 1	Rapporteur
- Jean Boucher	Directeur de programme-IFREMER	Invité
- Chris L. J. Frid	Professeur, Université de Newcastle, UK	Examinateur
- Christian Hily	Chargé de recherche CNRS, UBO-IUEM	Directeur de Thèse
- Gérard Thouzeau	Chargé de recherche CNRS, UBO-IUEM	Directeur de Thèse

Photo de couverture Christian Hily

A ma Mère

« Tout le malheur de l'homme vient d'une seule chose
qui est de ne savoir demeurer en repos dans une chambre »

Pascal, Les Pensées

Remerciements

La recherche en océanographie n'est jamais un travail solitaire. Enrichie de nombreuses rencontres, cette expérience scientifique fut également une belle aventure humaine. Ces quatre années de thèse n'auraient pu être finalisées sans de nombreux soutiens tant professionnels que personnels. Ces quelques lignes me permettent de remercier sincèrement et chaleureusement ceux et celles qui ont permis la réalisation de ce travail.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde reconnaissance à mes deux directeurs de thèse qui m'ont accordé leur confiance, soutenu et guidé et dont la complémentarité a beaucoup enrichi ce travail : Messieurs Christian Hily et Gérard Thouzeau. Merci Christian, initiateur de ce sujet de thèse et encadrant au quotidien, d'avoir partagé tes connaissances en écologie benthique. Merci Gérard, travailleur infatigable, pour tes conseils et la rigueur que tu as apportée à ce travail.

Je remercie sincèrement Messieurs Loïc Antoine et Pierre Chardy qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs de cette thèse, pour la pertinence de leurs critiques. Je tiens à remercier chaleureusement Monsieur Jean Boucher qui partage la paternité de ce projet de recherche et qui a montré un vif intérêt pour ce travail de son commencement à sa soutenance. Je remercie également le Professeur Chris Frid d'avoir accepter de participer au jury de thèse et pour la justesse de ses commentaires.

Je n'aurais pu réaliser l'analyse de l'évolution des peuplements benthiques du Nord Gascogne sans l'aide du pionnier, Monsieur le Professeur Michel Glémarec, auquel j'exprime ma profonde reconnaissance pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail.

Cette thèse doit également beaucoup à Jacques Grall. Merci à toi Jacques de m'avoir initié à la systématique des invertébrés benthiques, d'avoir été disponible pour les nombreuses déterminations sur lesquelles je séchais lamentablement et pour tes conseils avisés dans les analyses écologiques et statistiques. Merci aussi à Michel Le Duff pour sa précieuse aide dans la détermination des «coches».

Je ne peux oublier mes collègues de bureau : Coralie Raffin, Joëlle Richard et Anne Lorrain, merci de m'avoir supporté au quotidien et de m'avoir accordé votre amitié. Merci Coralie pour ton aide efficace lors de la correction de la thèse et pour tes fameux gâteaux au chocolat, merci Joëlle pour nos discussions gastronomiques et pour tes chocolats suisses qui ont égayé les moments de rédaction et merci Anne pour nos échanges isotopiques et pour ta bouilloire qui m'a permis de faire mes (trop) nombreux cafés quotidiens.

Je tiens à remercier très sincèrement mon ami Pascal Claquin pour son immense camaraderie, pour son soutien et pour nos mémorables pauses-cafés, et ma complice de l'Institut, Solène Connan pour son courage sur la Thalassa, les souvenirs de la mythique bagarre à Bayonne, les sorties terrains sur les estrans de la "pointe Bretagne", sa disponibilité et sa (trop) grande gentillesse. Merci à tous les deux pour tout ce que vous avez fait et pour les bons moments passés au boulot et dans la vraie vie.

Je souhaite exprimer ma reconnaissance au Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR-UMR 6539 CNRS) – de l'Institut Universitaire Européen de la Mer de l'Université de Bretagne Occidentale, ainsi qu'à ses directeurs successifs le professeur Jacques Clavier et Laurent Mémery, de m'avoir accueilli et d'avoir permis la réalisation de ce travail. Je remercie également les benthologues Laurent Chauvaud pour m'avoir initié à l'océanographie et Fred Jean pour ces précieux conseils de modélisateurs. Je souhaite remercier vivement les personnes qui au sein du laboratoire ont grandement facilité ce travail : Rose-Marie Mével, Geneviève Cohat, Annick Masson, Robert Marc, Alain Le Mercier, Christian Tartu, Alain Marhic et Monique Briand.

L'approche développée dans cette étude n'a été possible que grâce de nombreuses collaborations. Je tiens à remercier tout particulièrement Véronique Loizeau pour sa légendaire bonne humeur, son aide et son soutien sans faille et Olivier Le Pape sans qui cette thèse n'aurait pas eu de dénouement modélisé : un énorme merci à tous les deux. Je remercie également toutes les personnes qui ont participé de près ou d'un peu plus loin à ce travail : Fabian Blanchard, Jérôme Huet, Sophie Loyer, Luis Lampert, Jean-Dominique "Mac Gyver" Gaffet, Michel Lunven, Pascal Lazure, Françoise Andrieux-Loyer, Xavier Philippon, Michèle Gourmelon, Yves Desaunay, Robert Bellail, Yves Monbet et Jean-François Bourillet.

Ce travail doit également beaucoup aux stagiaires qui ont souffert à mes côtés au laboratoire et sur les navires océanographiques : Jérôme Jourde, Maëlle Connan, Nolwenn Hémery, Karin Gérard, Aurélie Marin, Arnaud Nivot, Célia Vachet, Céline Allain, Alban Moreau, Anouk Béguin, Aurélie Kwiatkowski, Loïc Baulier, Maud Millet, Marianne Lorgouillioux, Dominique Carval, Nicolas Leterreux, Nicolas Le Garff, Véronique Dupin, Jean-Paul Behaghel, Delphine Benoît, Elodie Giacomini, Edith Salaun, Christophe Flatres, Julien Normand, Sabrina Guduff, Alexandre Tayale.

Je remercie également mes amis et collègues qui ont accepté d'embarquer lors des nombreuses campagnes à la mer : en tout premier lieu Thomas Abiven et Benjamin Guyonnet dont l'aide extrêmement efficace, leur bonne humeur et leur volontarisme ont grandement favorisé les différentes campagnes, Solène Connan la spécialiste des contenus stomacaux, Marion Richard, Fanny Le Fur et Pierre Huonnic les filtreurs, et les benthologues Jacques Grall, Coralie Raffin et Laurent Guérin.

Les campagnes océanographiques sur le plateau continental Nord Gascogne n'aurait pu être réalisées sans les navires océanographiques des armements CIRMAT de l'INSU et GENAVIR de l'IFREMER. Je tiens à remercier particulièrement les équipages des navires océanographiques Côtes de la Manche, Côte d'Aquitaine et Thalassa.

J'ai également une petite pensée pour tous les collègues que j'ai croisés au cours de cette thèse et notamment : Morgane Gallinari, Laurent Guérin, Martial Huet, Nicolas Savoye, Christelle Simon-Colin, Valérie Onillon, Gwenaelle Choquet, Guillemette Joly, Sophie Martin, Sorcha Ni Longhuirt, Matthieu Duchemin, Nicolas Dittert, Eva Bucchiarelli, Agathe Laes, Charlotte Beucher.

Je remercie chaleureusement Solène Connan, Coralie Raffin, Pascal Claquin, Pierre Huonnic, Fanny Le Fur, Erwan Le Han, Sophie Martin et Gwenaelle Choquet pour leur aide précieuse et indispensable pour la correction et le bouclage du manuscrit et notamment la fameuse nuit du 23 au 24 décembre.

Je veux également exprimer la profonde reconnaissance à mes amis Erwan Le Han, Gaëtan "Mister T" et Nelly Le Floc'h, Isabelle Gloaguen, Fred et Catherine Chénier, Yoann David, Olivier Orieux, Cédric et Marie Anne Pann.

Merci également à tous ceux qui ont partagé les désormais fameuses pauses-cafés de l'IUEM.

Bien évidemment, je remercie toute ma famille et tout particulièrement mon père et également Marie et Joseph pour le soutien qu'ils m'ont toujours apporté.

Enfin, ce travail ne serait certainement pas sans le soutien, la patience et la compréhension de mon épouse. Merci Catherine pour tout ce que tu as enduré durant ces quatre années.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité Océanologie Biologique

Pour l'obtention du titre de Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale

Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne

François Le Loc'h

Soutenue le 30 janvier 2004 à l'Institut Universitaire Européen de la Mer
Devant la commission d'examen composée de Messieurs

- Loïc Antoine	Directeur du département RH-IFREMER	Rapporteur
- Pierre Chardy	Professeur, Université de Bordeaux 1	Rapporteur
- Jean Boucher	Directeur de programme-IFREMER	Examinateur
- Chris L. J. Frid	Professeur, Université de Newcastle, UK	Examinateur
- Christian Hily	Chargé de recherche CNRS, UBO-IUEM	Directeur de Thèse
- Gérard Thouzeau	Chargé de recherche CNRS, UBO-IUEM	co-Directeur de Thèse

Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne

Résumé

Dans le double cadre de la conservation des écosystèmes soumis à l'exploitation et du développement durable d'une pêcherie, cette étude intégrée d'écologie benthique concerne la structure, le fonctionnement et l'évolution des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne. Deux communautés distinctes ont été mises en évidence : une première dans la partie centrale de la Grande Vasière et une autre au niveau de la marge externe. Les divergences structurelles au sein de ces communautés traduisent un fonctionnement différent de ces deux écosystèmes contraints par des apports trophiques, des relations biotiques et des régimes de perturbations très différents. Des différences remarquables, notamment sur l'épifaune, ont été détectées en relation avec les perturbations engendrées par le passage des engins traînants. La comparaison des communautés à 35 ans d'intervalle révèle une évolution à long terme des entités biosédimentaires. La structure du réseau d'interactions trophiques a été précisée, en termes de niveaux trophiques et d'origine de la nourriture. Les apports trophiques par sédimentation ont été quantifiés. Aux échelles spatio-temporelles considérées, ils montrent une forte variabilité traduisant le rôle majeur des forçages physiques. Les données acquises au cours de cette étude ont été utilisées pour développer un modèle de réseau trophique à l'état stable de l'écosystème bentho-démersal de la Grande Vasière. A l'échelle annuelle, ce modèle révèle que la majeure partie des apports trophiques par sédimentation n'est pas consommée, que la pression de prédation exercée sur les consommateurs primaires benthiques est forte et que l'incidence des rejets de pêche dans le fonctionnement trophique de cet écosystème est faible. La définition de stratégies de gestion des pêcheries en terme de préservation des écosystèmes soumis à l'exploitation et de développement durable de ces activités doit prendre en compte l'ampleur et les rythmes de ces modifications.

Mots clés :

Golfe de Gascogne ; Grande Vasière ; communautés benthiques ; impacts de la pêche ; structure ; fonctionnement trophique ; évolution à long terme ; flux particulaire détritique ; isotopes stables ; interactions trophiques ; modèle trophique ECOPATH.

Introduction……..……..……... 1

Chapitre 1 : Stratégie scientifique et zone d'étude……..…… 7

1.1 Contexte scientifique…….…… 9
1.2 Présentation de la zone d'étude…….…….. 11
1.2 1 Situation géographique……...……. 11
1.2 2 Grands traits géomorphologiques…… 13
1.2 2 1 Structure géologique du substrat……..…… 13
1.2 2 2 Couverture sédimentaire…….…. 13
1.2 3 Environnement physique et chimique……. 16
1.2 3 1 Courants…….…….. 16
1.2 3 2 Houles…….……. 17
1.2 3 3 Température et salinité…….…… 17
1.2 3 4 Évolution des phénomènes physiques……. 17
1.2 3 5 Évolution saisonnière des sels nutritifs……... 19
1.2 4 Peuplements floristiques et faunistiques……. 20
1.2 4 1 Plancton…….…….. 20
1.2 4 2 Invertébrés benthiques…….…… 22
1.2 4 3 Poissons benthiques et démersaux…….….. 26
1.3 Forçages anthropiques…….…….…… 28
1.3 1 Apports par les rivières…… 28
1.3 2 Pêche…….……... 28

Chapitre 2 : Structure et variabilité spatio-temporelle des peuplements benthiques et démersaux du plateau continental Nord Gascogne……..…... 33

2.1 Matériel et méthodes……..…….. 35
2.1 1 Stratégie d'échantillonnage…….…… 35
2.1 2 Techniques d'échantillonnage…….…… 37
2.1 2 1 La drague Rallier du Baty…….……...… 37
2.1 2 2 La benne Hamon…….…….…… 37
2.1 2 3 Le traîneau-drague A.QUA.R.E.V.E. ……....……. 38
2.1 2 4 Les chaluts à perche……..…...… 38
2.1 2 5 Les carottiers…….….. 40
2.1 3 Acquisition des échantillons - protocole d'échantillonnage…….. 40

2.1 4 Obtention des données…… 41
2.1 4 1 Analyses granulométriques……..…… 41
2.1 4 2 Évaluation de la matière organique totale……..…..…… 42
2.1 4 3 Analyse des échantillons de faune…….. 42
2.1 4 4 Mesure de la biomasse…….…….... 42
2.1 4 5 Richesse spécifique et indice de diversité……...…… 43
2.1 4 6 Coefficients de Présence et de Dominance……. 44
2.1 4 7 Analyse des peuplements par groupes trophiques……..… 45
2.1 5 Outils statistiques : analyses multivariées…….. 47
2.1 5 1 Classification Ascendante Hiérarchique……..…… 47
2.1 5 2 Analyse Multi-Dimensionnelle…….…...… 47
2.1 5 3 Analyse Factorielle des Correspondances……... 48
2.2 Évolution à long terme des peuplements benthiques……..……...… **49**
2.2 1 Échantillonnage……...…… 49
2.2 2 Résultats……..… 51
2.2 2 1 Le sédiment…….…… 51
2.2 2 2 Inventaire des espèces…….…… 59
2.2.2 3 Identification des peuplements…….…… 63
2.2 3 Synthèse - Discussion…….…… 85
2.2 3 1 Critique de la méthode - qualité de l'échantillonnage…..…..……..…… 85
2.2 3 2 Synthèse…….…….. 86
2.2 3 3 Hypothèses explicatives…….…….. 88
2.2 4 Conclusion……..… 95
2.3 Caractérisation écologique des peuplements…….. 97
2.3 1 Facteurs édaphiques……..…..… 98
2.3 1 1 Analyse granulométrique……. 98
2.3 1 2 Matière organique……...… 100
2.3 2 Identification des peuplements……..…. 101
2.3 2 1 Structure taxonomique……..… 102
2.3 2 2 Identification des groupes de stations et des unités de peuplements……... 103
2.3 3 Descripteurs synthétiques des peuplements……..….. 104
2.3 3 1 Macrofaune benthique…….… 104
2.3 3 2 Macrofaune et mégafaune épigées……... 106
2.3 3 3 Grande mégafaune épigée et poissons benthiques et démersaux associés….. 106
2.3 4 Analyse de la structure trophique des peuplements……..…….. 107
2.3 4 1 Richesse spécifique……...… 107
2.3 4 2 Abondance…… 109

2.3 4 3 Biomasse……..…..… 110
2.3 5 Caractérisation générale des peuplements…… 111
2.3 6 Synthèse - Discussion - Conclusion……. 116
2.3 6 1 Le sédiment…….. 116
2.3 6 2 Les entités biosédimentaires…… 117
2.3 6 3 Variabilité spatiale des peuplements benthiques…….. 117
2.3 6 4 Structure trophique et fonctionnement……..…… 121
2.4 Variabilité saisonnière des facteurs édaphiques et des peuplements de la Grande Vasière et de sa marge externe…….…...……. 125
2.4 1 Variabilité saisonnière des facteurs édaphiques…… 125
2.4. 1 1 La granulométrie……...…… 125
2.4 1 2 La matière organique…….…… 127
2.4 2 Variabilité saisonnière de la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon…….……... 128
2.4 2 1 Descripteurs synthétiques……. 128
2.4 2 2 Structures trophiques…….…… 135
2.4 3 Variabilité saisonnière de l'épifaune…….…… 137
2.4 3 1 Descripteurs synthétiques……..…… 137
2.4 3 2 Coefficient de dominance (abondance x biomasse)…….…..… 140
2.4 4 Exemples de la variabilité saisonnière au sein de la mégafaune……...…… 140
2.4 4 1 La langoustine (*Nephrops norvegicus*)…….…….…… 140
2.4 4 2 La galathée (*Munida rugosa*)…… 142
2.4 4 3 Le merlu (*Merluccius merluccius*)…… 142
2.4 5 Synthèse et discussion……...…… 144
2.4 5 1 Dynamique sédimentaire…….….. 144
2.4 5 2 Dynamique des communautés benthiques…….…… 145
2.4 5 3 Hypothèse d'évolutions saisonnières et de fonctionnement trophique……. 146
2.4 6 Conclusion……..……... 148
2.5 Impacts de la pêche sur les peuplements…….. 149
2.5 1 Descripteurs des communautés……. 150
2.5 1 1 Modèle DIMO (« Diversity Monitoring »)…….…..… 151
2.5 1 2 Comparaison des courbes Abondance/Biomasse……..… 153
2.5 2 Cas particulier de l'épifaune……..…….. 157
2.5 2 1 Richesse spécifique moyenne……...…. 158
2.5 2 2 Abondance…… 158
2.5 2 3 Coefficients de dominance en Abondance x Biomasse…… 159
2.5 2 4 Ratio espèces sessiles/espèces vagiles…….. 160

2.5 2 5 Ratio carnivores/consommateurs primaires……..…… 160

2.5 2 6 Sensibilité des espèces de l'épifaune au passage des chaluts de fond…….. 161

2.5 3 Discussion - Conclusion…….……..… 162

2.5 3 1 Difficulté de l'étude……...… 162

2.5 3 2 Impact de la pêche au sein du peuplement…….… 162

2.5 3 3 Impact de la pêche sur l'épifaune…….…. 164

Chapitre 3 : Fonctionnement du réseau trophique de la Grande Vasière…….…… 167

3.1 Flux particulaire détritique……..……..…. 170

Vertical export of particulate matter on the continental shelf of the Bay of Biscay (NE Atlantic): spatial and seasonal patterns……..…… 171

3.2 Relations trophiques……..……. 211

3.2 1 Les nécrophages…… 211

3.2 1 1 Matériel et méthodes……..... 211

3.2 1 2 Résultats…….…….... 212

3.2 1 3 Discussion……..…… 214

3.2 2 Régime alimentaire des poissons…….. 215

3.2 2 1 Matériel et méthodes……..... 215

3.2 2 2 Résultats……... 215

3.2 2 3 Discussion…….…… 220

3.2 3 Ratios isotopiques stables……. 222

Stable carbon and nitrogen isotope analysis of Nephrops norvegicus/Merluccius merluccius fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic)……..……. 223

3.3 Modèle de fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal de la Grande Vasière……..…….. 243

3.3 1 Présentation du modèle ECOPATH…….……..… 243

3.3 1 1 Équation principale……...……..… 243

3.3 1 2 Application du modèle ECOPATH à la Grande Vasière……..……. 245

3.3 1 3 Obtention des différents paramètres du modèle……. 249

3.3 1 4 Paramètres initiaux en entrée du modèle ECOPATH Grande Vasière…..… 251

3.3 2 Résultats du modèle ECOPATH équilibré pour la Grande Vasière……. 253

3.3 2 1 Paramètres généraux des compartiments trophiques…… 253

3.3 2 2 Paramètres de l'écosystème global…….……..…… 256

3.3 2 3 Interactions trophiques…….…. 258

3.3 3 Discussion……. 262

3.3 3 1 Validité du modèle……...… 262

3.3 3 2 Fonctionnement du système……. 265

3.3 4 Conclusions - Perspectives……... 273

Chapitre 4 : Synthèse et discussion générale…….……..…. 275

4.1 Structure des communautés benthiques de la Grande Vasière et de sa marge externe……..……..… 277

4.2 Contribution à la connaissance du réseau trophique bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière..…….…... 281

4.3 Impacts et conséquences de la pêche au sein des communautés benthiques de la Grande Vasière…… 285

4.4 Évolution des peuplements de la macrofaune benthique au cours des 35 dernières années…….…….... 290

4.5 Le passé, le présent et l'avenir de l'écosystème benthique de la Grande Vasière : de la Grande Vasière vers la Grande Sablière ?…….…….….. 294

4.6 Propositions de gestion…….…. 296

4.7 Perspectives……..... 299

Conclusion…….…...…..… 301

Références bibliographiques…….….. 305

Annexes

Introduction

Les interrogations récentes sur le fonctionnement et l'état de santé des écosystèmes de la planète ont conduit à l'adoption de conventions internationales (Rio, OSPAR, Jakarta) visant à la préservation, la gestion et l'utilisation durables des ressources naturelles.

La Convention sur la Diversité Biologique, signée à Rio en 1992, définit la diversité biologique comme « la variabilité des organismes vivants de toutes origines incluant, *inter alia*, les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques autres et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela inclut la diversité au sein des espèces, entre les espèces et entre les écosystèmes ». Cette définition reconnaît ainsi deux composantes de la diversité biologique : la richesse biologique (elle-même divisée en trois niveaux : la diversité au sein et entre les écosystèmes et les habitats, la diversité des espèces et la variation génétique au sein d'une espèce) et le fonctionnement écologique des systèmes. Ces deux composantes nécessitent ainsi d'être protégées (Frid et Hall, 2001). Elle intègre aussi l'idée de la gestion saine et de l'utilisation durable des ressources naturelles (Stork, 1994).

Le concept de développement durable cherche à concilier développement économique, bien-être social et protection de l'environnement. Il a été défini par Brundtland (1987) comme un « développement qui répond aux besoins du présent sans compromettre la capacité des générations futures à subvenir à leurs propres besoins ». L'OSPAR (Commission OSlo-PARis) exige de ses états membres (dont la France) la mise en œuvre de mesures d'acquisitions de connaissances scientifiques et de surveillance dans le but de déterminer l'état de santé des écosystèmes et de promouvoir des mesures de préservation et de gestion dans un objectif de développement durable.

En 1995, le mandat de Jakarta sur la Diversité Biologique Marine et Côtière définit l'approche écosystémique comme « l'application de méthodologies scientifiques focalisées sur les niveaux d'organisation biologique qui comprennent les structures essentielles, les processus, les fonctions et les interactions entre les organismes et leur environnement. Elle reconnaît que les humains, avec leur diversité culturelle, sont une composante intégrale de nombreux écosystèmes ».

Un écosystème est un système complexe d'interactions des espèces entres elles et entre celles-ci et le milieu (Frontier et Pichod-Viale, 1993). Frontier (1999) précise que les écosystèmes sont des systèmes ouverts, traversés par des flux de matière et d'énergie, couvrant une vaste gamme d'échelles, avec des réseaux trophiques dont les organismes, variant de la fraction du micron à plusieurs mètres, montrent des stratégies démographiques et alimentaires variées. Ce sont aussi des systèmes aux interactions complexes, directes ou indirectes, simultanées ou retardées, aux équilibres dynamiques et présentant des réponses aux fluctuations de l'environnement souvent non linéaires.

Or, les écosystèmes marins, notamment côtiers, subissent d'importantes perturbations : dégradations et pertes d'habitats, surexploitation par l'activité de pêche, pollution de l'eau, introduction d'espèces exotiques, réchauffement climatique, etc. (Gray, 1997). La nécessité de la mise en place de mesures de gestion est plus que jamais d'actualité, bien que les connaissances scientifiques sur le fonctionnement des écosystèmes restent encore limitées dans le milieu marin.

Au sein du domaine maritime français, le Golfe de Gascogne est une grande baie ouverte sur l'océan Atlantique, dotée d'un large plateau continental dans sa partie Nord. Soumise à des conditions climatiques contrastées, sa façade française reçoit d'importants apports terrigènes par le biais des fleuves principaux, la Loire et la Gironde. Son plateau continental est le siège d'une importante pêcherie dont les principaux stocks halieutiques montrent des signes de surexploitation. Définis par

Sherman (1994) comme l'un des grands écosystèmes marins « Celtic-Biscay Shelf », il demeure néanmoins mal connu.

A partir de ces constats, la communauté océanographique s'est mobilisée autour de deux grands programmes nationaux (PNEC et Défi) qui ont pour but d'améliorer la connaissance, d'apporter un diagnostic fiable de l'état de santé des écosystèmes du Golfe de Gascogne et de proposer des solutions de gestion dans un objectif de développement durable. Ce travail de thèse s'insère dans ce contexte international et national et plus particulièrement dans le cadre d'une des opérations de recherche de « chantier Golfe de Gascogne » du PNEC.

La connaissance de la structure des communautés benthiques du Golfe de Gascogne présente d'importantes lacunes par rapport à d'autres écosystèmes exploités comme la Mer Baltique ou la Mer du Nord (Lindeboom et de Groot, 1998). Contrairement au système pélagique étudié récemment (Lampert, 2001 ; Lampert *et al.*, 2002 ; Gohin *et al.*, 2003), aucune description des peuplements d'invertébrés benthiques n'avait été réalisée à l'échelle du plateau continental Nord Gascogne depuis les travaux de Glémarec (1969). La structure et le fonctionnement des communautés benthiques sont déterminés par des forçages, qu'ils soient sédimentaires (Gray, 1981), hydrodynamiques (Cabioch, 1968), climatiques (Tunberg et Nelson, 1998), biotiques (compétition : Huston, 1979 ; prédation : Paine, 1969) ou anthropiques (eutrophisation : pour revue Grall et Chauvaud, 2002 ; pêche : Hall, 1999 ; espèces introduites : Chauvaud *et al.*, 2000) ; etc.). L'exploitation par pêche modifie le fonctionnement des écosystèmes benthiques. Elle agit directement sur les populations en induisant des mortalités différentielles des espèces sous l'action des engins de pêche et, indirectement, par modification des interactions biotiques (compétition, prédation), induisant de fait des évolutions dans la structure des peuplements benthiques. Ainsi, par le jeu des interactions biotiques « en cascade » au sein de l'écosystème, la dynamique des poissons démersaux, prédateurs des populations d'invertébrés, s'en trouve également perturbée. L'actualisation de la connaissance des peuplements d'invertébrés benthiques et l'analyse de leurs interactions sont donc indispensables afin d'aborder l'étude du fonctionnement des écosystèmes du Golfe de Gascogne.

Cette étude s'inscrit dans le cadre général de la problématique « comment les pêcheries affectent-elles la dynamique des communautés benthiques et quels en sont les effets en retour sur l'exploitation ? ». L'approche développée dans ce travail de thèse est écosystémique, placée dans le contexte d'une pêcherie bentho-démersale, dans l'optique de la gestion durable d'un écosystème, du maintien et de la préservation de l'intégrité de ses propriétés ou le cas échéant de sa restauration.

Les objectifs de cette étude, centrée sur la Grande Vasière du plateau continental Nord Gascogne, sont l'identification des structures actuelles des peuplements d'invertébrés benthiques, la définition du réseau d'interactions biotiques, la compréhension du fonctionnement de cet écosystème et la mise en évidence des tendances d'évolution à long terme de ses peuplements. Cette approche intégrée d'un écosystème exploité devrait permettre d'apporter des éléments nouveaux dans la connaissance des mécanismes et processus biologiques et écologiques impliqués dans la dynamique de l'environnement côtier et du large.

Ce mémoire est structuré en quatre parties. Un premier chapitre développe la problématique générale de l'étude, son contexte scientifique ainsi que les connaissances disponibles sur la zone d'étude. Le deuxième chapitre est axé sur la structure des communautés benthiques. Divisé en cinq parties, il présente successivement la stratégie d'échantillonnage, l'évolution des communautés benthiques au cours des 35 dernières années, la structure actuelle de ces communautés, leur variabilité temporelle et l'impact que peut y induire la pêche au chalut de fond.

Le troisième chapitre étudie le fonctionnement trophique de la Grande Vasière. Il se compose de trois parties : le couplage pelagos-benthos par l'intermédiaire de la sédimentation de la production primaire pélagique, les interactions trophiques et le fonctionnement trophique de l'écosystème benthо-démersal.

Le quatrième et dernier chapitre est une synthèse des résultats ; il comprend une discussion générale développant les apports de cette étude quant à la compréhension du fonctionnement des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne et se termine par les perspectives envisagées à l'issue de ce travail.

Enfin, la conclusion résume les acquis majeurs de cette thèse.

Chapitre 1

Stratégie scientifique et zone d'étude

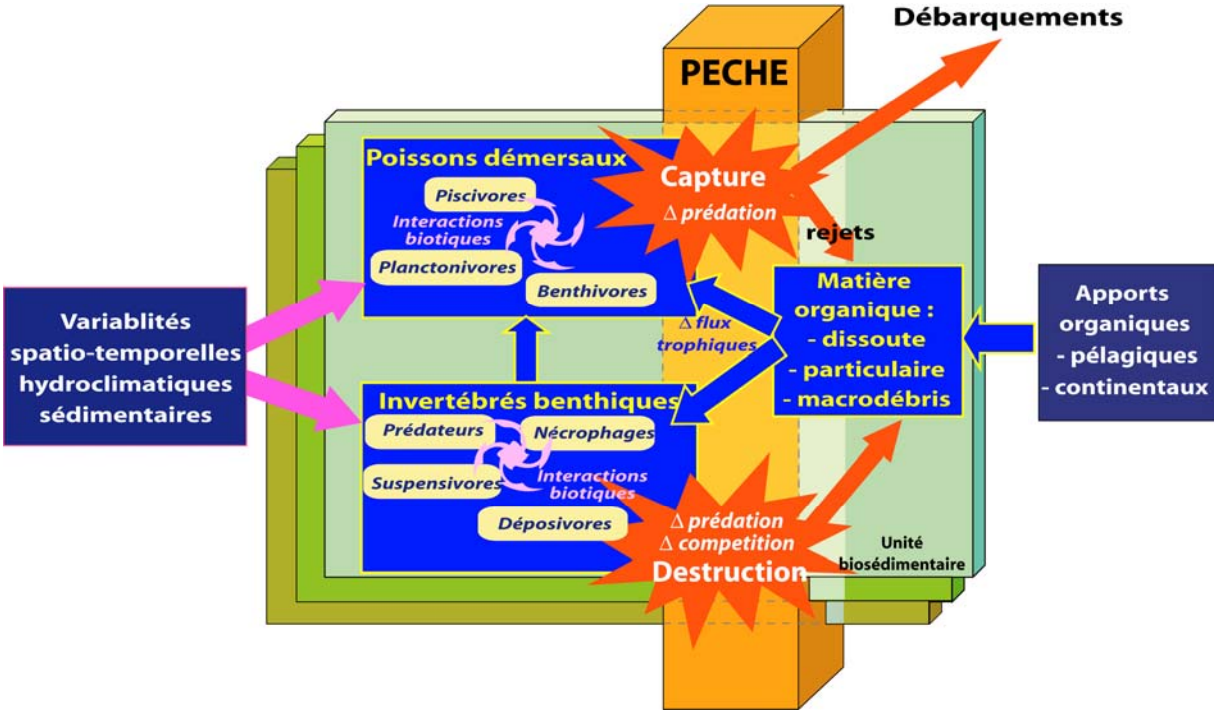
1.1 Contexte scientifique

Succédant au Programme National d'Océanographie Côtière (PNOC) « chantier Atlantique », le chantier Golfe de Gascogne du Programme National Environnement Côtier (PNEC) a été lancé en 1999. Sa principale orientation vise à la connaissance des écosystèmes du plateau continental du Golfe de Gascogne dans une finalité principalement halieutique, mais aussi biogéochimique. C'est pourquoi ses principaux thèmes de recherche sont la modélisation hydrodynamique, la caractérisation et le fonctionnement des écosystèmes pélagiques et benthiques, les impacts de la pêche sur les communautés benthiques, les impacts des panaches fluviaux sur les grands cycles biogéochimiques et l'étude des nourriceries de sole (Herbland, 2002). Trois critères principaux ont conduit à choisir le Golfe de Gascogne comme zone d'étude dans le cadre du PNEC. Tout d'abord, c'est un milieu hétérogène et contrasté : son plateau continental large au nord va en s'amenuisant dans sa partie sud et se caractérise par une forte influence des conditions climatiques et des variations saisonnières de grande amplitude. De plus, il est soumis à l'influence de grands fleuves (Loire et Gironde) qui apportent des eaux dessalées et riches en nutriments. Ensuite, le Golfe de Gascogne est un milieu exploité par la pêche avec une grande diversité de navires, d'engins de capture et de métiers et d'espèces commerciales. Enfin, le fonctionnement de cet écosystème est encore mal connu. Ainsi, les objectifs généraux du PNEC Golfe de Gascogne sont :

- d'identifier, de comprendre et de quantifier les causes de variabilité de certains écosystèmes pélagiques et benthiques pour en modéliser la structure, le fonctionnement et la production,
- de mettre en relation cette variabilité avec les cycles de vie des principales espèces de poissons pélagiques et démersaux,
- d'évaluer l'impact de la pêche chalutière sur la structuration des communautés d'invertébrés benthiques et de poissons démersaux de la Grande Vasière,
- d'estimer les conséquences de cet impact pour les ressources halieutiques concernées.

Au sein de ce programme, ce travail de thèse s'inscrit dans l'action de recherche sur les communautés benthiques et démersales de la Grande Vasière et de ses abords. L'objectif général de cette action de recherche est de définir la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques benthiques de la zone Nord-Gascogne et d'analyser les changements qu'ont pu y induire la pêche commerciale d'une part, et le changement global dit « climatique » d'autre part.

Au sein de l'écosystème benthique et démersal de la Grande Vasière, la perturbation anthropique engendrée par le chalutage des fonds se superpose aux sources de variations naturelles spatio-temporelles hydroclimatiques, édaphiques et trophiques (apports organiques d'origines pélagique et continentale). Elle agit directement sur les communautés par l'accroissement des mortalités (captures, blessures et rejets de pêche) et la modification de l'habitat (destruction de structures, remise en suspension de pélites), ce qui conduit à des modifications biotiques (compétition et prédation) au sein de l'écosystème (figure 1.1 1).



<u>Figure 1.1 1</u> : Schéma conceptuel synthétisant le fonctionnement de l'écosystème benthique et démersal de la Grande Vasière sous l'influence des forçages biotiques, abiotiques et anthropiques.

D'un point de vue socio-économique, les pêcheries benthiques et démersales constituent la plus grande part de l'activité française en terme de nombre de bateaux, d'emplois et de métiers. Elles représentent aussi la part majeure en valeur économique, que ce soit en Méditerranée ou en Atlantique. Le choix du Golfe de Gascogne s'impose en outre par son importance socio-économique dans l'ensemble de l'activité halieutique française, en raison de l'abondance et de la production des ressources comme de l'activité des pêcheries. Celui de la partie nord du plateau est motivé par la présence d'un écosystème, la Grande Vasière, dont les caractéristiques sont originales au regard de la grande majorité des plateaux continentaux. La Grande Vasière est le siège d'importantes pêcheries de sole, merlu et langoustine, dont l'évolution des productions met en question la préservation de ces ressources comme celle de leur exploitation.

Sur la base du constat de la dégradation des pêcheries du Golfe de Gascogne, l'IFREMER a développé parallèlement au PNEC un programme de recherche : le Défi Golfe de Gascogne. Les grands axes de ce programme sont orientés principalement sur la compréhension des interactions entre les ressources halieutiques, l'environnement, la pression anthropique à l'échelle régionale et les régulations sociales et économiques. Ce programme développe le principe de pêches et environnements durables en intégrant la préservation sociale et économique de l'activité, ainsi que celle des ressources exploitées et de l'environnement. Ainsi, dans le cadre de ces pêcheries, l'objectif final est de prévoir l'évolution du système sous divers scénarios climatiques et économiques.

Le développement de ces deux programmes de recherche complémentaires (PNEC et Défi) souligne l'intérêt du Golfe Gascogne, comme zone d'études, dans une perpective de gestion durable des activités et des ressources exploitées sur la façade atlantique française.

1.2 Présentation de la zone d'étude

Après un aperçu géographique du plateau continental Nord Gascogne, les grands traits morphologiques et édaphiques ainsi que les paramètres physiques et chimiques seront abordés avant un rapide résumé des connaissances sur les peuplements planctoniques, benthiques et démersaux de la zone.

1.2 1 Situation géographique

Le Golfe de Gascogne est une baie océanique largement ouverte sur l'Océan Atlantique. Il est bordé au Nord et à l'Est par la France et au Sud par l'Espagne (figure 1.2 1). Dans l'espace maritime atlantique de la France, le plateau continental du Golfe de Gascogne occupe une vaste étendue avec une largeur maximale d'environ 300 km à l'Ouest d'Ouessant (mer d'Iroise) en s'amenuisant vers le Sud avec 120 km au large de la Gironde et 30 km au large du pays Basque et des côtes espagnoles (figure 1.2 2). Sa limite externe (accore), marquée par la rupture de pente entre le plateau (1 à 5 ‰) et le talus continental (10 à 100 ‰), se situe à une profondeur de 170 m au Nord, aux confins de la Manche et de l'Océan Atlantique, et de 140 à 150 m au Sud aux abords du Canyon de Cap-Ferret (Lesueur et Klingebiel, 1976).

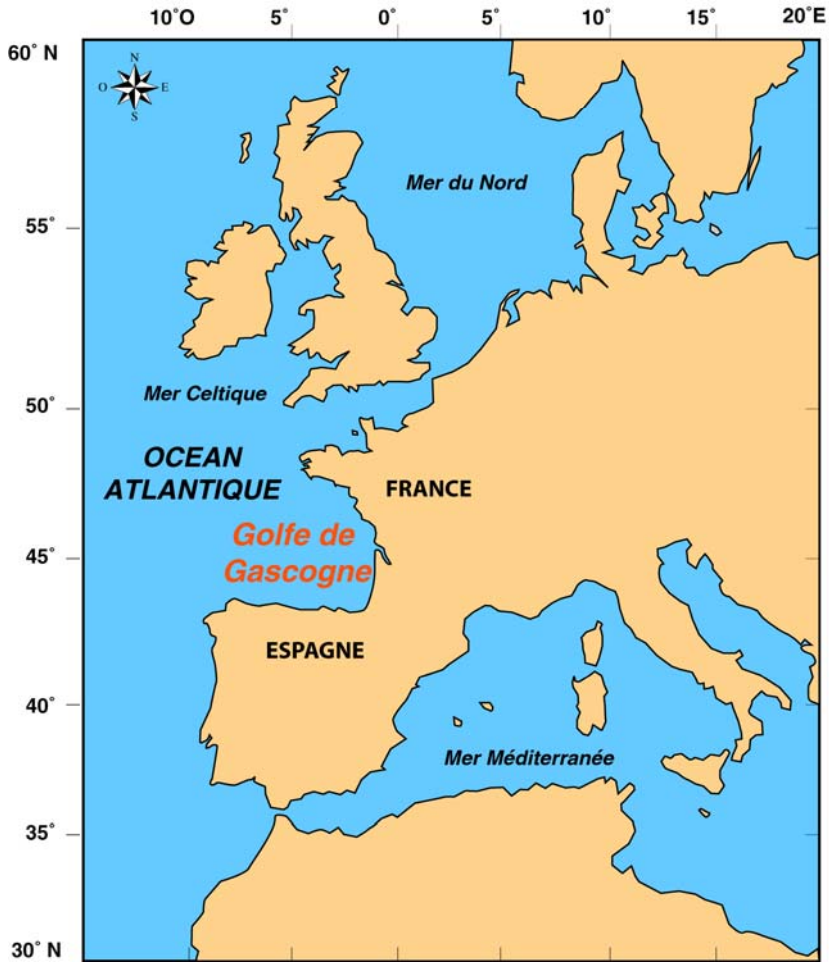


Figure 1.2 1 : Localisation du Golfe de Gascogne dans son contexte européen.

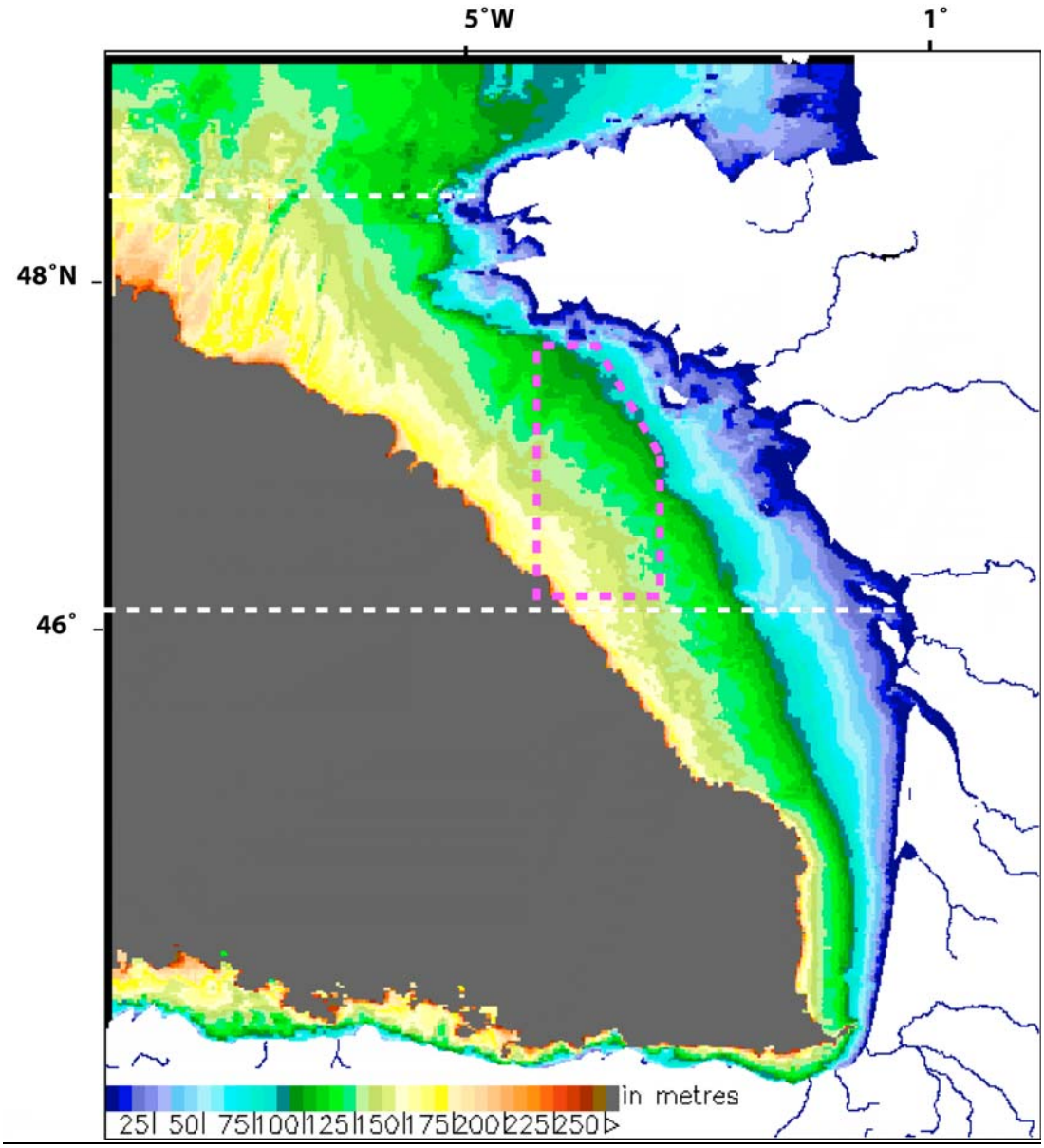


Figure 1.2 2 : Cartographie de la bathymétrie du plateau continental du Golfe de Gascogne (source serveur télédétection du Golfe de Gascogne : www.ifremer.fr/cersat). Les limites de la plate-forme Nord Gascogne sont indiquées en pointillés blancs, celles de la zone de la présente étude en rose.

La plate-forme continentale Nord Gascogne (encore appelée sud armoricaine : Bretagne-Vendée) est délimitée au Nord par la latitude d'Ouessant et du Goulet de Brest (48°30 N) et au Sud par le plateau de Rochebonne (46°10 N). Elle représente une surface de 50 000 km² (Chassé et Glémarec, 1976). La zone étudiée au cours de ce travail est comprise entre les latitudes de la pointe de Penmarc'h (47°48 N) et celle de Rochebonne pour des profondeurs de 100 à 200 m (figure 1.2 2).

La Loire et la Gironde sont les deux principaux fleuves qui se déversent sur le plateau continental du Golfe de Gascogne. Leurs débits annuels moyens sont d'environ 900 $m^3.s^{-1}$ pour chacun d'entre eux, avec des pics dépassant 3 000 $m^3.s^{-1}$ à la fin de l'hiver et au printemps et n'atteignant que 200 $m^3.s^{-1}$ à la fin de l'été (Lazure et Jégou, 1998).

1.2 2 Grands traits géomorphologiques

1.2 2 1 Structure géologique du substrat

La marge continentale s'est ébauchée au Jurassique (200 Ma au Mésozoïque, c'est-à-dire à l'ère secondaire), lors de l'ouverture du Golfe de Gascogne par écartement de la plaque ibérique. Sa limite Sud résulte de l'effondrement du bassin de Parentis au Crétacé inférieur (milieu du Mésozoïque : 120 Ma). Elle a ensuite évolué comme les marges « stables » de type atlantique avec des affleurements de terrains mésozoïques et surtout cénozoïques (tertiaire). Ces affleurements forment une couverture de structure monoclinale faiblement inclinée vers l'ouest et localement déformée par un faisceau de fractures orientées Nord-Ouest – Sud-Est. Ils reposent en discordance sur le socle hercynien du Massif Armoricain (Lesueur et Klingebiel, 1976). Les failles qui découpent le socle en blocs s'inscrivent dans trois directions majeures :

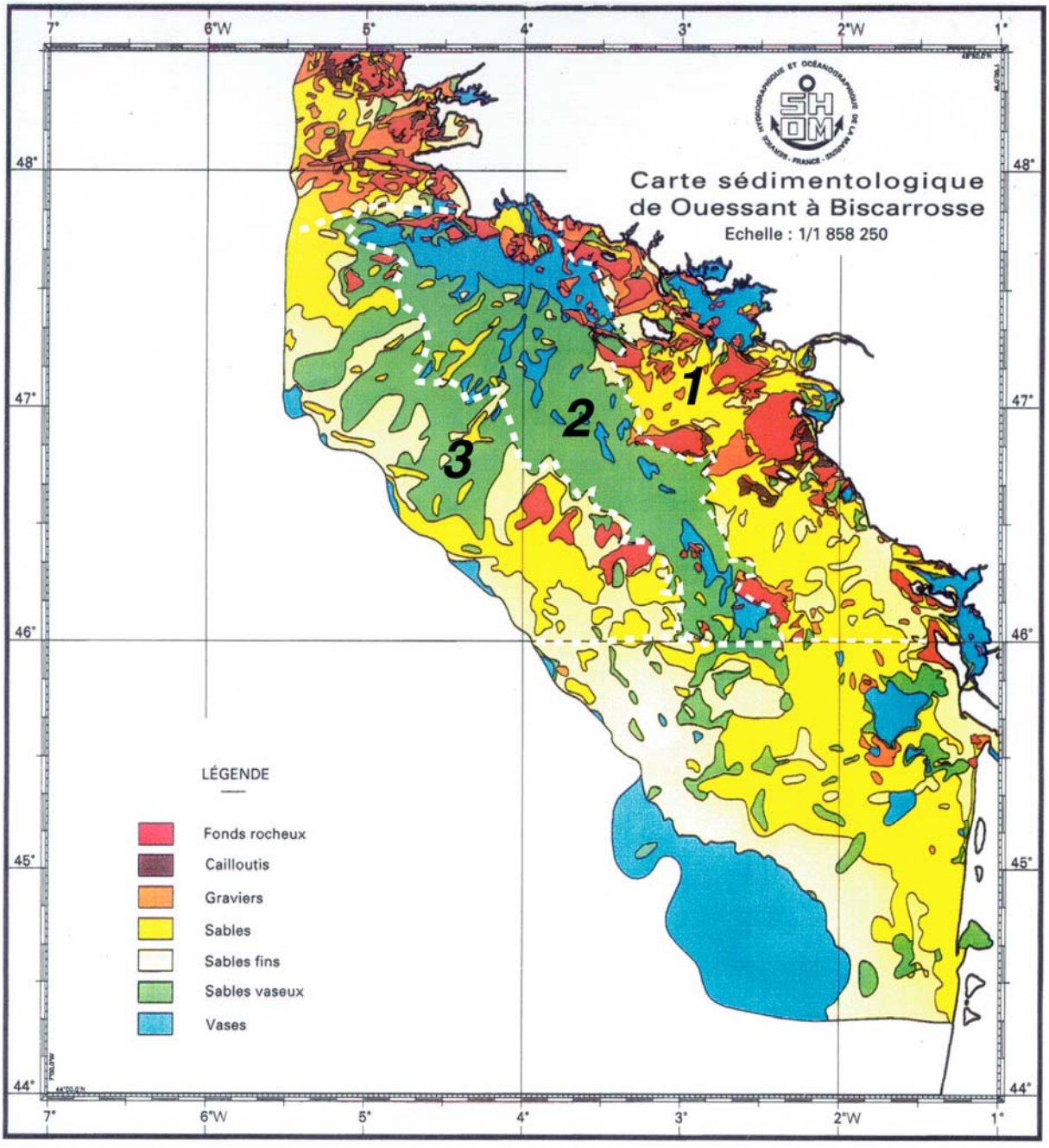
- Ouest/Nord-Ouest – Est/Sud-Est, parallèle à la ligne générale du rivage (direction sud-armoricaine de l'axe anticlinal de Cornouaille),
- Ouest - Est, parallèle à la côte nord de Bretagne (direction nord-armoricaine),
- Nord/Ouest – Sud/Est, parallèle à la direction moyenne des isobathes de 110 à 160 m (direction de la faille de Kerforne en presqu'île de Crozon).

Le plateau continental du Nord du Golfe de Gascogne se subdivise en trois zones disposées parallèlement à la côte. Tout d'abord, la zone interne se compose de dépressions prélittorales, résultats du comblement partiel des vallées prolongeant les fleuves actuels et de l'échine prélittorale qui supporte les îles armoricaines. Ensuite lui succède la zone médiane, au relief monotone et à la pente faible accidentée de massifs rocheux isolés, dont le relief est estompé par le colmatage des sédiments fins (vases et sables composant la Grande Vasière). Enfin, la zone externe est caractérisée par une pente faible et une topographie irrégulière où alternent des platiers à fonds durs et rocheux ; elle est traversée par quelques paléo-chenaux (Lesueur et Klingebiel, 1976).

1.2 2 2 Couverture sédimentaire

Le plateau continental peut être défini comme le « lieu », au sens géométrique du terme, où passent les littoraux successifs. C'est un modèle caractérisé par l'alternance plus ou moins périodique des façonnements continental, littoral et sous-marin (Pinot, 1974). Toutes proportions gardées, le plateau continental est une sorte d'estran où les « marées sont à l'échelle du stade glaciaire et non à celle de la demi-journée » (Pinot, 1974). En effet, le trait de côte actuel n'est qu'un des nombreux niveaux de séjour de la mer, qui a vu ses rivages situés à - 200 m du niveau actuel au Pliocène (2 Ma), à - 140 m lors des régressions glaciaires du quaternaire et à - 55 m il y a seulement 10 000 ans. De même, il a pu atteindre des niveaux jusqu'à + 50 m du niveau actuel lors des transgressions chaudes au début du quaternaire (Pinot, 1974). Ainsi, par plus de six fois en 2 Ma, le trait de côte a balayé dans les deux sens le plateau continental du Golfe de Gascogne. *In fine*, la répartition actuelle des sédiments est la triple conséquence de l'action des houles (Pinot, 1974), des apports actuels des fleuves (Jouanneau *et al.*, 1999; Lesueur *et al.*, 2001) et des variations eustatiques du niveau de l'océan. Ces dernières ont laissé sur le plateau des dépôts terrigènes variés que les transgressions ont remaniés et en partie redistribués (Chassé et Glémarec, 1976 ; Lesueur et Klingebiel, 1976).

Dans toute la partie Nord du plateau continental du Golfe de Gascogne, le recouvrement meuble est relativement peu épais. Dans la zone interne, le prisme sédimentaire côtier atteint son maximum (10 à 40 m), en particulier dans les vallées fluviales colmatées (prolongements des estuaires et des marais littoraux : Marais Breton, Marais Poitevin et Pertuis charentais). La nature des matériaux de recouvrement est assez variée : vases marines des vasières du plateau ou des estuaires, sables littoraux du plateau interne, graviers des platiers rocheux ou des accumulations littorales fossiles submergées (Lesueur et Klingebiel, 1976).



<u>Figure 1.2 3</u> : Carte sédimentologique du plateau continental du Golfe de Gascogne du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM, 1994). 1 : partie interne du plateau continental Nord Gascogne ; 2 : partie médiane « Grande Vasière » ; 3 : plate-forme externe.

La partie interne du plateau continental Nord Gascogne, en contact avec le socle armoricain, est la mieux connue et la plus diversifiée par sa morphologie, la nature et la répartition des sédiments (figure 1.2 3). Elle est le siège des apports et des remaniements actuels. Elle peut elle-même être séparée en deux zones distinctes : la zone interne abritée par l'échine rocheuse sud-armoricaine et la zone interne ouverte, directement exposée à la houle du large. La zone interne abritée prélittorale est soumise au colmatage par des apports de sédiments sablo-vaseux de plus en plus fins qui recouvrent un substrat varié mais toujours grossier. Les sédiments de la zone interne ouverte sont par contre soumis à d'importants remaniements des fonds. Les hauts-fonds rocheux sont les plus exposés aux actions des houles. Leur érosion mécanique conjuguée au « vannage » des éléments produits et au développement faunistique entraînent des accumulations variées de graviers et débris litho- et bioclastiques qui couvrent lenticulairement les fonds durs. Ces sédiments littoraux toujours remaniés, repris et redistribués sur les plages par la dérive littorale, sont l'équivalent des sables de la côte d'Aquitaine (Lesueur et Klingebiel, 1976 ; Chassé et Glémarec, 1976).

La plate-forme externe du Golfe de Gascogne, entre l'accore et l'isobathe –120 m, connaît une rugosité importante avec un « nappage » de sables zoogènes moyens de faible épaisseur, qui s'enrichit continuellement d'éléments biogènes plus grossiers fabriqués sur place, notamment par les tubes calcaires d'alènes (*Ditrupa arietina* : polychète Serpulidae). La plate-forme externe est restée immergée au cours de presque toutes les périodes de bas niveaux marins (glaciations). Elle est tapissée de sables fins et moyens avec une tendance globale à l'affinement liée à une diminution des teneurs en carbonates du Nord vers le Sud. Un « voile pélitique » peut apparaître dans les parties les plus concaves et constitue soit de véritables digitations de la Grande Vasière soit des vasières isolées et éphémères. Celles-ci correspondent au réseau complexe de chenaux séparant des plateaux rocheux et « onduleux » couverts de sédiments plus grossiers (Lesueur et Klingebiel, 1976 ; Chassé et Glémarec, 1976 ; figure 1.2 3).

La partie médiane du plateau continental du Golfe de Gascogne, entre la Baie d'Audierne et le plateau de Rochebonne, est caractérisée par la présence de l'immense domaine appelé « Grande Vasière » (figure 1.2 3). Elle représente une vaste étendue de sédiments sablo-vaseux uniformes dont les limites sont extrêmement délicates à fixer. De part et d'autre de l'isobathe 100 m, généralement entre 70 et 120 m de profondeur, cet ensemble est large d'environ 100 km au large de Groix et de seulement 25 km au large de Rochebonne. Les vases retenues par les reliefs protecteurs des marges internes et externes « voilent » un champ de dunes de sables fins éoliens roux en cordons parallèles aux isobathes. La pellicule de sédiment vaseux (rarement plus de 20 % de pélites) est très mince sur les crêtes et plus épaisse dans les creux des dunes ; seules les dépressions protégées renferment de véritables vases (jusqu'à 92 % de pélites). De longues digitations vaseuses coulent vers le large dans les anciennes reliques d'un réseau fluviatile complexe d'orientation Nord/Est – Sud/Ouest. Vers la côte dans la partie Nord, des digitations vaseuses relient la Grande Vasière à la dépression prélittorale, à l'Est des Glénan, par l'intermédiaire des paléochenaux de l'Odet et du Blavet. Au Sud de Penmarc'h, les fonds vaseux épais et très riches en pélites (plus de 80 % de pélites) sont très proches de la côte, à moins de 2 km des roches cristallines. Vanney (1969) et Pinot (1974) qualifient la Grande Vasière de zone terminale de dépôt, lui attribuant une alimentation pélitique sous l'action des courants de retour engendrés par les houles. De plus, une partie des masses turbides apportées par les fleuves participe à l'alimentation des vasières du large, dont la Grande Vasière est la plus importante. Ces apports

fluviaux participent également à la construction des accumulations de sables fins prodeltaïques et à l'alimentation de la vasière girondine.

Actuellement, les rivières sont les principales sources de particules fines du Golfe de Gascogne. Elles délivrent environ $2{,}5.10^6$ t.an^{-1} de sédiments fins continentaux, dont 60 % proviennent de la Gironde. La Grande Vasière représente 75 % de la surface totale de déposition de particules fines du plateau continental du Golfe de Gascogne et 65 % du flux total de sédimentation est stocké sur le plateau continental (Jouanneau *et al*., 1999). Le taux d'accumulation calculé par Lesueur *et al*. (2001 ; 2 mm.an^{-1}) est du même ordre de grandeur que celui d'autres plateaux continentaux (1,5 à 6,3 mm.an^{-1} pour le Golfe du Lion, 1 à 3 mm.an^{-1} pour l'Est de l'Espagne, 1,6 à 5,5 mm.an^{-1} pour le Nord du Portugal ; Lesueur *et al*., 2001).

La couverture sédimentaire du plateau continental du Golfe de Gascogne est relativement fine (1 à 4 m). Les dépôts sédimentaires sont le résultat de divers processus de transports sédimentaires induits par une variété de conditions hydrodynamiques, dont certaines sont liées aux variations eustatiques du niveau de la mer au Pléistocène (Jouanneau *et al*., 1999). De plus, la couverture actuelle fournit des preuves de redistribution sous l'action des tempêtes (Weber *et al.*, 1987). La couverture sédimentaire de la Grande Vasière est généralement très fine (0,5 à 1,5 m) et discontinue (Jouanneau *et al*., 1999). Son étendue est également variable en taille, sa surface pouvant être divisée par deux en hiver (Pinot, 1974).

1.2 3 Environnement physique et chimique

Le plateau continental du Golfe de Gascogne est un écosystème méso- à macro-tidal (4 à 5 m d'amplitude maximum) dominé par les tempêtes (Arbouille, 1987). Son environnement physique et chimique présente une grande variabilité spatio-temporelle, sous la contrainte des panaches fluviaux de la Loire et de la Gironde.

1.2 3 1 Courants

La dynamique des eaux dans le Golfe de Gascogne contraste avec celle des eaux de la Manche : les mouvements y sont beaucoup plus lents. A cet égard, l'Iroise marque une transition entre les deux modèles (Lesueur et Klingebiel, 1976).

Dans la partie océanique du Golfe de Gascogne, la circulation générale des eaux est lente et les courants dans les couches supérieures longent le talus continental dans le sens anticyclonique. Cette partie profonde est caractérisée par la présence de vigoureux tourbillons. Ces tourbillons d'eaux plus chaudes que l'eau océanique sont générés au niveau de la pente continentale, à proximité d'accidents topographiques tel que le canyon de Cap-Ferret. Ils ont un diamètre d'environ 100 km, une profondeur de 200 m et se déplacent lentement vers l'ouest à la vitesse de 2 km.Jour^{-1} (Lazure, 1997).

Sur la pente continentale, les courants longent les isobathes et montrent de nombreuses fluctuations à toutes les échelles de temps. Ils semblent comporter une importante composante saisonnière. En hiver et en automne, ils sont orientés vers l'Est le long des côtes espagnoles et vers le Nord le long des côtes françaises. Au printemps et en automne, ce courant s'affaiblit et peut souvent s'inverser (Lazure, 1997).

Sur le plateau continental, les courants dus à la marée deviennent notables. Ils peuvent localement devenir dominants à de faibles profondeurs : près des côtes, au voisinage des îles ou des hauts fonds. Au sein de ces zones, le mélange vertical est important et les masses d'eau sont toujours bien mélangées de la surface au fond. Par contre, sur la majeure partie du plateau continental, à des profondeurs supérieures à 30 m, les courants de marée sont faibles et les masses d'eau sont mises en mouvement principalement par les vents. La force et la direction des courants marins dépendent alors de celles des vents, ce qui les rendent très variables (à l'inverse des courants de marée). De plus, les vents sont susceptibles d'induire près des côtes, notamment celles des Landes, des mouvements verticaux (« upwelling »). Ces remontées d'eau de fond permettent un enrichissement des eaux côtières en sels nutritifs (Lazure, 1997).

1.2 3 2 Houles

Le secteur dominant du régime des houles est globalement Ouest-Nord/Ouest à Ouest-Sud/Ouest. Les zones des plus grandes agitations sont la face externe des plateaux rocheux isolés et l'échine rocheuse prélittorale, qui délimitent des zones internes abritées. En période de fortes tempêtes, les houles peuvent agir jusqu'à des profondeurs de 50 m, voire atteindre 200 m lors de houles exceptionnelles très longues qui provoquent des remises en suspension de pélites (Pinot, 1974).

1.2 3 3 Température et salinité

En été, les eaux du plateau continental du Golfe de Gascogne sont caractérisées par l'existence d'une thermocline marquée, surtout dans les régions côtières les moins agitées. En surface, l'eau chaude (16-18°C) légèrement dessalée est animée par les courants de dérive, alors qu'au fond, une eau fraîche (11-12°C) à salinité supérieure à 36 ‰ semble inerte. En hiver, le refroidissement des eaux de surface et l'agitation engendrée par les courants et les houles entraînent une homothermie (10-12°C) de l'ensemble des eaux de la plate-forme continentale (Lesueur et Klingebiel, 1976).

1.2 3 4 Evolution des phénomènes physiques

Sur le plateau continental Nord-Gascogne, les phénomènes hydrodynamiques à méso-échelle dépendent principalement des forçages climatiques à l'échelle régionale (panache des rivières, « upwelling » côtiers) plutôt que de la circulation océanique générale. Une description de l'évolution spatio-temporelle de la salinité et de la température a déjà été réalisée par Lazure et Jégou (1998) sur la base du modèle « mars 3D », et par Lampert (2001) à l'aide de données obtenues par bathysonde.

En hiver, avec de faibles apports fluviaux et des vents forts, la distribution de la température et de la salinité est homogène sur toute la colonne d'eau. Les fronts thermique et halin associés sont alors positionnés parallèlement à la côte (figure 1.2 4 ; Lampert, 2001).

Lors des fortes pluies d'hiver et de printemps et avec des vents de secteurs Sud-Ouest, une stratification haline s'établit au moment où les eaux fluviales prennent une direction Nord sous l'effet des courants baroclines (> 20 $cm.s^{-1}$ si le gradient halin est important). Ces eaux restent près des côtes

tant que l'équilibre entre débits des fleuves et vents dominants est favorable. L'apparition de vents de secteur Nord permet aux eaux fluviales dessalées de s'étaler en surface vers le large et même de prendre la direction Sud si les débits des fleuves sont faibles (diminution des courants de densité ; Lampert, 2001).

Le printemps (mars-avril) est la période de transition entre les conditions hivernales (eaux fluviales collées à la côte et dirigées vers le Nord) et estivales (dispersion des eaux fluviales vers le large et vers le Sud si les vents dominants sont de secteur Nord-Ouest). A cette époque de l'année, le régime des vents semble être le facteur dominant dans la distribution thermo-haline des eaux de surface sur le plateau continental Nord Gascogne. En hiver et au début du printemps, les eaux océaniques sont plus chaudes que celles du plateau. Ceci est dû à la pycnocline créée par les eaux dessalées, qui agit comme une barrière entre les eaux de surface et de fond, ce qui favorise les déperditions de chaleur vers l'atmosphère et le refroidissement des couches superficielles. Durant toute cette période, la salinité conditionne la masse volumique de la masse d'eau et la position de la pycnocline (Lampert, 2001).

En été, le réchauffement progressif des eaux de surface se fait du large vers la côte et du Sud vers le Nord. L'augmentation de la radiation solaire conjuguée à l'étiage des fleuves (débit minimum entre juillet et septembre) engendre un remplacement progressif de la stratification haline par une stratification thermique. Ainsi, l'augmentation de la stratification des eaux permet aux eaux de surface de « glisser » sur les eaux profondes d'origine océanique vers le large et d'atteindre voire de dépasser la limite du talus continental en fonction des vents dominants (Lampert, 2001).

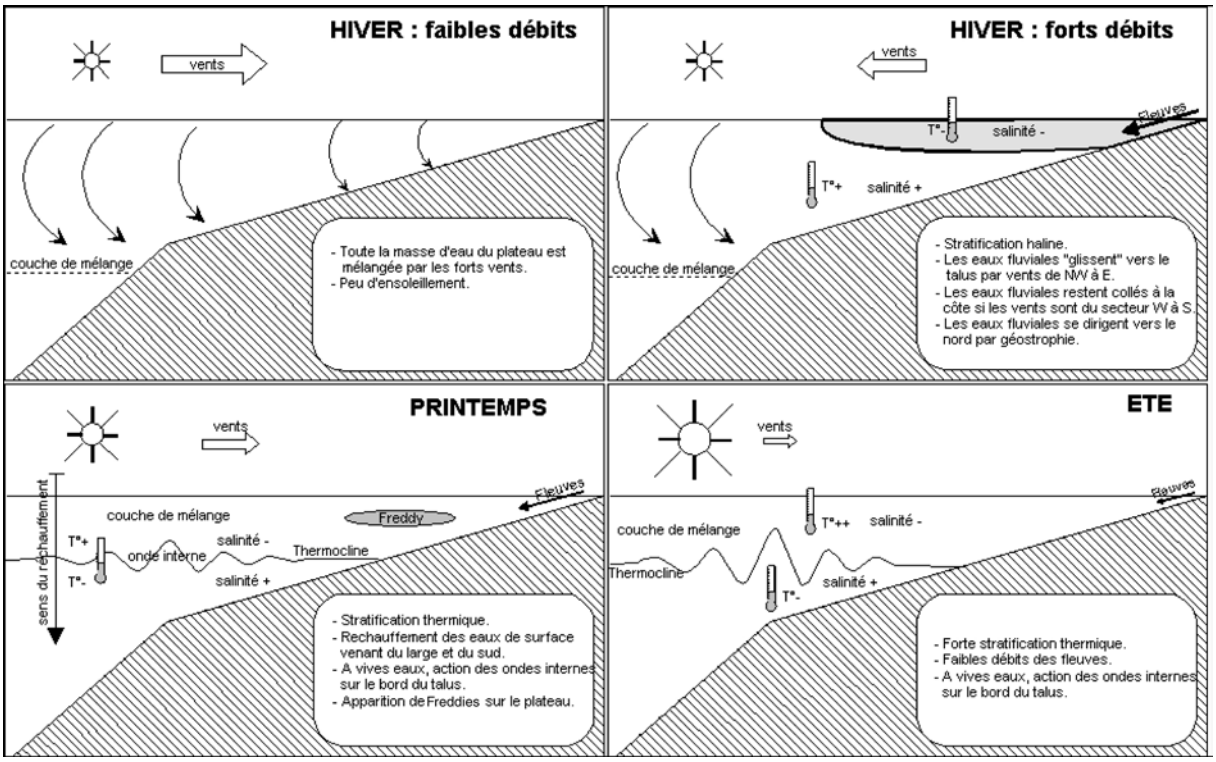


Figure 1.2 4 : Schéma du fonctionnement du plateau continental du Golfe de Gascogne selon les forçages physiques et météorologiques (dans Lampert, 2001).

La figure 1.2 5 recense quelques-uns des phénomènes physiques remarquables sur le plateau continental du Golfe de Gascogne et ayant notamment des implications en terme de production primaire. Tout d'abord, les ondes internes, générées à proximité du talus continental en période de thermocline établie et lors de forts coefficients de marée, favorisent l'injection des eaux profondes plus froides et riches en sels nutritifs (Mazé, 1987). Elles améliorent ainsi la production primaire sur le talus et le bord interne du plateau continental (Holligan et Groom, 1986 ; Lampert, 2001 ; Lampert *et al.*, 2002). Puis, les « Freddies », tourbillons dessalés d'eau fluviale qui sont détectés occasionnellement et encore mal connus, se détachent des panaches fluviaux et transportent leurs caractéristiques physico-chimiques sur le plateau continental. Ensuite, la stratification haline dûe aux forts débits des fleuves permet la circulation des masses d'eaux liée aux gradients de densité. Enfin, le « bourrelet froid » isole les eaux froides de la Grande Vasière des eaux plus chaudes de surface lors du réchauffement printanier et estival. Cette structure froide et salée a pour origine les courants de marée et la topographie, elle demeure insensible aux variations météorologiques (Le Cann, 1982).

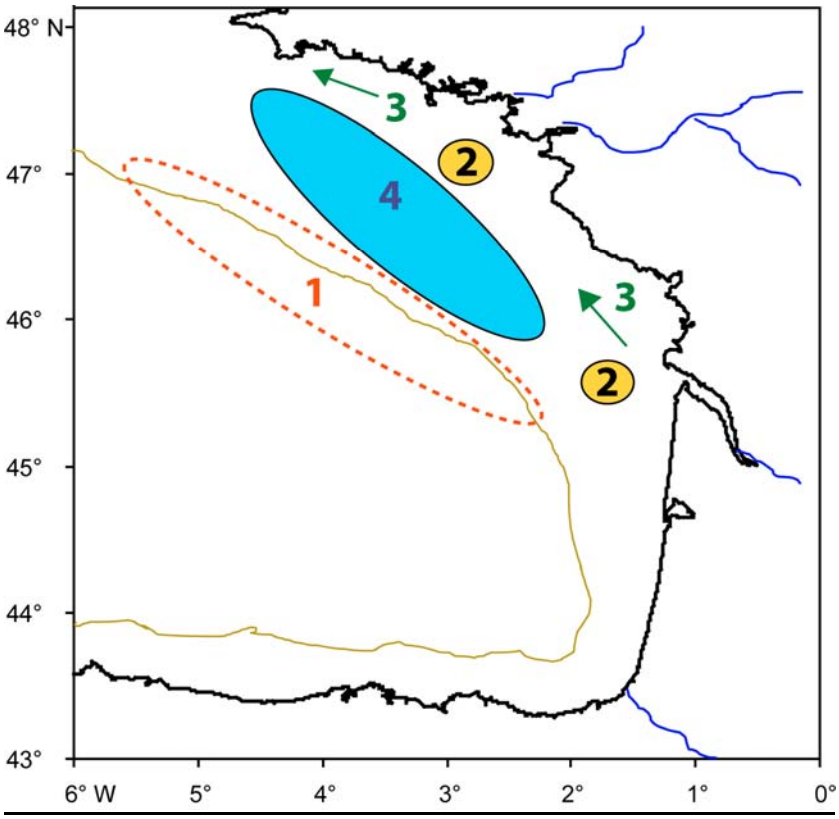


Figure 1.2 5 : Localisation de quelques phénomènes physiques remarquables sur le plateau continental du Golfe de Gascogne. (1) Zone d'action des ondes internes ; (2) Tourbillons dessalés d'eau fluviale (« Freddies ») ; (3) Courants de densité en fonction des débits des fleuves ; (4) « Bourrelet froid » (dans Lampert, 2001).

1.2 3 5 Evolution saisonnière des sels nutritifs

Les panaches fluviaux sont à l'origine d'un enrichissement nutritif important de la zone côtière du plateau continental du Golfe de Gascogne (notamment en nitrates). Les gradients de nutriments sont en général orientés dans le sens côte-large (Lampert, 2001). En hiver, les concentrations des trois nutriments principaux sont importantes dans le panache de la Loire (N = 22,2 µM ; P = 0,5 µM ; Si =

11,8 µM ; environ deux fois plus que dans la Gironde ; Lampert, 2001). Au printemps, la production est déjà limitée en silice et en phosphore (sur le plateau continental Nord Gascogne, le phosphore est compris entre 0,04 et 0,09 µM et la silice entre 0,4 et 0,9 µM ; Lampert, 2001). Loyer (2001) a montré que la limitation en phosphore est surtout forte en zone côtière et survient dès la fin de l'hiver devant l'estuaire de la Gironde. Du fait des apports élevés en azote par les fleuves, le stock hivernal de nitrates n'est épuisé qu'en fin d'été (la concentration en azote est voisine de 0,1 µM en septembre ; Lampert, 2001). Sa consommation se prolonge au printemps malgré la limitation précoce par le phosphore ; ce dernier subit d'importants processus de régénération qui permettent l'épuisement complet du stock de nitrate. Ainsi, les concentrations en phosphates restent faibles et relativement constantes durant l'été (inférieures à 0,1 µM ; Lampert, 2001). A l'inverse, les concentrations en silicates montrent une augmentation nette durant l'été, indiquant l'importance des processus de régénération dans le compartiment benthique côtier (Loyer, 2001).

1.2 4 Peuplements floristiques et faunistiques

La description des peuplements planctoniques, benthiques et démersaux réalisée dans la suite de cette étude se limitera aux communautés du plateau continental Nord Gascogne.

1.2 4 1 Plancton

Phytoplancton

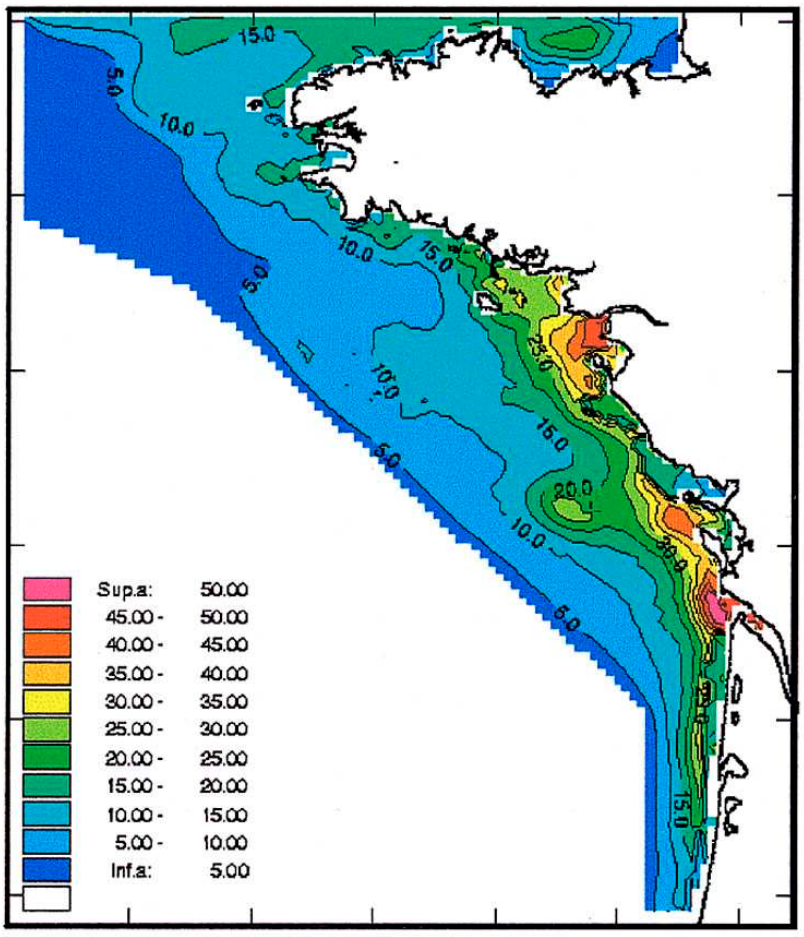
Dans la classification de Longhurst (1995 ; 1998), le Golfe de Gascogne appartient à la province de la plate-forme Nord-Est Atlantique. Il lui reconnaît quatre principales situations :

- l'hiver avec une colonne d'eau mélangée et des conditions de lumière limitantes,
- le bloom printanier limité par la disponibilité des sels nutritifs,
- les conditions stratifiées estivales avec localement des zones de fortes concentrations en chlorophylle, notamment le long des fronts,
- un second bloom automnal après la décomposition de la stratification de la colonne d'eau engendrée par les premiers coups de vent.

Néanmoins, au sein du Golfe de Gascogne, de nombreuses particularités régionales peuvent se surimposer à ce schéma de fonctionnement théorique (forçage par les courants de marée à la pointe Bretagne : Morin *et al.*, 1991, « upwelling » le long des côtes espagnoles : Botas *et al.*, 1990).

Sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, la production phytoplanctonique est conditionnée par l'ensoleillement et la position des panaches fluviaux, cette dernière étant déterminée par les effets conjoints des vents et du débit des fleuves. En effet, les panaches peuvent exporter loin des côtes leurs propriétés physiques (température) et chimiques (sels nutritifs et salinité). En conditions favorables, le stock de nutriments est épuisé dès l'hiver et une succession d'espèces phytoplanctoniques se met en place précocement. Celle-ci est étroitement contrôlée par l'environnement physico-chimique et présente ainsi une forte variabilité inter-annuelle, notamment en hiver et au printemps (Lampert, 2001).

Deux principales zones de production phytoplanctonique et des structures locales de forte production primaire ont été mises en évidence sur le plateau continental du Golfe de Gascogne (Loyer, 2001). Tout d'abord, la zone côtière où l'influence des fleuves prolonge le bloom printanier, chaque nouvel apport de nutriments correspondant à un nouveau pic de chlorophylle. Les niveaux de production primaire atteints dans ces zones eutrophisées sont supérieurs à 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$. Sur la façade atlantique française, ces fortes valeurs de production restent confinées dans les estuaires (figure 1.2 6 ; Loyer, 2001). Ensuite, sur la partie centrale du plateau continental, les eaux montrent un décalage moyen de deux mois par rapport au démarrage des blooms dans les zones de fronts halins. Ces eaux peuvent être soumises ponctuellement aux apports fluviaux qui soutiennent alors une production primaire plus élevée. Les panaches, en particulier celui de la Loire, peuvent s'étendre très largement sur le plateau continental, cette extension étant conditionnée par les débits et les vents. Ainsi, en fonction des conditions météorologiques, les apports ligériens en nitrates peuvent être responsables de plus de 20 % de la production phytoplanctonique des eaux centrales du plateau continental. Les apports girondins en nitrates, nettement moins élevés que ceux de la Loire ont une action limitée à l'embouchure de la Gironde. Enfin, il existe des structures hydrologiques locales favorables à la production phytoplanctonique (« upwelling » du sud Bretagne, fronts thermiques et halins au niveau des zones d'extension des panaches des fleuves et hauts fonds du plateau de Rochebonne ; figure 1.2 6 ; Loyer, 2001).



<u>Figure 1.2 6</u> : Carte de synthèse de la production phytoplanctonique annuelle moyenne (g N. m^{-2}) de 1990 à 1998 issue du modèle biologique 3 D du Golfe de Gascogne (dans Loyer, 2001).

En période de fortes productions, les biomasses chlorophylliennes moyennes pour l'ensemble du plateau continental du Golfe de Gascogne varient de 32 mg chl *a*.m^{-2} en mars à 50 mg chl *a*.m^{-2} en juin (Lampert, 2001). Elles apparaissent être du même ordre de grandeur que celles enregistrées sur des zones frontales de grande productivité. Mais les niveaux de biomasse chlorophyllienne instantanée montrent une forte variabilité (16 à 118 mg chl *a*.m^{-2} ; Lampert, 2001). En hiver, la biomasse phytoplanctonique moyenne est dominée par les diatomées sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, en été par les dinoflagellés. La situation de transition entre l'été et l'automne connaît un changement brutal des populations phytoplanctoniques. Il est dû à l'épuisement des sels nutritifs, à la stratification et à la température maximale, avec la présence des cyanophycées qui peuvent représenter près de la moitié de la biomasse. Prymnésiophycées et chlorophycées sont présentes tout au long de l'année avec des taux de biomasse variant de 5 à 30 %. Les cryptophycées quant à elles ne sont présentes qu'en conditions hivernales. De plus, une sectorisation diatomées/prymnésiophycées dans le sens côte/large est observable en hiver, au printemps et au début de l'été (Lampert, 2001).

Zooplancton

Sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, deux ensembles zooplanctoniques peuvent être distingués : l'un côtier et l'autre correspondant au plateau continental à partir de 35 à 50 m de profondeur. Sur le littoral atlantique, les différences d'abondance peuvent être importantes compte-tenu des structures frontales et des phénomènes d'accumulation se produisant en surface. Ainsi, dans la zone littorale Sud Bretagne, les valeurs minimales sont inférieures à 10 mg.m^{-3} et les valeurs maximales atteignent 100 mg.m^{-3}. Les apparitions et disparitions des espèces du zooplancton en chaque région sont fonction de l'ensemble des conditions de l'environnement. Néanmoins, pour la façade atlantique française, il existe une succession saisonnière des espèces, caractérisée par des dominances d'espèces ou des abondances particulières des différentes populations. Ainsi, aux espèces d'eaux froides (essentiellement des méduses et des copépodes) présentes en période hivernale la plus pauvre, succèdent les larves de cirripèdes, d'annélides et de décapodes au début de printemps. Pendant les poussées phytoplanctoniques de mars et d'avril, apparaissent des copépodes (*Temora longicornis* et *Acartia discaudata*), des larves de décapodes, de méduses (*Obelia* et *Phialella*) et beaucoup d'œufs et de larves de poissons plats (notamment la sole). La fin du printemps et le début de l'été sont les périodes les plus riches tant en diversité spécifique qu'en abondance. En effet, en plus des nombreuses espèces de copépodes et de méduses, c'est l'époque des larves de poissons clupeidés, ammodytidés et des larves de crustacés décapodes porcellanes, brachyoures et des amphipodes gammariens. La succession des espèces de copépodes et de méduses se poursuit durant le maximum thermique de la fin de l'été et durant l'automne et l'hiver (Le Fèvre-Lehoërff *et al.*, 1997).

1.2 4 2 Invertébrés benthiques

Certains auteurs ont considéré la pointe de Bretagne comme une limite biogéographique remarquable placée entre deux provinces, lusitanienne au Sud et boréale au Nord (Ekman, 1953). Dans le Golfe de Gascogne, Le Danois (1948) considérait quant à lui le Poitou comme un seuil entre, les régions armoricaine/vendéenne d'une part et, charentaise/aquitaine d'autre part : « véritable barrière entre l'Europe septentrionale et l'Europe méridionale ». En fait, le concept d'étage en milieu

benthique pour les écosystèmes macrotidaux précisé par Glémarec (1973, 1988) pour le Golfe de Gascogne est basé essentiellement sur les variations de température. Celles-ci, liées à la latitude et la bathymétrie, permettent d'expliquer la présence de contingents zoogéographiques différents. En effet, aux facteurs édaphiques permettant une première approche des peuplements se surimpose un forçage thermique plus contraignant, en terme de structuration des peuplements. Sur la base de la stabilité thermique, il est possible de définir une série d'étages climatiques. Ainsi, en milieu benthique subtidal sur un plateau continental en milieu tempéré, trois grands étages peuvent être identifiés de la côte vers le large :

- l'infralittoral, où les variations de température sont marégraphiques et journalières (plus de 10°C sur l'année). Il abrite les algues photophiles et les phanérogames, ainsi que leurs peuplements associés. La lumière y est également un des premiers facteurs explicatifs ;
- le circalittoral côtier, où les fluctuations thermiques sont saisonnières (7 à 8°C). Dans le Golfe de Gascogne, il apparaît vers 15 m de profondeur et s'étend jusqu'à 70 m ;
- le circalittoral du large, qui est sténothermique (1 à 2°C), est un milieu stable à tout point de vue. Il occupe la partie centrale, dont la Grande Vasière, et la marge externe du plateau continental Nord Gascogne.

Le Golfe de Gascogne appartient à la sous-province tempérée moyenne, secteur faisant la transition avec la sous-province tempérée chaude lusitanienne. Il peut ainsi accueillir, en plus des éléments de la faune d'affinité tempérée qu'il abrite, à la fois des faunes d'affinité tempérée chaude moyenne et d'affinité tempérée froide (Glémarec, 1991 ; Castel *et al.*, 1997). Ainsi, les faunes tempérées froides (boréales) qui descendent en latitude le long des îles Britanniques gagnent en profondeur dans le circalittoral ou dans le bathyal en atteignant le Golfe de Gascogne (principe de submergence). Les faunes tempérées chaudes d'origine africaine ou méditerranéenne qui parviennent à entrer dans le Golfe de Gascogne peuvent remonter en latitude jusqu'en Irlande et en Ecosse.

Les grandes expéditions océanographiques de la fin du XIX^{ème} et du début du XX^{ème} siècle n'attachèrent que peu d'importance à la faune benthique du plateau continental, leur préférant les faunes bathyales et abyssales. Le Danois (1948), le premier, apporte une vision plus précise des peuplements du plateau continental. En effet, dans ce qu'il qualifie de « faciès subcôtiers de la bordure continentale », il décrit la faune de la Grande Vasière (80-130 m) comme un faciès général à annélide polychète *Hyalinoecia tubicola* avec :

- au Nord un faciès à *Brissopsis lyrifera* (oursin des sables) et à *Synapta digitata* (nom actuel *Labidoplax digitata* ; holothurie),
- à l'Est un faciès à *Pennatula phosphorea* (Pennatules),
- au Sud un faciès à *Tethyaster subinermis* (étoile de mer) et Vérétilles (Cnidaires, Pennatulidae),
- à l'Ouest un faciès à *Stichopus trumulus* (holothurie) et *Chondractinia nodosa* (Cnidaire, Anthozoaire).

De plus, sur la bordure continentale (130-200 m), il décrit un faciès à *Dentalium entalis* (*Antalis entalis*) et *Cadulus jeffreysii* (*Gadila subfusiformis*), tous deux des scaphopodes. Ces observations sont issues de prélèvements réalisés au chalut, soit un engin collectant principalement la grande macrofaune et la mégafaune épigées.

Les travaux de Glémarec (1969) apportent la véritable connaissance détaillée des peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne. En effet, l'incroyable effort d'échantillonnage (3 000 prélèvements à la drague Rallier du Baty pour le manuscrit de 1969) conjugué à un rigoureux travail de systématique lui a permis de dresser la cartographie biosédimentaire du plateau continental Nord Gascogne (figure 1.2 7).

La Grande Vasière décrite comme une entité « homogène et monotone » par Le Danois (1948) s'avère être une mosaïque de faciès toujours envasés, mais différents, pavés de bancs rocheux (Glémarec, 1969). La Grande Vasière fait suite à partir des isobathes 70 à 90 m, aux plages de sables fins adossées à la dorsale rocheuse (large des Birvideaux) et aux aires de gravelles tendues entre les massifs rocheux de Belle Ile à Rochebonne. Au large vers 120 m, elle est limitée par une série de « fonds durs » qui la sépare des sables (130-160 m) constituant la bordure externe du plateau continental (Glémarec, 1969 ; 1973).

Ainsi, la Grande Vasière est constituée de trois principales entités biosédimentaires (figure 1.2 7) :

- **Les vases à *Ninoe armoricana* et *Sternaspis scutata*** (annélides polychètes). La polychète *Scalibregma inflatum* est associée à *Ninoe* et co-domine le peuplement lorsque le taux de pélites est supérieur à 60 % (comme par exemple au sud de Penmarc'h dans le Toul Don). Entre 50 et 60 % de pélites, la polychète *Terebellides stroemi* s'associe aux deux autres espèces (sud-ouest de Groix, sur le Banc Bertin). Les crustacés *Nephrops norvegicus*, *Jaxea nocturna*, *Upogebia stellata* et *Goneplax rhomboides* ainsi que le gastéropode *Hyala vitrea* y sont également des espèces caractéristiques.

- **Les vases sableuses à *Nucula sulcata* (bivalve) et à *Brissopsis lyrifera*** (20 à 50 % de pélites). Elles sont situées au large des vases à *Ninoe* avec lesquelles elles partagent des espèces. Ces vases sableuses voient notamment l'apparition des polychètes *Dasybranchus gajolae*, *Goniada norvegica*, *Melinna palmata* et *Amphicteis gunneri*. Elles peuvent également ceinturer les massifs rocheux (Karreg Soaz, Karreg an Iffern) mais le taux de pélites de ces vases est toujours inférieur à 30 %. Enfin, ces vases sableuses peuvent recouvrir des massifs rocheux (Ar Vein, Karreg Jean).
- **Les sables fins envasés à *Terebellides stroemi* et *Auchenoplax crinita*** (polychète). Leur taux de pélites est compris entre 10 et 30 %. Faunistiquement, ces peuplements sont les plus riches, avec des dominances beaucoup moins marquées que pour les autres types de peuplements. Peu d'espèces communes aux peuplements de vases à *Ninoe* ou de vases sableuses à *Nucula sulcata* y sont représentées et la polychète *Nothria britannica* y prend une place de choix.

De par leur relief, les « fonds durs » limitent l'extension de la Grande Vasière vers le large. Ces fonds rocheux, recouverts de sables grossiers avec moins de 20 % de graviers et de 5 à 10 % de pélites, peuvent être définis comme « gravelles sales » (comme dans la zone de La Barrière). A cette entité biosédimentaire est associé un peuplement à *Circomphalus casina* et *Astarte sulcata* (bivalves) lorsque le taux de pélites est inférieur à 5 %, et à *Aponuphis bilineata* (polychète) et *Timoclea ovata*, *Nucula hanleyi, Arcopella balaustina* et *Gari costulata* (bivalves) quand le taux de pélites est compris entre 5 et 10 %.

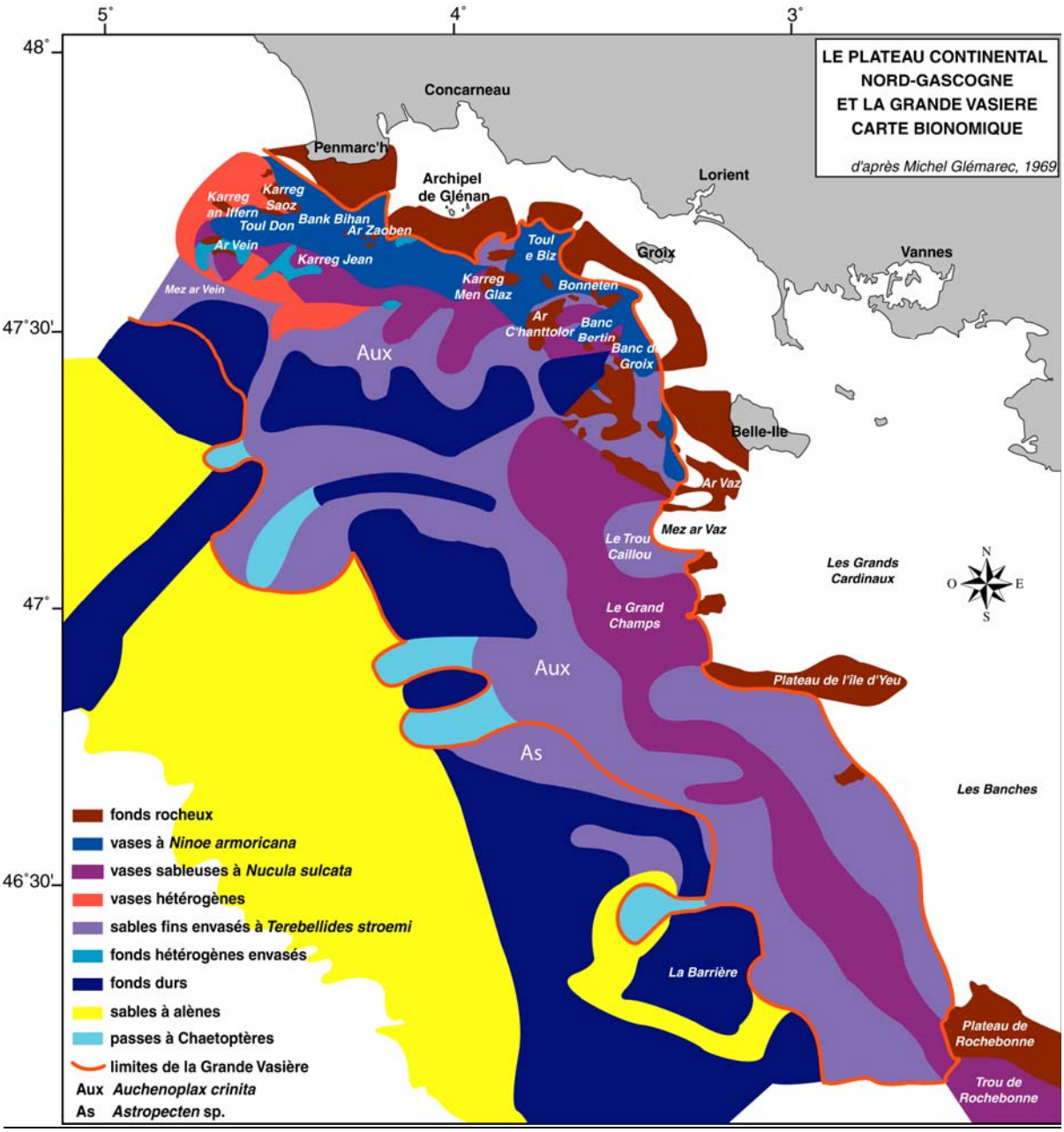


Figure 1.2 7 : Carte biosédimentaire synthétique du plateau continental Nord Gascogne établie par Glémarec (1969) et colorisée pour la présente étude.

Enfin, la bordure externe du plateau continental inclut trois peuplements caractéristiques (figure 1.2 7) :

- **les sables fins à *Astropecten***. Ces sables fins, dont le taux de pélites est inférieur à 10 %, se caractérisent par une faune relativement pauvre. Outre la dominance d'*Astropecten*, s'y retrouvent des espèces des peuplements de sables envasés à *Terebellides* voisins (dont *Nothria britannica*) et la commatule *Leptometra celtica*.
- **les passes à Chaetoptères**. Ces passes sont des entailles dans les fonds durs de La Barrière où les pélites se déposent ou transitent en allant vers le large. S'y retrouvent des espèces de sables envasés à *Terebellides* et *Auchenoplax* mais aussi celles de sables fins à

Astropecten. Ce peuplement est très largement dominé par un petit chaetoptère, *Chaetopterus sarsi*.

- **les sables moyens à alènes,** au large et jusqu'à la pente du plateau, dont la médiane est comprise entre 270 et 400 µm. La faune de ce peuplement de sables moyens coquilliers dominée par la polychète *Ditrupa arietina* (alènes qui lui donne son nom) ainsi que le scaphopode *Antalis entalis*, est très originale et diversifiée. Bien qu'en continuité avec les peuplements décrits précédemment, il en est très différent. Les espèces caractéristiques, outre *Ditrupa* et *Antalis*, sont les polychètes *Hyalinoecia tubicola*, *Aponuphis bilineata* et *Rhamphobrachium brevibrachiatum*, les bivalves *Astarte elliptica*, *Similipecten similis*, *Chlamys septemradiata* et *Chlamys striata*, le cnidaire *Caryophyllum clavus*, les crustacés *Heterocrypta malzani* et *Anapagurus laevis*, et le crinoïde *Leptometra celtica*.

1.2 4 3 Poissons benthiques et démersaux

Des travaux récents définissent plusieurs assemblages de poissons démersaux et benthiques à l'échelle du plateau continental du Golfe de Gascogne (Poulard et Boucher, 1997 ; Blanchard, 2000 ; Souissi *et al.*, 2001). Ces études sont basées sur les données obtenues avec un chalut à panneaux GOV 36/47 muni d'une maille de 20 mm lors des campagnes halieutiques récurrentes dans le Golfe de Gascogne (*EVHOE*).

Ainsi, les approches réalisées par Poulard et Boucher (1997) et Blanchard (2000) à partir de données pluri-annuelles (1987 à 1995) séparent les poissons démersaux et benthiques du plateau continental Nord Gascogne en trois groupes distincts : l'un côtier de 0 à 80 m, le deuxième au centre du plateau continental de 80 à 150 m et le dernier au-delà de 150 m.

- **L'assemblage côtier** englobe par ordre d'abondance décroissante : les grands tacauds (*Trisopterus luscus*, près de 50 % de l'abondance) et les petits tacauds (*T. minutus*, 25 %) puis les merlans (*Merlangius merlangus*, 10 %), les merlus (*Merluccius merluccius*) et les dragonnets (*Callionymus lyra*) avec moins de 5 % de l'abondance.
- **L'assemblage du milieu du plateau continental** est également dominé par deux espèces : le petit tacaud (plus de 50 % de l'abondance) et le sanglier (*Capros aper*, 25 %) ; viennent ensuite le merlu (10 %) et le grand tacaud (3 %).
- **L'assemblage le plus au large** connaît une co-dominance du petit tacaud et du sanglier (30 % de l'abondance totale chacun) suivi par le gadicule argenté (*Gadiculus argenteus*, 15 %) et les deux espèces d'argentines (*Argentina silus*, 15 % et *A. sphyraena*, 5 %).

Une succession progressive de dominance des gadidés dans les assemblages bentho-démersaux est mise en évidence : les *Trisopterus luscus* dominant à la côte, les *T. minutus* au centre du plateau et sur la marge externe les *Gadiculus* co-dominent avec les petits tacauds.

En terme de biomasse relative, les dominances sont respectées pour les deux premiers assemblages, avec une part plus grande des merlus qui occupent le second rang. La biomasse de l'assemblage du large est quant à elle dominée par *Argentina silus* (25 %).

Souissi *et al*. (2001), à partir des données de 1987 à 1999 également obtenues lors des campagnes halieutiques *EVHOE*, mettent en évidence huit assemblages de poissons benthiques et

démersaux et d'invertébrés commerciaux dont six sont présents sur le plateau continental Nord Gascogne (en sont exclus les groupes 1 et 4 ; figure 1.2 8).

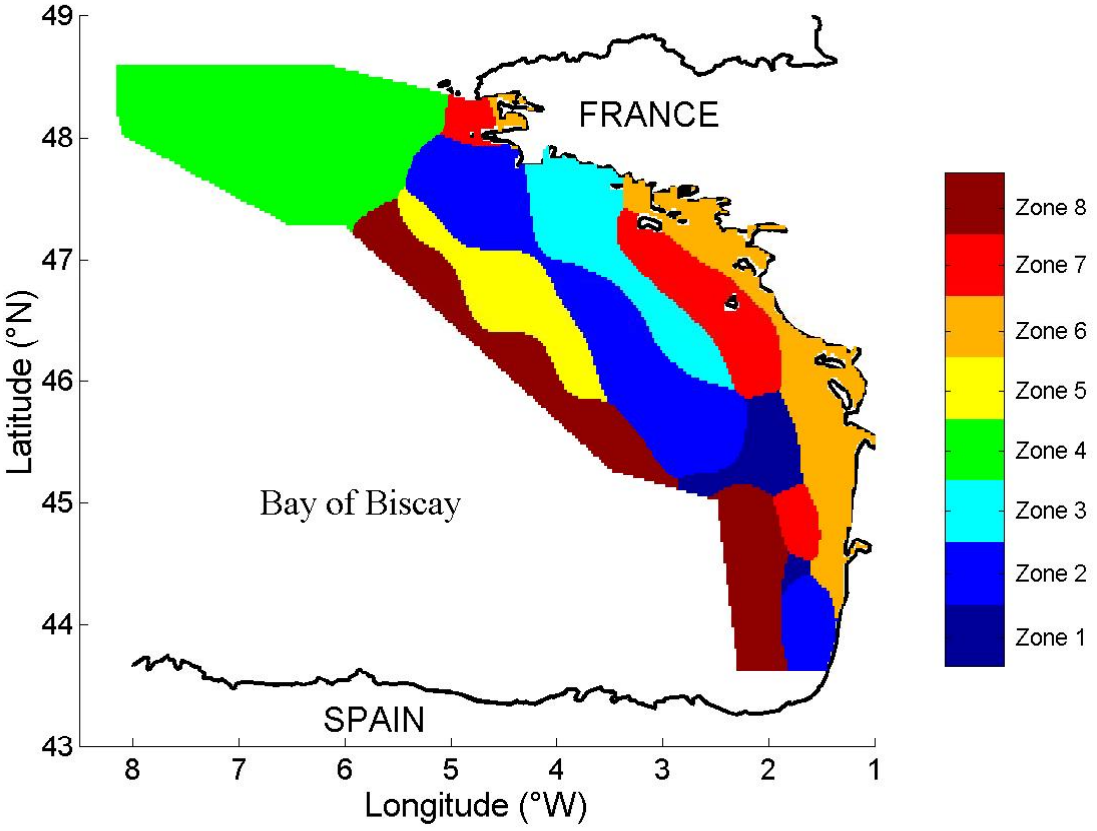


Figure 1.2 8 : Carte des différents assemblages de poissons benthiques et démersaux et d'invertébrés commerciaux pour le plateau continental du Golfe de Gascogne (dans Souissi *et al.*, 2001), chacune des couleurs représente une zone.

Chacun de ces six assemblages est défini par une ou plusieurs espèces caractéristiques, seule la zone 2 (zone centrale du plateau) n'en a pas (tableau 1.2 1).

Tableau 1.2 1 : Assemblages de poissons benthiques et démersaux et des invertébrés commerciaux pour le plateau continental Nord Gascogne, les espèces indicatrices sont en gras (d'après Souissi *et al.*, 2001).

Zone 3	Zone 5	Zone 6	Zone 7	Zone 8
Lesueuriogobius friseii	*Illex coindeti*	***Loligo vulgaris***	***Trisopterus minutus***	*Micromesistius poutassou*
Nephrops norvegicus	*Argentina sphyraena*	***Spondyliosoma cantharus***		*Gadiculus argenteus*
Merluccius merluccius	*Scyliorhinus canicula*	***Mullus surmuletus***		***Argentina silus***
		Trisopterus luscus		*Helicolenus dactylopterus*
		Merlangius merlangus		*Lepidorhombus whiffiagonis*
		Solea vulgaris		
		Pomatoschistus minutus		
		Callionymus lyra		

1.3 Forçages anthropiques

1.3 1 Apports par les rivières

Les eaux des bassins versants de la Vilaine, de la Gironde et de la Loire, respectivement 10 400, 81 000 et 115 000 km^2, aboutissent sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, en drainant sur leur passage les rejets urbains, agricoles et industriels. Les variabilités annuelles et saisonnières des débits des fleuves sont extrêmement fortes et soumises aux conditions climatologiques. Ainsi, lors des crues hivernales, le débit de la Loire peut atteindre 6 000 $m^3.s^{-1}$, alors qu'en période d'étiage estival il est seulement de 100 $m^3.s^{-1}$.

Les apports de sels nutritifs par les fleuves, fonction du débit de ceux-ci, sont donc hautement fluctuants. Néanmoins, depuis 1975, une évolution croissante des concentrations en nitrates en amont de l'estuaire de la Loire a été observée parallèlement à l'intensification de l'agriculture et à la faible rétention des excédents azotés par les sols (Sauriau *et al.*, 1996). Pour la Gironde, une évolution de 25 % des teneurs en nitrates (à salinité zéro) est observée sur une période de 10 ans (Maurice, 1993). Ces nitrates ont essentiellement une origine agricole pour la Vilaine (Moreau *et al.*, 1998), la Gironde (Maurice, 1993) et la Loire (Cann *et al.*, 1999). Les apports urbains et agricoles contribuent de manière équivalente aux rejets de phosphates pour la Loire et leur flux a augmenté au cours des années 1980 (Quéguiner, 1988). Dans la Gironde, les teneurs en phosphates restent stables à l'échelle pluriannuelle, en partie du fait des grandes capacités de rétention des sols (Maurice, 1993).

Les fleuves et l'atmosphère sont également les vecteurs de contaminants qui agissent comme des facteurs de sélection sur les différentes populations. Les principaux métaux lourds recensés dans le Golfe de Gascogne sont le cadmium, le mercure, le plomb et le cuivre (OSPAR, 2000). A ces contaminations métalliques s'ajoutent des contaminants organiques avec les polychlorobiphényles (PCBs) et les pesticides organochlorés (DDT, lindane ; Loizeau *et al.*, en prep.) ainsi que les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAPs ; OSPAR, 2000).

1.3 2 Pêche

Le plateau continental du Golfe de Gascogne est une importante zone de pêche française divisée en deux parties par l'« International Council for the Exploration of the Sea » (ICES) (les zones VIIIa (Nord Gascogne) et VIIIb (Sud Gascogne) ; figure 1.3 1). En 1997, les débarquements y ont dépassé 100 000 tonnes pour une valeur de 300 millions d'euros (Biseau, 1998). Les espèces démersales représentent 58 % du tonnage pour 84 % de la valeur débarquée (Biseau, 1998). Les cinq premières espèces démersales (sole, merlu, langoustine et deux espèces de baudroies) représentent plus de la moitié de la valeur totale débarquée pour 25 % du tonnage (Biseau, 1998). Ces chiffres sont probablement sous-estimés car une partie inconnue de ces débarquements, surtout les espèces à haute valeur commerciale (sole, civelle), échappe aux analyses statistiques officielles parce qu'elle fait l'objet de ventes directes (Herbland, 2002).

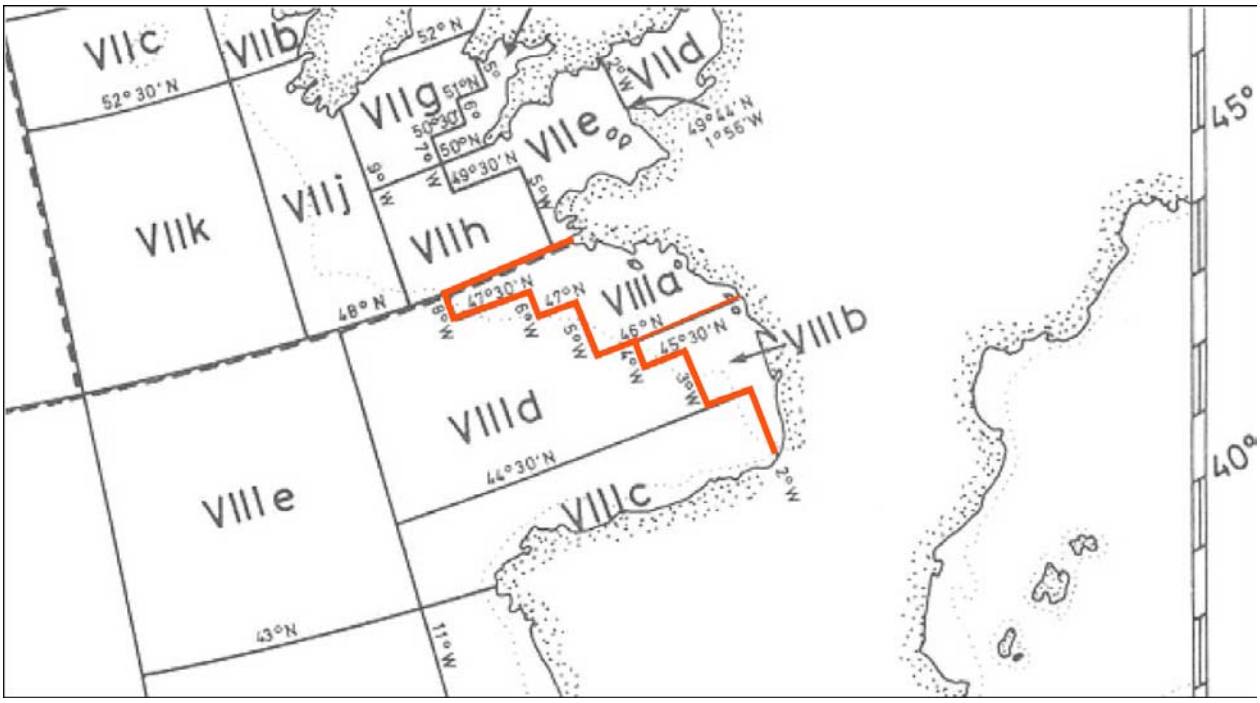


Figure 1.3 1 : Localisation des zones ICES (source www.ICES.dk), en rouge les zones ICES de la zone française du Golfe de Gascogne.

La pêche dans le Golfe de Gascogne se caractérise par une très grande diversité de navires, d'engins de capture, de métiers et également d'espèces commerciales (une centaine d'espèces). Pour appréhender le forçage imposé par l'exploitation sur l'écosystème benthique et démersal du plateau continental Nord Gascogne, l'état des pêcheries des principales espèces benthiques et démersales est décrit ci-dessous.

La pêche de la langoustine

La langoustine du Golfe de Gascogne est pêchée au chalut de fond par une flottille de 230 bateaux français (contre 400 en 1978 et 300 en 1987 ; ICES, 2003). Les zones de pêche les plus importantes se situent autour des Iles Glénan. Elles sont exploitées à partir des ports bigoudens (Saint-Guénolé, Le Guilvinec, Lesconil et Loctudy) et de Concarneau. Cette pêcherie fournit 50 % des débarquements de langoustines du Golfe de Gascogne. Les fonds à langoustines situés au large de Groix et de Belle Ile sont fréquentés par des navires de Concarneau, de Lorient et du quartier maritime de Saint-Nazaire. Plus au sud, les vasières de l'Ile d'Yeu, de Rochebonne et de la Gironde sont exploitées par les bateaux des Sables d'Olonne, de La Rochelle et de La Cotinière.

Les débarquements ont globalement baissé ces dix dernières années passant de 6 000 t en 1987 à 5 000 t en 1993 et 4 000 t en 2001 pour une valeur de 300 millions d'euros (Biseau *et al.*, 2002 ; figure 1.3 2). L'effort de pêche a également diminué passant de 700 000 heures en 1992 à 400 000 heures en 2001 (figure 1.3 3), mais la pression de pêche (mortalité par pêche) demeure trop importante (ICES, 2003). Des mesures de réglementation ont été mises en place. Le maillage des chaluts est passé de 50 mm en 1989 à 55 mm jusqu'en 1999 puis à 70 mm depuis 2000. Actuellement, le stock de langoustine du Golfe de Gascogne est à un niveau assez bas, mais la tendance à une diminution des effectifs semble arrêtée. Ce stock pour les zones VIIIa et b est soumis à un TAC (Total Admissible de

Capture annuel) fixé à 3 000 t pour 2003 (données IFREMER) dont le quota pour la France est de 2 820 t.

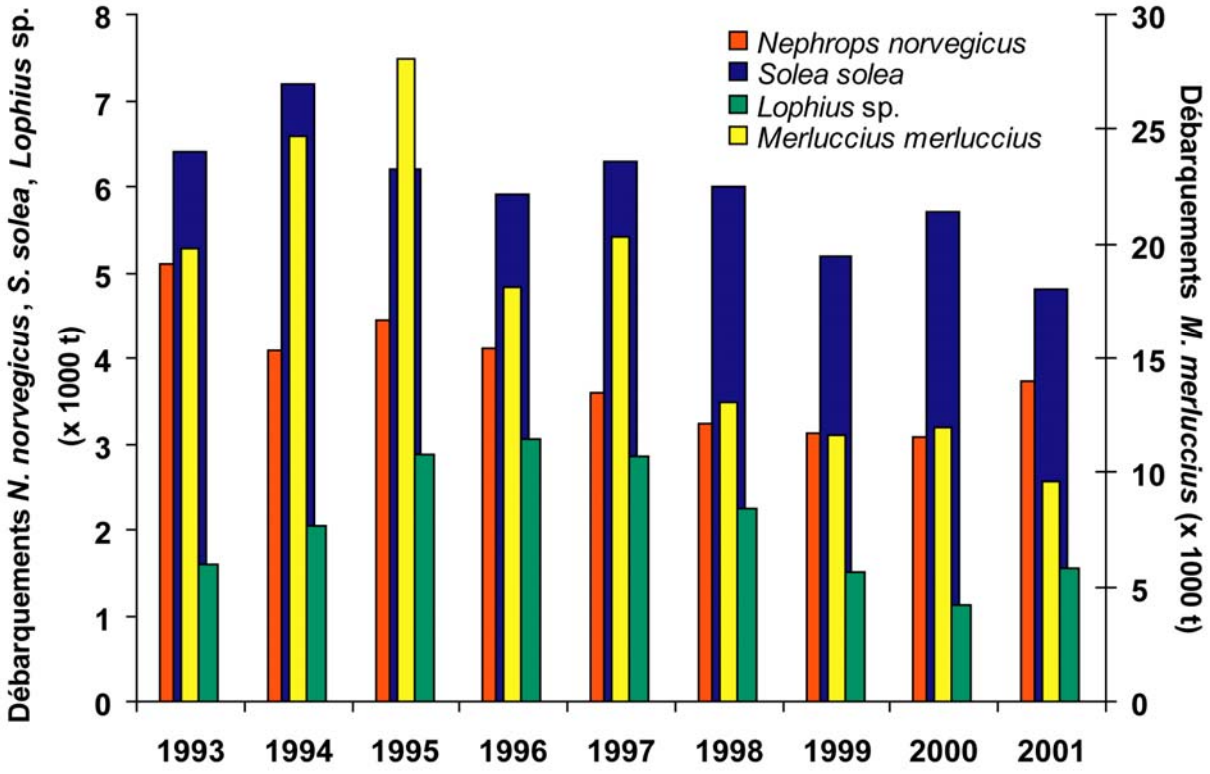


Figure 1.3 2 : Evolution des débarquements (en tonnage) de *Nephrops norvegicus*, *Solea solea* et *Merluccius merluccius* pour les carrés ICES VIIIa et VIIIb et des *Lophius* sp. pour les carrés VIIIa, b et d (données IFREMER et ICES, 2003 ; 2004a et b).

La pêche de la sole

La sole est principalement pêchée par les fileyeurs français (75 % des débarquements) puis par les chalutiers ; environ 90 % des débarquements du Golfe de Gascogne proviennent de navires français. Les débarquements étaient d'environ 4 000 t au début des années 1980 (données IFREMER), ils ont ensuite augmenté progressivement pour atteindre 7 000 t en 1994 avant de décroître à 4 700 t actuellement. Même si l'effort de pêche (en temps de travail sur zone) est resté constant, la mortalité par pêche a doublé en 20 ans. Le stock se trouve actuellement en dehors de ses limites de sécurité. La pêcherie de sole est également soumise à un TAC qui était de 4 000 t pour 2002, dont 3 667 t pour le quota français (données IFREMER).

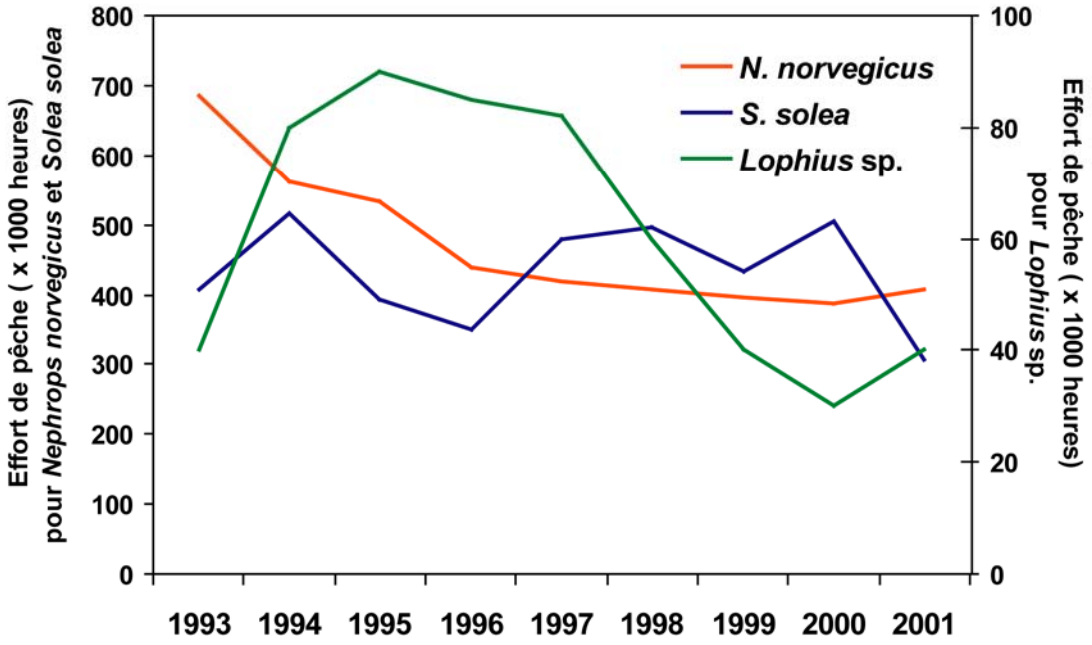


Figure 1.3 3 : Evolution de l'effort de pêche (heures) dans le Golfe de Gascogne pour la langoustine, la sole et les baudroies (ICES, 2003 ; 2004a et b).

La pêche du merlu

Le merlu est capturé au chalut, au filet ou à la palangre. Les débarquements du Golfe de Gascogne ne cessent de chuter depuis ces dix dernières années. Pour les zones VIIIa, b, d et e, un TAC de 10 083 t a été fixé pour 2002 dont un quota de 6 967 t pour la France. Une augmentation du maillage (100 mm) a également été imposée aux chalutiers ciblant le merlu pour éviter les captures trop importantes de juvéniles. Le stock de merlu se trouve en dehors de ses limites biologiques de sécurité (surpêche[1] et mesexploitation[2]). Il faut souligner que la pêcherie de langoustine du Golfe de Gascogne capture des proportions élevées (80 %) de juvéniles (inférieurs à 30 cm) de merlu en tant qu'espèce accessoire (ICES, 2004a).

[1] la surpêche est atteinte lorsque le taux de prélèvement (mortalité par pêche) dépasse le seuil retenu pour respecter une approche de précaution, c'est à dire une mortalité au dessus de laquelle la biomasse des géniteurs a de fortes chances de tomber en dessous du seuil de précaution (Biseau *et al*., 1998).

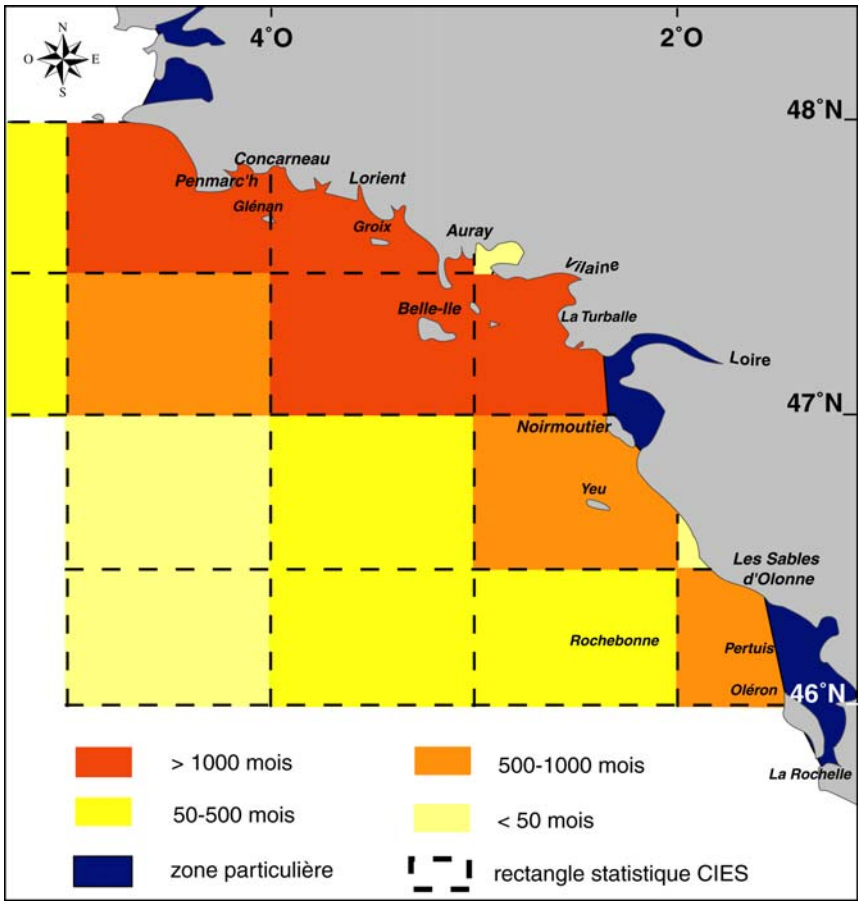
[2] la mésexploitation signifie qu'il est possible de tirer une meilleur partie du stock en l'exploitant moins ou mieux (Biseau *et al*., 1998).

La pêche de la baudroie

Deux espèces de baudroies sont capturées dans le Golfe de Gascogne : la baudroie blanche (*Lophius piscatorius*), la plus pêchée, et la baudroie noire (*Lophius budegassa*). Elles sont essentiellement pêchées au chalut de fond, mais une pêcherie aux filets maillants se développe. Les captures sont soumises à un TAC annuel couvrant les deux espèces. Pour le Golfe de Gascogne, il était de 5 160 t en 2002. Alors que le stock de baudroie blanche semble avoir atteint ses limites biologiques de sécurité (il est considéré comme surpêché) celui de baudroie noire se maintient mieux mais il est mesexploité (ICES, 2004b).

Répartition spatiale de l'effort de pêche

La répartition spatiale de l'effort de pêche des engins traînants sur le plateau continental Nord Gascogne n'est pas homogène (figure 1.3 4). Un gradient d'activité décroissante de la côte vers le large est observable, avec les efforts de pêche les plus élevés au Sud de Penmarc'h, de Lorient, au Sud-Ouest de Belle Ile et à l'Ouest de La Turballe, les trois premières zones correspondant à la Grande Vasière.



<u>Figure 1.3 4</u> : Répartition spatiale de l'activité (en nombre de mois) de la flotte de pêche aux engins traînants dans le Golfe de Gascogne par rectangle statistique ICES pour l'année 1996.

Chapitre 2

Structure et variabilité spatio-temporelle des peuplements benthiques et démersaux du plateau continental Nord Gascogne

2.1 Matériel et méthodes

2.1 1 Stratégie d'échantillonnage

Afin de connaître la structure et la variabilité spatio-temporelle des peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne sous l'influence de la pêche, la stratégie d'échantillonnage a été dictée à la fois par la connaissance préliminaire des peuplements benthiques (cartographie biosédimentaire de Glémarec, 1969 ; figure 1.2 7) et des efforts de pêche recensés sur la zone (figure 1.3 4).

Le choix de la zone d'échantillonnage et des communautés benthiques étudiées s'est imposé comme la résultante de critères écologiques et de contraintes techniques. En effet, pour étudier l'effet de la pêche sur les peuplements, il fallait pouvoir échantillonner des communautés soumises à des efforts de pêche différents, mais vivant sur des fonds ayant les mêmes caractéristiques édaphiques et relativement proches géographiquement pour limiter les biais engendrés par des différences des conditions abiotiques (température, salinité, courants,…) et biotiques (apports trophiques, compétition, prédation,…).

C'est ainsi que la partie centrale de la zone Nord Gascogne du plateau continental nous est apparue comme la meilleure zone à échantillonner pour pouvoir caractériser les effets de la pêche sur les communautés benthiques de la Grande Vasière. En effet, cette zone se distingue par un effort de pêche décroissant suivant les gradients côte/large et Nord/Sud (figure 1.3 4). De plus, en se référant aux cartes sédimentologiques (Glémarec, 1969 ; Chassé et Glémarec, 1976), elle montre une succession des sédiments et de leurs peuplements associés, des vases sableuses dans la zone du Grand Champ au Sud-Ouest de Belle Ile aux sables moyens à alènes du large en passant par les sables envasés (Glémarec, 1969). Enfin, elle présente un intérêt halieutique, puisqu'elle est le siège d'une importante nourricerie de juvéniles de merlu (Petitgas, 1991).

L'objectif de ce travail n'était pas d'appréhender, à cette échelle spatiale, la variabilité saisonnière de la structure et des processus écologiques du domaine benthique sur la Grande Vasière. Cependant, et indépendamment des raisons pratiques liées aux contraintes des campagnes océanographiques, il était important de se placer dans différentes situations temporelles pour tester un certain nombre d'hypothèses sur la dynamique annuelle des peuplements. Ainsi dans le but de caractériser l'amplitude de la variabilité saisonnière de la dynamique des espèces, deux situations temporelles distinctes ont été échantillonnées : le printemps et l'automne. En milieu côtier tempéré l'automne se caractérise par un maximum de richesse des communautés benthiques (diversité, abondance et biomasse ; Maurer *et al.*, 1979 ; Dauvin, 1988 ; Thouzeau, 1989). De plus, cette période de l'année autorise les comparaisons avec les données historiques de Glémarec (1969) et les campagnes halieutiques récurrentes *EVHOE* de chalutage de fond (gestion des stocks exploités). Le printemps est théoriquement la saison la plus favorable aux transferts énergétiques de la colonne d'eau vers le benthos par sédimentation du bloom phytoplanctonique (Loyer, 2001). C'est aussi la période de recrutement des espèces et de maximum de production. Compte tenu des conditions météorologiques hivernales très souvent difficiles sur le plateau continental Nord Gascogne, rendant l'utilisation des

engins de prélèvements quantitatifs impossible, nous n'avons pas entrepris d'échantillonnages hivernaux.

En tenant compte des critères de stratification retenus (granulométrie du sédiment et effort de pêche), cinq zones ateliers ont ainsi pu être déterminées (figure 2.1 1):

- Vases sableuses de la Grande Vasière très exploitées (zone A),
- Vases sableuses de la Grande Vasière peu exploitées (zone B),
- Sables fins envasés de la Grande Vasière très exploités (zone C),
- Sables fins envasés de la Grande Vasière peu exploités (zone D),
- Sables à alènes peu exploités (zone E).

Afin d'étudier la variabilité spatiale des peuplements, trois stations d'échantillonnage ont été choisies aléatoirement au sein de chacune de ces zones. De plus, une zone G a été définie à partir de 2002 dans une zone de vases pures fortement exploitées afin d'élargir le spectre des communautés benthiques étudiées (figure 2.1 1).

L'échantillonnage des peuplements benthiques et démersaux s'est articulé autour de trois programmes de campagnes d'échantillonnage : *INTRIGAS* (I à V) de 2000 à 2002, *GASPROD* et *TROPHAL* en 2002. Ces campagnes ont été menées sur les navires des armements CIRMAT (N.O. « Côte d'aquitaine » et « Côtes de la Manche ») et GENAVIR (N.O. « Thalassa ») dans le cadre du programme PNEC chantier Golfe de Gascogne.

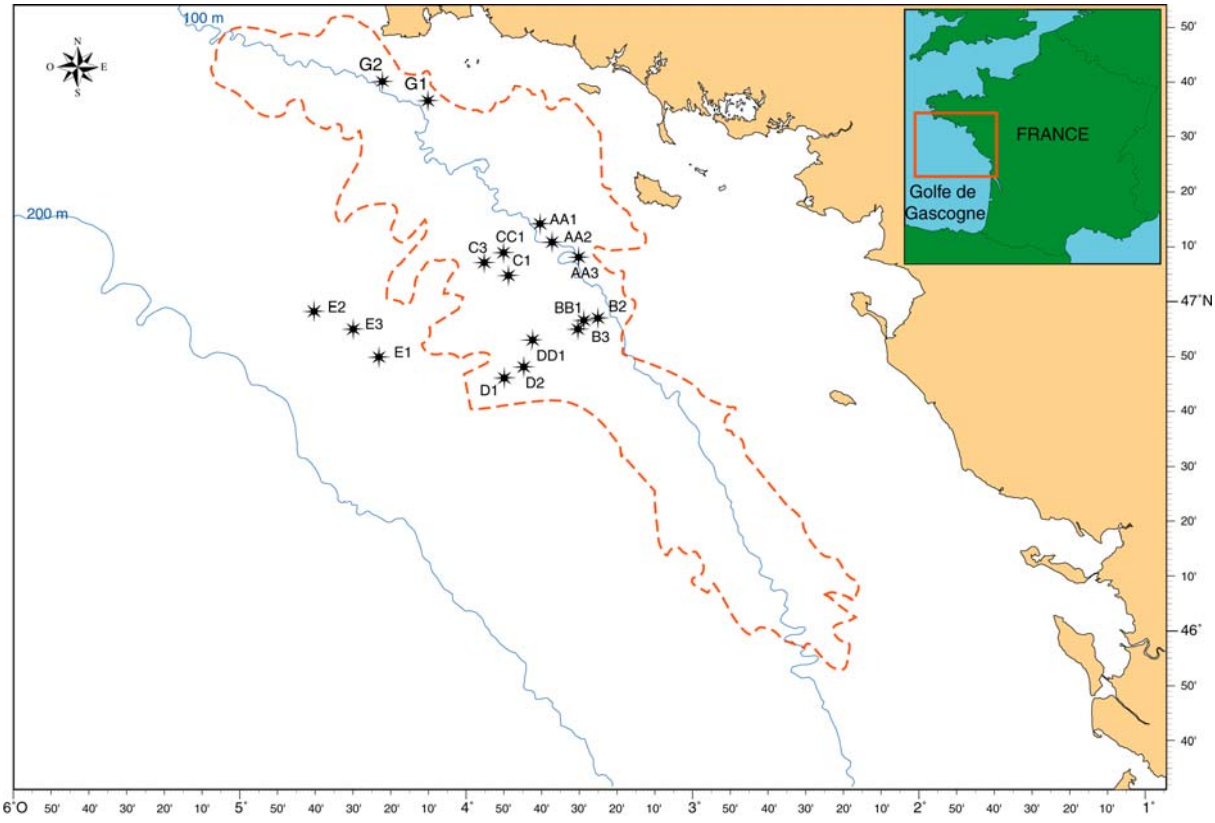


Figure 2.1 1 : Carte des stations d'échantillonnage sur le plateau continental Nord Gascogne. Les pointillés rouges délimitent la Grande Vasière.

2.1 2 Techniques d'échantillonnage

La taille, la mobilité, la position par rapport au sédiment et la répartition spatiale des organismes benthiques et démersaux créent des contraintes pour l'échantillonnage. Deux types d'échantillonneurs quantitatifs (benne et chaluts à perche) et deux autres qualitatifs (drague et casiers) ont été déployés au cours de cette étude. L'échantillonnage du sédiment a nécessité l'utilisation de carottiers. Les principales caractéristiques et conditions d'utilisation de ces engins sont rappelées ci-dessous.

2.1 2 1 La drague Rallier du Baty

La drague Rallier du Baty est conçue pour travailler dans une gamme de substrats allant des vases aux graviers. Elle a une longue histoire d'utilisation en Manche et en Mer Celtique (Cabioch, 1968). Elle est constituée d'un robuste anneau métallique (diamètre : 50 cm) attaché à un bras porteur central. Une poche en toile serrée y est gréée et collecte le sédiment et sa faune associée sur la distance du trait. Ce type d'engin est utilisable commodément dans toutes les conditions, dans un but d'exploration du sédiment et de la faune benthique associée. Ainsi, Glémarec (1969), pour établir la première cartographie des peuplements de macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne, utilisa cet échantillonneur qui apporte une information qualitative lors de la prospection d'une région. Dans un but de comparaison avec ces données obtenues dans les années soixante, nous avons choisi de déployer la drague Rallier du Baty sur les mêmes stations que celles échantillonnées par Glémarec.

2.1 2 2 La benne Hamon

La benne Hamon est un échantillonneur quantitatif de la macrofaune endogée de substrats meubles. Cette benne est constituée d'un châssis rectangulaire formant un support stable pour un godet de 0,25 m² de surface attaché à un bras pivotant (figure 2.1 2). La tension du câble porteur est libérée, lors de l'arrivée sur le sédiment, ce qui active la benne. Ainsi, le bras pivote de 90° et enfonce le godet dans le sédiment avant de l'amener en position fermée pour éviter tout risque d'échappement du sédiment et de la faune ainsi collectés. La profondeur de pénétration du godet dans le sédiment et donc le volume de sédiment prélevé sont fonction du type de sédiment échantillonné. Au cours de cette étude, la profondeur de pénétration était d'environ 15 cm, ce qui a permis la collecte d'un volume de 40 litres de sédiment par benne. Un tel type d'échantillonnage fournit une information qualitative et quantitative suffisante sur la macrofaune tout en demeurant compatible avec un temps de traitement raisonnable (tri et détermination). Mais, cet échantillonneur n'est pas adapté à l'étude de la réparation des groupes à distribution surdispersée.

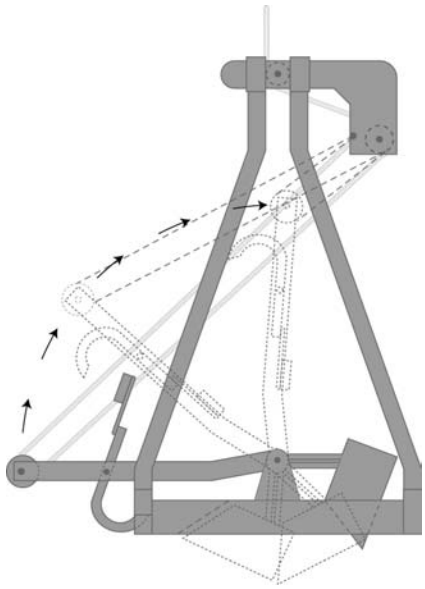


Figure 2.1 2 : Benne Hamon en position ouverte, les pointillés indiquent le mouvement effectué par le bras portant le godet lors du prélèvement de sédiment.

2.1 2 3 Le traîneau-drague A.QUA.R.E.V.E.

Dans l'objectif d'échantillonner la mégafaune benthique, la version 2 du traîneau-drague A.QUA.R.E.V.E. (Application Quantitative d'un Rabot Epibenthique avec contrôle Vidéo de l'Echantillonnage ; Thouzeau et Hily, 1986; Thouzeau et Lehay, 1988; Thouzeau *et al.*, 2000) a été déployé sur les fonds de la Grande Vasière. L'observation en direct du travail de la drague est rendue ici impossible à cause des difficultés opérationnelles liées à la profondeur de dragage. L'A.QUA.R.E.V.E. a donc bénéficié de modifications techniques. L'absence de la caméra vidéo est compensée par l'ajout d'un caméscope installé dans un caisson étanche. Il a ainsi permis le contrôle *a posteriori* de l'efficacité de dragage (pénétration dans le sédiment, taux de remplissage du collecteur) et la mesure précise de la surface échantillonnée par l'intermédiaire d'une roue fixée sur le traîneau. Mais, l'A.QUA.R.E.V.E. s'est révélé inadapté pour échantillonner la macrofaune épigée de la Grande Vasière à cause de la faible densité de celle-ci et de la nature sédimentaire engendrant un remplissage du collecteur après seulement quelques mètres carrés. Ainsi, nous avons été amenés à utiliser un chalut à perche de petite taille et à petites mailles pour l'échantillonnage de l'épifaune.

2.1 2 4 Les chaluts à perche

Les chaluts à perche de petite taille sont fréquemment utilisés pour l'échantillonnage de l'épifaune (Holme et Mc Intyre, 1984). Ce type de chalut est destiné à échantillonner la surface du sédiment, il est particulièrement adapté pour la collecte des espèces de grande taille, mobiles, à grande dispersion. Il intègre l'hétérogénéité du sédiment à petite échelle, en raison de la grande surface qu'il peut couvrir lors de son déploiement (Frauenheim *et al.*, 1989). Au cours de cette étude, nous avons utilisé un chalut à perche de 2 m d'ouverture horizontale pour échantillonner l'épibenthos et les poissons benthiques et démersaux. Ce chalut à perche a été confectionné à partir des plans de Jennings *et al*. (1999 ; figure 2.1 3). Deux maillages différents ont été employés, soit 4 mm pour un temps de traîne de 5 minutes et 20 mm pour un temps de traîne de 20 minutes.

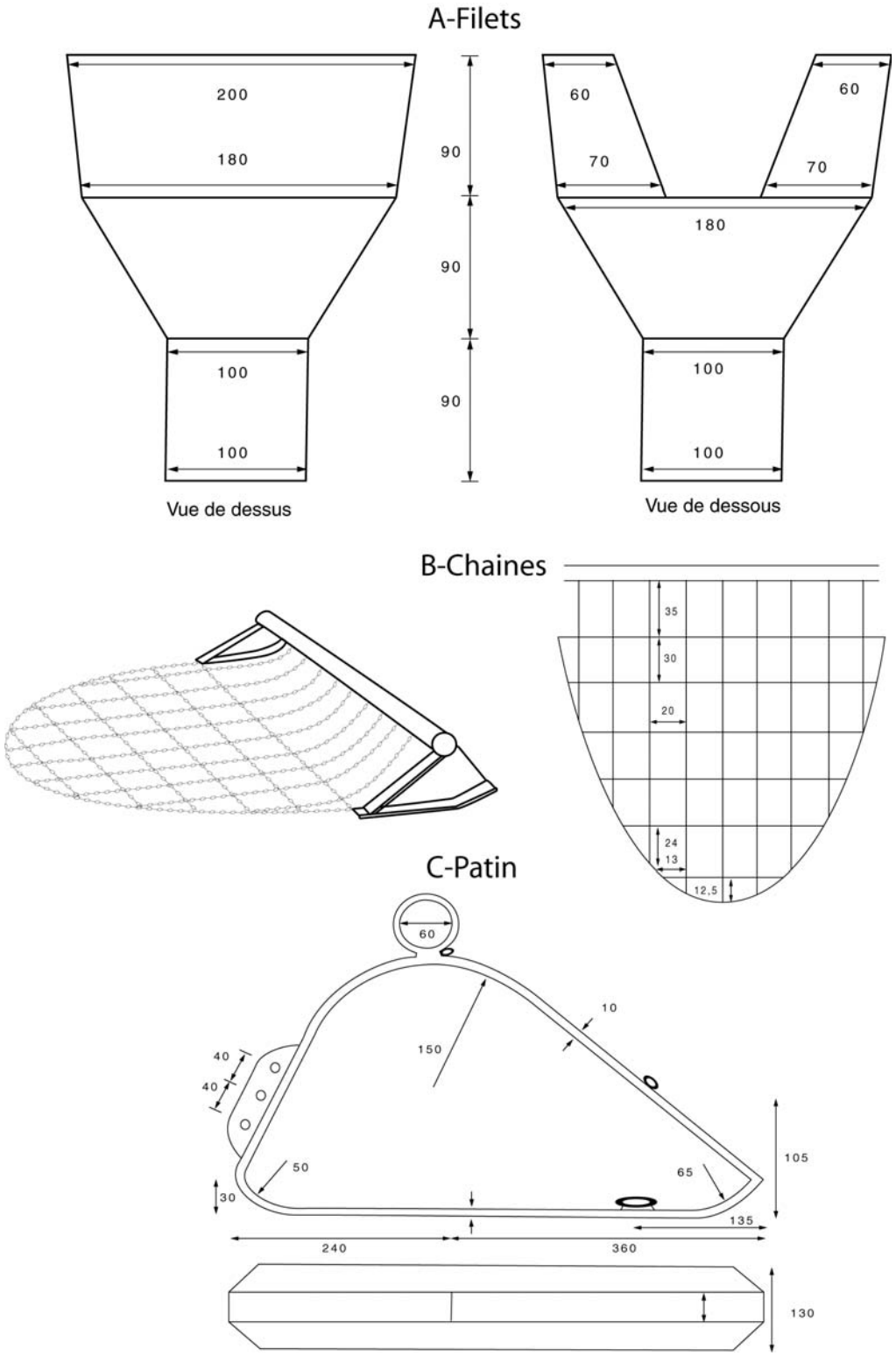


Figure 2.1 3 : Plan du chalut à perche de 2 m d'ouverture horizontale. Les longueurs sont exprimées en centimètres pour les filets et les chaînes et en millimètres pour le patin.

De plus, un échantillonnage complémentaire des poissons benthiques et démersaux a été réalisé à l'aide d'un chalut à perche de 6 m d'ouverture horizontale avec un maillage de 20 mm. Les temps de traîne ont été de 20 minutes. Durant tous les traits de chalut, la longueur de fune filée était égale à trois fois la sonde et la distance chalutée était mesurée à l'aide du GPS différentiel du bateau.

2.1 2 5 Les carottiers

Les analyses granulométriques et celles de la teneur en matière organique ont été réalisées sur du sédiment issu d'un échantillonnage au carottier. Différents types de carottiers ont été utilisés au cours de cette étude : le carottier Reineck (surface échantillonnée 170 cm^2) et les carottiers d'interface multi-tubes Bowers et Connelly (Mini Corer Special : BCMID-SP; surface échantillonnée 64 cm^2) et Multi-tubes de l'INSU (surface échantillonnée 79 cm^2). Les carottiers d'interface ont pour but de recueillir du sédiment non perturbé afin de déterminer la granulométrie et les profils verticaux de matière organique sur les premiers centimètres du sédiment.

2.1 3 Acquisition des échantillons - protocole d'échantillonnage

L'acquisition des données nécessaires à l'analyse de la structure et de la variabilité des peuplements benthiques et démersaux comprend cinq campagnes saisonnières *INTRIGAS* sur les navires côtiers du CIRMAT « Côte d'Aquitaine » (automne 2000) et « Côtes de la Manche » (printemps et automne 2001 et printemps 2002) et deux campagnes à bord du navire hauturier de GENAVIR « Thalassa » : *GASPROD* (printemps 2002) et *TROPHAL II* (automne 2002) (tableau 2.1 1). Les périodes d'échantillonnage ont été dictées principalement par les choix scientifiques stratégiques, les conditions météorologiques et les disponibilités des navires océanographiques.

Tableau 2.1 1 : Résumé des campagnes océanographiques et des prélèvements analysés pour l'étude des peuplements benthiques et démersaux. N/O : Navire Océanographique ; BH : Benne Hamon ; DR : Drague Rallier du Baty ; 2CPP : Chalut à Perche de 2 m maille 4 mm ; 2CPG : Chalut à Perche 2 m maille 20 mm ; 6CP : Chalut à Perche 6 m maille 20 mm ; PN : Pièges à nécrophages ; CR : Carottier.

Campagne	Date	N/O	BH	DR	2CPP	2CPG	6CP	PN	CR
INTRIGAS I	12-14/10/00	*Côte d'Aquitaine*	28	-	-	-	-	-	6
INTRIGAS II	25/05-07/06/01	*Côtes de la Manche*	70	-	15	12	-	-	15
INTRIGAS III	2-10/10/01 et 22-25/10/01	*Côtes de la Manche*	-	30	-	-	-	-	-
GASPROD	25/04-4/05/02	*Thalassa*	21	-	-	-	11	-	5
INTRIGAS IV	27/06/02-01/07/02	*Côtes de la Manche*			10	10	-	1	10
INTRIGAS V	14-21/08/02	*Côtes de la Manche*	-	24	3	3	-	2	-
TROPHAL II	11-27/09/02	*Thalassa*	50		12	12	26	6	17
TOTAL	**55 jours**		**169**	**54**	**40**	**37**	**37**	**9**	**53**

A bord, les prélèvements de macrofaune collectés à la benne sont tamisés dans un tamis cubique de maille de 1 mm. Le refus de tamis est fixé au formol à 5-10 % dilué dans de l'eau de mer et stocké en sacs plastiques. Au laboratoire, le refus de tamis est trié, les espèces animales sont conservées dans de l'alcool à 70 %. La grande mégafaune (poissons et invertébrés) issue des différents chaluts est triée, déterminée, mesurée et dans la mesure du possible sexée à bord. La petite mégafaune subit quant à elle le même protocole de conservation que la macrofaune.

Les prélèvements de sédiments sont conservés au congélateur (- 20°C) pour l'analyse de la matière organique ; ceux destinés aux analyses granulométriques sont stockés dans des sacs en plastique à température ambiante.

2.1 4 Obtention des données

2.1 4 1 Analyses granulométriques

Les échantillons de sédiment sec (passage à l'étuve 48 h à 60°C) sont tout d'abord pesés puis débarrassés de leur fraction fine (pélites) après un passage sous l'eau sur un tamis de maille de 63 µm. Après un second séchage (à l'étuve 48 h à 60°C) et une pesée, le résidu est tamisé sur une colonne de 14 tamis de maille de 63 à 10 000 µm. Le refus de chaque tamis est alors pesé. Les analyses granulométriques ont été réalisées sur les 10 premiers centimètres de sédiment issus des carottages, à l'exception des stations historiques où le sédiment est prélevé directement au centre de la drague Rallier du Baty comme cela avait été fait dans les années 60 pour permettre la comparaison des résultats.

Les différentes fractions sédimentaires sont ensuite regroupées selon la classification de Chassé et Glémarec (1976). La classification des sédiments, établie par ces auteurs pour le Golfe de Gascogne, identifie quatre fractions granulométriques ayant une signification écologique majeure en terme de peuplement benthique associé : les pélites (inférieures à 63 µm), les sables fins et moyens (entre 63 et 500 µm), les sables grossiers (entre 500 et 2000 µm) et les graviers (supérieurs à 2000 µm). Le sédiment de chacune des stations est constitué d'un mélange, dans des proportions variables, de ces quatre fractions granulométriques, qui permet le classement suivant les différents types sédimentaires définis par Chassé et Glémarec (1976 ; figure 2.1 4).

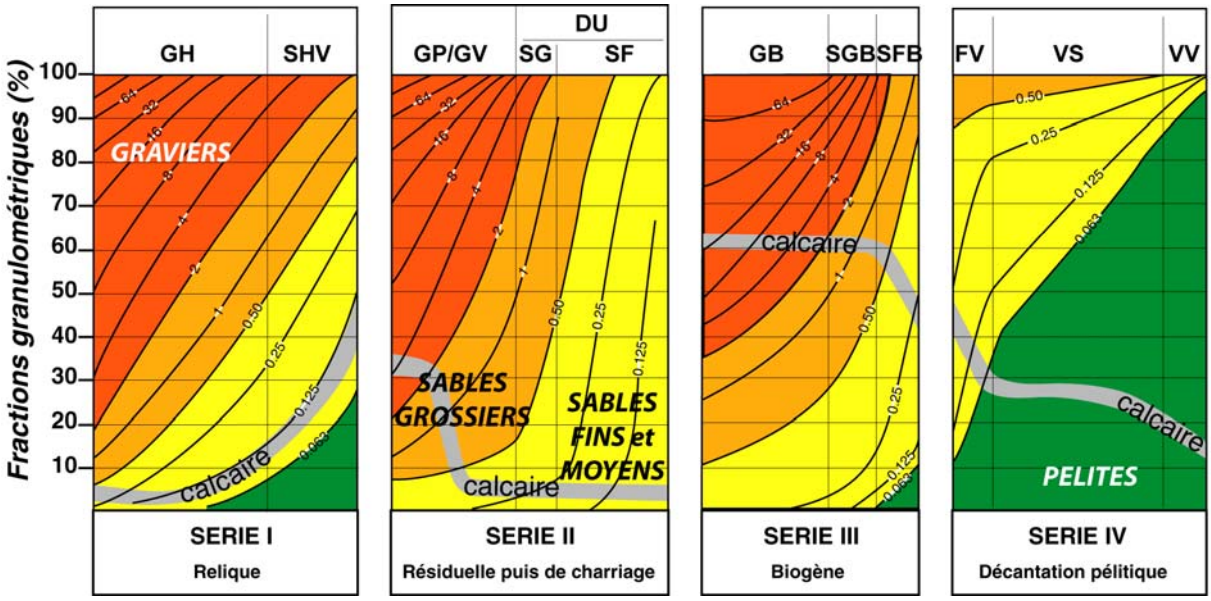


Figure 2.1 4 : Graphique de correspondance entre les taux des différentes fractions granulométriques et les types sédimentaires d'après Chassé et Glémarec (1976) modifié par Raffin (2003) et par la présente étude. Les taux de pélites sont représentés en vert, les sables fins et moyens en jaune, les sables grossiers en orange et les graviers en rouge. GH : graviers sableux hétérogènes, SHV : sables hétérogènes envasés, GP : graviers propres, GV : graviers envasés, SG : sables grossiers, SF : sables fins, DU : sables dunaires, GB : graviers biogènes, SGB : sables grossiers biogènes, SFB : sables fins biogènes, FV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, VV : vases pures.

L'indice de Trask (So) informe sur l'homogénéité des fractions sédimentaires composant un sédiment (Trask, 1932). Plus il est voisin de 1, plus le sédiment est bien trié, c'est-à-dire qu'il est homogène : une même gamme de tailles de particules le compose. Il est calculé comme suit :

$$\mathbf{So} = \sqrt{\mathbf{(Q75/Q25)}}$$

Avec Q25 et Q75 les diamètres des particules sédimentaires représentant respectivement 25 et 75 % du pourcentage cumulé de poids sec du sédiment.

2.1 4 2 Evaluation de la matière organique totale

La teneur en Matière Organique (MO) a été évaluée par perte au feu. Les échantillons de sédiment sec (passage à l'étuve 48 h à 60°C) sont pesés avant de subir une crémation à 450°C pendant 4 h, afin d'obtenir le poids sec de matière minérale (Byers *et al.*, 1978). La différence de masse entre le poids sec et le poids sec de matière minérale donne une estimation du poids sec de MO dans le sédiment, qui est exprimée en pourcentage de MO. Les carottes de sédiment issues des carottiers d'interface ont été découpées en tranche de 1 cm pour permettre une analyse de la répartition de la MO en fonction de la profondeur.

2.1 4 3 Analyse des échantillons de faune

Les individus collectés sont déterminés au plus bas taxon possible. La taxonomie employée est celle du « Species directory of the marine fauna and flora of the British Isles and surrounding seas » (Howson et Picton, 1997). Les individus de la macrofaune benthique ont été identifiés au laboratoire. Les individus des espèces de la mégafaune benthique et démersale pour lesquelles une relation taille-poids était disponible ont été déterminés, mesurés à bord et rejetés. Toutes les relations taille-poids employées au cours de cette étude ont été obtenues à partir d'échantillons prélevés pendant les campagnes *INTRIGAS* et mesurés et pesés au laboratoire. Les densités sont exprimées en individus par m² pour la macrofaune et en individus par 1000 m² pour la mégafaune.

2.1 4 4 Mesure de la biomasse

Après identification, les individus sont séchés à l'étuve (60°C) pendant 48 h, ils sont alors pesés sur une balance de précision (10^{-4} g) afin d'obtenir le poids sec (PS). Les individus de la macrofaune sont ensuite brûlés à 450°C pendant 4 h, une seconde pesée permet d'obtenir le poids de cendres (PC). La différence entre le PS et le PC donne une estimation du poids sec libre de cendres (PSLC), exprimé en mg dans cette étude.

2.1 4 5 Richesse spécifique et indice de diversité

Dans le cadre de cette étude, la richesse spécifique S est le nombre total d'espèces différentes identifiées dans n échantillons.

L'indice de diversité utilisé dans cette étude est l'indice de Shannon-Weaver (H'). Il est calculé par la formule (Shannon et Weaver, 1949) :

$$\mathbf{H' = - \sum_{i=1}^{S} [n_i/N \times \log_2(n_i/N)]}$$

Avec N l'effectif total de l'échantillon et n_i l'effectif de l'espèce i dans l'échantillon.

Ainsi, H' est nul si tous les individus du peuplement appartiennent à une seule et même espèce, il est minimal si une espèce domine le peuplement et il est maximal quand toutes les abondances sont réparties équitablement entre les espèces (Frontier, 1983).

L'indice de Shannon-Weaver est souvent accompagné de l'indice d'équitabilité J de Pielou (1966) ou indice d'équirépartition (Blondel, 1976) qui représente le rapport de H' sur l'indice maximal théorique dans le peuplement (Hmax). Il est calculé par la formule :

$$\mathbf{J = H'/Hmax = H'/\log_2 S}$$

J peut varier de 0 à 1. Il est maximal quand les espèces ont des abondances identiques dans le peuplement et il est minimal quand une seule espèce domine tout le peuplement. Pondéré par la richesse spécifique, il apparaît utile pour comparer les dominances potentielles entre stations ou dates d'échantillonnage.

Les méthodes de capture employées (bennes Hamon et chalut à perche) ne permettent pas le recensement de la totalité des espèces présentes sur les sites étudiés. En effectuant un ré-échantillonnage sur les données observées, des échantillonnages répétés sur le peuplement sont mimés par la méthode de « Jack-knife » (Burnham et Overton, 1979). Cette méthode permet d'estimer la présence d'espèces non détectées au sein de la zone d'échantillonnage par la formule :

$$\mathbf{S_{réelle} = S_{observée} + K \times \left(\frac{(n-1)}{n} \right)}$$

Avec $S_{réelle}$ la richesse spécifique réelle estimée par le « Jack-knife », $S_{observée}$ la richesse spécifique obtenue lors de l'échantillonnage, K le nombre d'espèce moyen par échantillon et n le nombre d'échantillons.

Les échantillons sont triés au hasard et le nombre d'espèces différentes capturées est calculé pour chacun. Une estimation du nombre d'échantillons pour lequel toutes les espèces potentiellement présentes en un site ont été capturées est ainsi obtenue. Cette opération est répétée 50 fois, elle représente l'étape de ré-échantillonnage. 50 réplicats du nombre d'espèces capturées après x échantillons, dont la moyenne et l'écart type sont calculés, sont simulés. Ces valeurs permettent d'établir une courbe de saturation ou courbe d'accumulation d'espèces (avec en abscisse le nombre

d'échantillons en un site et en ordonnée le nombre d'espèces présentes). L'allure générale de la courbe est généralement asymptotique, le nombre d'espèces présentes augmentant progressivement avec le nombre d'échantillons pour atteindre un plateau lorsque toutes les espèces potentiellement présentes dans ce site ont été capturées.

Le modèle DIMO (DIversity MOnitoring) a été employé pour analyser la structure des communautés (Qinghong, 1995). Ce modèle permet la visualisation de la richesse spécifique ($\log_2 S$), de l'indice de Shannon-Weaver (H') et de l'équitabilité (J) sur un même plan.

Avec $\mathbf{J = H'/\log_2 (S) = \tan (\alpha)}$

L'indice Q est défini comme la longueur du vecteur de l'origine jusqu'au point correspondant à l'échantillon. Cette méthode graphique permet la comparaison sur un même graphique des trois paramètres au sein des différentes communautés.

2.1 4 6 Coefficients de Présence et de Dominance

Afin d'identifier les espèces caractérisant un peuplement, des coefficients de dominance sont calculés pour chacune d'entre elles. L'analyse des données collectées à la drague Rallier du Baty et la comparaison avec les données antérieures de Glémarec ont été réalisées à l'aide du coefficient de Dominance x Présence. De plus, un coefficient de dominance basé sur la biomasse et l'abondance des espèces a été utilisé pour les échantillons issus des bennes Hamon et des chaluts à perche.

Coefficient de Présence

Dans chaque entité j préalablement définie par l'analyse statistique, la fréquence f d'une espèce i est définie comme étant le rapport du nombre de stations où cette espèce est présente (ns_{ij}) au nombre total de stations Ns_j constituant cette entité (Glémarec, 1963; Afli, 1999) :

$$\mathbf{f_{ij} = 100 \times ns_{ij} / Ns_j}$$

Pour pallier à une hétérogénéité du nombre de stations entre les différentes entités, la présence P (Glémarec, 1963) a été employée :

$$\mathbf{P_{ij} = 100 \times f_{ij} / (f_{i1} + \ldots + f_{ij} + \ldots + f_{ik})}$$

Coefficient de Dominance

La dominance D permet de tenir compte de l'importance de l'effectif de l'espèce ne_{ij} par rapport à l'effectif total de l'entité Ne_j au sein de l'entité considérée :

$$\mathbf{D_{ij} = 100 \times ne_{ij} / Ne_j}$$

Coefficient de Présence x Dominance

La prise en compte des deux paramètres D et P par le produit D x P permet de mieux caractériser les entités (Glémarec, 1963). Les espèces ayant les plus fortes valeurs de ce produit sont celles qui sont les mieux représentées à la fois en terme de présence et d'effectifs dans les stations de l'entité considérée.

Coefficient de dominance en biomasse et abondance

L'indice de dominance est souvent exprimé en terme d'abondance, sa valeur correspond au pourcentage de la densité moyenne de l'espèce considérée, par rapport à la densité moyenne de l'ensemble du peuplement. Pour caractériser les peuplements, nous avons choisi d'utiliser un coefficient intégrant les dominances en abondance et en biomasse, c'est-à-dire le produit des pourcentages de dominance en abondance et en biomasse (Le Hir, 2002). Soit pour une espèce i la formule :

$$\mathbf{D_i = [(n_i/N) \times 100] \times [(b_i/B) \times 100]}$$

Avec D_i le coefficient de dominance de l'espèce i, n_i l'abondance moyenne de l'espèce i, N l'abondance moyenne de l'ensemble du peuplement, b_i la biomasse moyenne de l'espèce i et B la biomasse moyenne de l'ensemble du peuplement.

2.1 4 7 Analyse des peuplements par groupes trophiques

Classiquement, les études des peuplements en écologie benthique produisent de grands jeux de données avec un grand nombre d'espèces, mais avec peu d'information sur l'organisation fonctionnelle des communautés (Warwick, 1988). En effet, ces études se limitent souvent à l'analyse de leurs compositions spécifiques et à leur mise en relation avec les paramètres environnementaux.

Une approche complémentaire consiste à classer les espèces en groupes fonctionnels, sur la base de leur alimentation. En effet, les espèces d'un peuplement interagissent entre elles et avec le milieu, créant ainsi une dynamique particulière, de laquelle découle le fonctionnement du système. La répartition des espèces au sein de groupes exploitant le même type de ressources permet ainsi d'analyser la structure des communautés benthiques et de dégager la réponse de chaque groupe trophique face aux variations de l'environnement, et en particulier aux apports trophiques. Ainsi, la structure de ces groupes trophiques permet de mettre en évidence les tendances générales dans la réponse du peuplement dans son ensemble, réponse qui ne pourrait être détectée par l'étude d'une espèce particulière (trop peu représentative) ou par celle des paramètres structuraux synthétiques (richesse spécifique, abondance, biomasse) trop généraux (Pearson, 1971).

Néanmoins, la classification des espèces au sein de groupes trophiques est complexe, du fait des carences en informations objectives sur les habitudes alimentaires d'une majorité des espèces rencontrées. Les problèmes d'affectation d'une espèce à un groupe trophique donné ont ainsi plusieurs origines. La première résulte de l'absence d'information spécifique sur les stratégies de chaque espèce et les risques d'erreur liés à la généralisation au niveau des familles. La seconde provient des incohérences existant dans la littérature sur les modes alimentaires, principalement dues à des méthodologies différentes, aux variations inter-populationnelles ou à une flexibilité des

comportements alimentaires liée aux variations des conditions environnementales (Wildish, 1984). Ainsi, ces regroupements sont « généraux » et il peut exister des variations spatio-temporelles dans les habitudes alimentaires au sein de chaque groupe (Bonsdorff et Pearson, 1999).

L'intérêt de cette approche réside dans la possibilité d'inclure toutes les sources de nourriture disponibles pour les organismes dans un minimum de catégories (Pearson, 1971). De plus, la plupart des espèces dominant les peuplements du plateau continental Nord Gascogne (en terme d'abondance et de biomasse) se retrouvent dans des écosystèmes plus côtiers et ont fait l'objet d'études depuis plus d'un siècle : leurs régimes alimentaires sont de ce fait relativement bien connus. Ce type de classification basée sur les régimes alimentaires a été utilisé dans bon nombre d'études à travers le monde (Hily, 1981 ; Wildish, 1984 ; Gaston, 1987 ; Thouzeau, 1989 ; Thouzeau *et al.*, 1991 ; Pinedo *et al.*, 1997 ; Karakassis et Eleftheriou, 1997 ; Gaston *et al.*, 1998 ; Bonsdorff et Pearson, 1999 ; Grall, 2002…). La classification réalisée pour les espèces rencontrées dans la présente étude s'appuie sur les travaux antérieurs menés en rade de Brest (Hily, 1984 ; 1991 ; Jean, 1994 ; Jean et Thouzeau, 1995 ; Grall et Glémarec, 1997 ; Grall, 2002), et dans le Golfe du Morbihan (Afli et Glémarec, 2000), sur les données disponibles dans la littérature (Pearson, 1971 ; Fauchald et Jumars, 1979 ; Gros et Hamon, 1988) et sur la morphologie des pièces buccales ou des appareils liés à l'alimentation. De plus, il a également été tenu compte des résultats obtenus en chimie isotopique stable au cours de ce travail de thèse pour l'attribution des groupes trophiques (Le Loc'h et Hily, soumis ; Le Loc'h et Hily, en prep.).

Les organismes benthiques sont capables de trouver leur source de nourriture dans trois principaux types d'environnement : le sédiment, l'interface eau-sédiment et la colonne d'eau immédiatement au-dessus du sédiment. Les organismes suprabenthiques et démersaux sont inféodés à la proximité du milieu benthique mais, lors de migrations nycthémérales, peuvent aller se nourrir dans la colonne d'eau. De plus, les espèces peuvent être discriminées en considérant la nourriture qu'elles ingèrent : sa nature (animale, végétale ou mixte), son état (vivant ou en décomposition), ou encore le rapport de taille entre un consommateur et sa nourriture (tableau 2.1 2 ; Hily et Bouteille, 1999).

Ainsi, la classification en groupes trophiques reprend sept des huit groupes définis par Grall (2002) d'après les travaux de Hily et Bouteille (1999) :

- **Prédateurs :** prédateurs actifs ayant les moyens adéquats pour capturer leurs proies. Ces organismes sont benthiques vagiles (polychètes errantes, gastéropodes, échinodermes, décapodes reptantia, poissons, …), benthiques sessiles (actinies, hydraires), démersaux (poissons) ou suprabenthiques (décapodes natantia).
- **Nécrophages :** mangeurs de chair d'animaux morts. Ce sont essentiellement des décapodes, des gastéropodes, des amphipodes et des isopodes.
- **Détritivores :** vagiles mangeurs de détritus d'origine essentiellement végétale. Ils sont représentés par des amphipodes, des isopodes, des tanaidacés et des décapodes.
- **Suspensivores :** ils se nourrissent par filtration des particules en suspension dans la tranche d'eau au-dessus du sédiment (certaines familles d'amphipodes, de polychètes et de bivalves).
- **Déposivores sélectifs :** ils se nourrissent de particules organiques, supports de bactéries qui se déposent à la surface du sédiment. Ils sont représentés par une grande partie des polychètes sédentaires et par certains bivalves et crustacés qui utilisent la couche sédimentaire superficielle pour s'alimenter.

- **Déposivores non sélectifs :** ils vivent en profondeur dans le sédiment, en exploitant les couches réduites et en ingérant le sédiment dans lequel ils prélèvent la matière organique (micro-organismes, meiofaune, bactéries, détritus). Ce sont essentiellement des polychètes et des oursins.
- **Microbrouteurs :** brouteurs de bactéries et détritus formant un biofilm à la surface des supports. Ils sont constitués de mollusques polyplacophores et de gastéropodes.

Tableau 2.1 2 : Description sommaire des modes d'alimentation des groupes trophiques retenus pour le classement des espèces des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne (d'après Hily et Bouteille, 1999).

	Environnement	Nature	Etat	Rapport de taille
Prédateurs	Indifférent	Animal	Vivant	Macrophage
Nécrophages	Indifférent	Animal	Mort	Macrophage
Détritivores	Interface	Végétal	Mort	Macrophage
Suspensivores	Colonne d'eau	Mixte	Mixte	Microphage
Déposivores sélectifs	Interface	Mixte	Mixte	Microphage
Déposivores non sélectifs	Sédiment	Mixte	Mixte	Microphage
Microbrouteurs	Interface	Mixte	Vivant	Microphage

2.1 5 Outils statistiques : analyses multivariées

2.1.5 1 Classification Ascendante Hiérarchique

La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est une méthode de classification destinée à produire des regroupements décrits par un certain nombre de variables ou caractères (Lebart *et al.*, 1982). Elle procède en fait à la construction de classes (paquets), par agglomération successive des objets deux à deux, qui fournissent une hiérarchie de partition des objets. Il existe plusieurs méthodes de CAH et plusieurs choix de calcul de la distance entre deux objets, deux classes ou un objet et une classe (Benzécri, 1973). Pour l'analyse quantitative des peuplements, c'est l'indice de similarité de Bray-Curtis qui a été retenu dans cette étude, avec la technique de regroupement agglomératif moyen, comme recommandé par Legendre et Legendre (1984). Pour cette étude, les données de la matrice employée ont subi une transformation en double racine carrée, afin de stabiliser les variances en donnant de l'importance aux espèces rares (Clarke et Warwick, 1994). Pour l'analyse comparative des peuplements de 1966 et de 2001/2002 (données qualitatives), l'indice de dissimilarité en distance euclidienne a été utilisé, en prenant comme critère d'agrégation l'augmentation de l'inertie de Ward.

2.1.5 2 Analyse Multi-Dimensionnelle

Introduit par Shepard (1962) et Kruskall (1964), le positionnement multidimensionnel (analyse MDS, « Multi Dimensional Scaling ») est une méthode d'analyse d'une matrice de proximité (similarité ou dissimilarité) établie sur un ensemble d'individus. Le MDS a pour objectif de modéliser les proximités entre les individus de façon à pouvoir les représenter le plus fidèlement possible dans un espace de faible dimension (généralement 2 dimensions). En d'autres termes, le MDS décrit les données en réduisant le nombre de dimensions. Ainsi, la proximité entre les objets représentés sur le graphique reflète leur similarité. Les distances utilisées dans cette étude sont celles de Bray-Curtis. Les

disparités sont des distances décrivant la représentation optimale des individus. La mesure de l'écart entre les disparités et les distances mesurées sur la représentation obtenue par le MDS se nomme le « stress de Kruskal » : plus le stress est faible, meilleure est la représentation des individus. Ainsi, une valeur de stress inférieure à 0,1 traduit une excellente représentation, entre 0,1 et 0,25 elle donne une image satisfaisante, entre 0,25 et 0,5 la qualité est médiocre et les valeurs supérieures à 0,5 révèlent une représentation aléatoire (Cox et Cox, 1994). Une répétition des opérations (itérations) de calculs afin de retenir la meilleure des représentations s'avère nécessaire dans ce type d'analyse, puisque la configuration optimale est dépendante du point de départ. Les significations statistiques des différences observées sur les représentations graphiques des MDS et celles mesurées par les distances de Bray-Curtis ont été testées en utilisant le test ANOSIM (PRIMER, Clarke et Warwick, 1994). Ce test permet de déterminer la significativité des différences en comparant les distances entre les stations. Une différence est considérée comme significative lorsque la probabilité p est inférieure à 0,05.

2.1.5 3 Analyse Factorielle des Correspondances

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) consiste à rechercher la meilleure représentation simultanée de deux ensembles constitués par les lignes et les colonnes d'un tableau de contingence, c'est-à-dire les points d'observation (stations) et les points variables (espèces), ces deux ensembles jouant un rôle symétrique. Les répartitions des points d'observation et des points variables sont réalisées en pourcentages afin que les distances aient un sens. La distance utilisée est celle du Chi2. Les graphiques représentent une projection simultanée des points colonnes (stations) et des points lignes (espèces) dans un espace ayant autant de dimensions que de variables mesurées (Menesguen, 1980). Classiquement, la représentation utilisée est formée par deux axes orthogonaux représentant un maximum de variance pour l'analyse (généralement les deux ou trois premiers axes). L'interprétation des résultats se fait en terme de proximité entre les stations, les espèces ou entre stations et espèces. Les contributions relatives ou absolues de chaque station ou espèce pour chaque axe apportent des éléments indispensables pour l'interprétation, tandis que leur cosinus carré traduit la plus ou moins grande représentativité de l'axe pour la variable considérée.

2.2 Evolution à long terme des peuplements benthiques

Les écosystèmes ne sont pas des structures figées dans le temps, mais ils sont en continuelle évolution par le jeu des interactions biotiques contrôlées par des forçages de l'environnement hydroclimatique et les forçages anthropiques (Hily et Glémarec, 1990). Ces changements se traduisent par des fluctuations saisonnières et par des variations cycliques à une échelle pluriannuelle, auxquelles se superposent des accidents apériodiques dont la nature est souvent difficile à identifier. Les évolutions naturelles temporelles des communautés benthiques sont difficiles à prévoir par manque de connaissances sur les cycles naturels et notamment leur périodicité (Gray et Christie, 1983).

Les communautés benthiques, notamment celles de l'endofaune en raison de la faible mobilité des organismes, ont été considérées comme des outils de surveillance des changements anthropiques et naturels à long terme au sein des écosystèmes marins (Kröncke, 1995). Deux approches dans l'utilisation du macrobenthos comme indicateur sont employées, soit la collecte de séries de données sur une longue période (Buchanan et Moore, 1986 , Pearson *et al.*, 1986 ; Ibanez et Dauvin, 1988 ; Josefson *et al.*, 1993 ; Frid *et al.*, 1996 ; Beukema *et al.*, 2000), soit la comparaison de données espacées sur un intervalle de temps long (Pearson *et al.*, 1985 ; Reise et Schubert, 1987 ; Grémare *et al.*, 1998).

Les séries à long terme permettent l'évaluation des changements dans la composition de la macrofaune à partir d'échantillonnages à des périodes régulières. Mais le nombre d'études de ce type est limité en raison de l'important effort d'échantillonnage nécessaire à l'acquisition de telles données (Lopez Jamar *et al.*, 1995). L'approche alternative employée dans cette étude, consiste à comparer les compositions des peuplements sur un grand intervalle de temps. Les seuls travaux disponibles sur les peuplements benthiques à l'échelle du plateau continental Nord Gascogne sont ceux de Glémarec (1969), alors qu'aucune série de données sur une longue période n'existe. Ce sous-chapitre a pour objet de comparer la structure actuelle (2001-2002) des peuplements benthiques du plateau continental à celle observée par Glémarec 35 ans auparavant (1966). Pour ce faire, une étude comparative des types sédimentaires et des espèces recensées a été entreprise. La démarche adoptée pour définir les différentes entités de peuplements est basée sur des analyses statistiques et les coefficients de Dominance x Présence. Les hypothèses explicatives des changements observés sont discutées en dernière partie de ce sous-chapitre.

2.2 1 Echantillonnage

Afin de pouvoir comparer les variations spatio-temporelles des peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne, un nouvel échantillonnage a été entrepris sur les stations visitées par Glémarec en 1966 afin de décrire les communautés benthiques (carte biosédimentaire ; Glémarec, 1969). Sur la base du jeu de données brutes fourni par cet auteur (données issues de la campagne du 17 au 30 septembre 1966 sur le N/O « Pelagia »), 54 stations ont été sélectionnées au regard de la couverture spatiale et de la diversité des entités biosédimentaires rencontrées en 1966. Ainsi, une radiale côte-large dans le Sud-Ouest de Belle Ile et un échantillonnage dans la zone des 90-120 m ont été réalisés en 2001-2002 (figure 2.2 1). A l'exception des stations du talus continental (918 et 919) et de celles les plus côtières (838, 840, 841, 842, 862 et 888), toutes ces stations appartiennent à l'étage circalittoral du large.

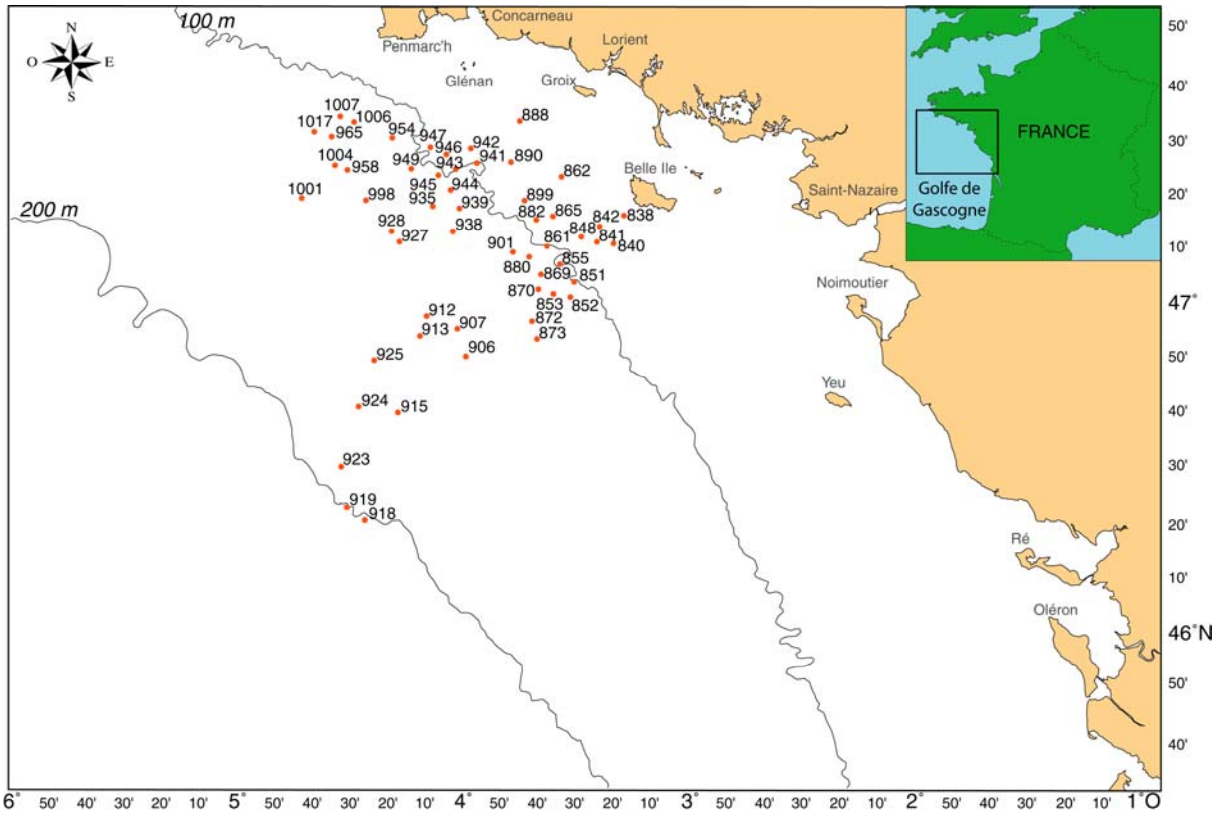


Figure 2.2 1 : Localisation des stations d'échantillonnage sur le plateau continental Nord Gascogne.

Pour permettre la comparaison directe, la même méthodologie que celle utilisée en 1966 (Glémarec, 1969) a été employée. Ainsi les prélèvements ont été effectués avec le même engin, la drague Rallier du Baty et l'échantillonnage a eu lieu à la fin de l'été et au début de l'automne (campagnes *INTRIGAS III* en octobre 2001 et *INTRIGAS V* en août 2002 sur le N/O « Côtes de la Manche »). A la remontée de la drague, un prélèvement de sédiment non lavé au cours de la remontée a été réalisé au centre de la poche de la drague pour permettre une analyse granulométrique. Le reste des échantillons collectés a été tamisé sur une maille carrée de 1,5 mm et le refus a été formolé (formol 5-10 %) sur le bateau. Au laboratoire, ces échantillons ont été colorés au rose bengale avant d'être triés. Cette dernière opération diffère du protocole de 1966, puisqu'en présence de sédiments grossiers, les animaux étaient directement triés sur le pont du bateau. La collecte de la macrofaune benthique en 1966 peut ainsi ne pas avoir été totale limitant le nombre et l'abondance des taxons de petite taille. Pour compenser ce biais d'échantillonnage, un second tamisage de la faune triée en 2001/2002 a été réalisé sur un tamis de 5 mm de maillage. Ce maillage a été retenu *a posteriori* car il permet d'obtenir des richesses spécifiques comparables à celles de 1966, le tri minutieux effectué au laboratoire augmentant grandement le nombre d'espèces rencontrées par rapport à 1966. Seule la faune retenue sur ce tamis a été déterminée jusqu'à l'espèce quand cela était possible et est utilisée dans la suite de l'analyse. De plus, les poissons, crevettes et mysidacés (nectobenthos) ont été retirés de l'analyse pour ne conserver que les invertébrés réellement benthiques (endofaune et épifaune), c'est-à-dire les taxons effectivement dénombrés par Glémarec.

2.2 2 Résultats

2.2 2 1 Le sédiment

Couverture sédimentaire de 1966

Seules les données granulométriques de 41 des 54 stations (76 %) sont disponibles pour l'année 1966. Les types sédimentaires observés en 1966 ont été replacés sur une carte du plateau continental Nord Gascogne (figure 2.2 2 a).

Neuf types sédimentaires sont représentés, dont cinq sont caractérisés par leur abondance en pélites supérieure à 10 %. Ici, l'adjectif « envasé » qualifie un sédiment dont le taux de pélites est supérieur à 10 %, alors que l'adjectif « sale » désigne un sédiment dont le taux de pélites est compris entre 5 et 10 % (Glémarec, 1969). Cette carte fait apparaître de grandes zones sédimentaires de sables envasés (12 stations) et de graviers envasés (8 stations) sur la partie centrale du plateau continental correspondant à la Grande Vasière (autour de l'isobathe des 100 m et jusqu'à 120 m). En allant vers le large, le sédiment est de type sables moyens plus ou moins envasés.

Le diagramme triangulaire de Shepard (Shepard, 1954) permet de représenter trois variables dépendantes dans deux dimensions. Afin d'obtenir trois classes granulométriques à partir de la classification de Chassé et Glémarec (1976), les sables grossiers et les graviers ont été réunis (figure 2.2 3 a et b). La représentation synthétique apportée par ce diagramme permet de visualiser l'ensemble des stations et le type sédimentaire qui leur est associé.

En 1966, presque toute la gamme des sables moyens et grossiers et également celle des sables fins est représentée (des sables fins envasés et vases sableuses aux graviers envasés ; figure 2.2 3 a). Les taux de pélites observés ne sont jamais supérieurs à 40 % et 10 stations ont un taux compris entre 30 et 40 %.

Couverture sédimentaire actuelle

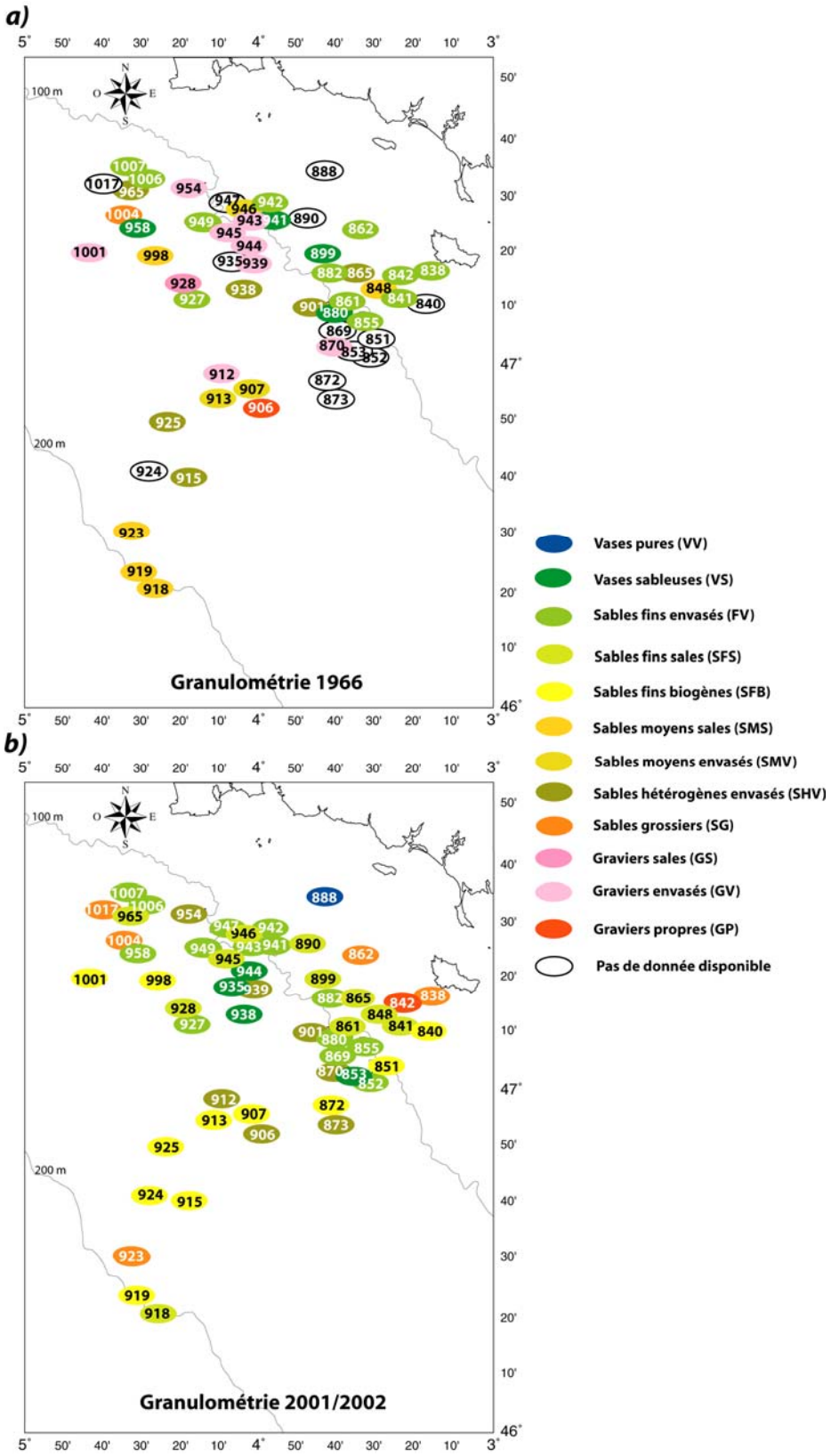
Les types sédimentaires retenus pour l'analyse des données granulométriques de 2001/2002 sont présentés dans le tableau 2.2 1. Actuellement, huit grands types sédimentaires sont observés, mais seulement cinq sont communs à 1966.

Tableau 2.2 1 : Caractéristiques des types sédimentaires décrits d'après les données granulométriques de 2001/2002.

Type sédimentaire	Taux de pélites (%)	Taux de sables grossiers et de graviers (%)	Médiane (µm)
Vases pures (VV)	> 75	< 5	< 63
Vases sableuses (VS)	30	< 10	< 63
Sables fins envasés (FV)	10 - 20	< 10	130 - 180
Sables fins sales (SFS)	5 - 10	3 - 6	140 - 180
Sables fins biogènes (SFB)	5 - 10	5 - 35	180 - 250
Sables hétérogènes envasés (SHV)	10 - 15	40 - 60	250 - 400
Sables grossiers (SG)	< 5	60 - 90	400 - 1000
Graviers propres (GP)	< 5	80	> 1000

La localisation des types sédimentaires de 2001/2002 est indiquée sur la figure 2.2 2 b. Parmi les sédiments actuels, les sables fins dominent largement (67 % des stations). Les sables fins envasés (14 stations) sont majoritairement situés de part et d'autre de l'isobathe des 100 m. Les sables fins biogènes (11 stations) se trouvent à la fois au large au delà de 120 m de profondeur et à la côte au Sud-Ouest de Belle Ile. Les sables fins sales (11 stations) assurent la transition entre les sables fins envasés et des sédiments plus grossiers. Les sables hétérogènes envasés occupent la partie centrale de la zone d'étude entre les sables fins envasés et les sables fins biogènes du large. Les sédiments plus grossiers (sables grossiers et graviers propres) se rencontrent à la fois dans la partie la plus côtière, au large et au Nord de la zone d'étude.

Le diagramme de Shepard (figure 2.2 3 b) révèle nettement la très forte dominance des différents types de sables fins dans la partie haute du diagramme avec des taux de sables fins allant de 60 à 90 %. Toute la gamme des sables fins et des sables moyens et graviers est également couverte. Seules deux stations ont un taux de pélites supérieur à 30 %.



<u>Figure 2.2 2</u> : Types sédimentaires sur les stations échantillonnées en 1966 (a) et en 2001-2002 (b).

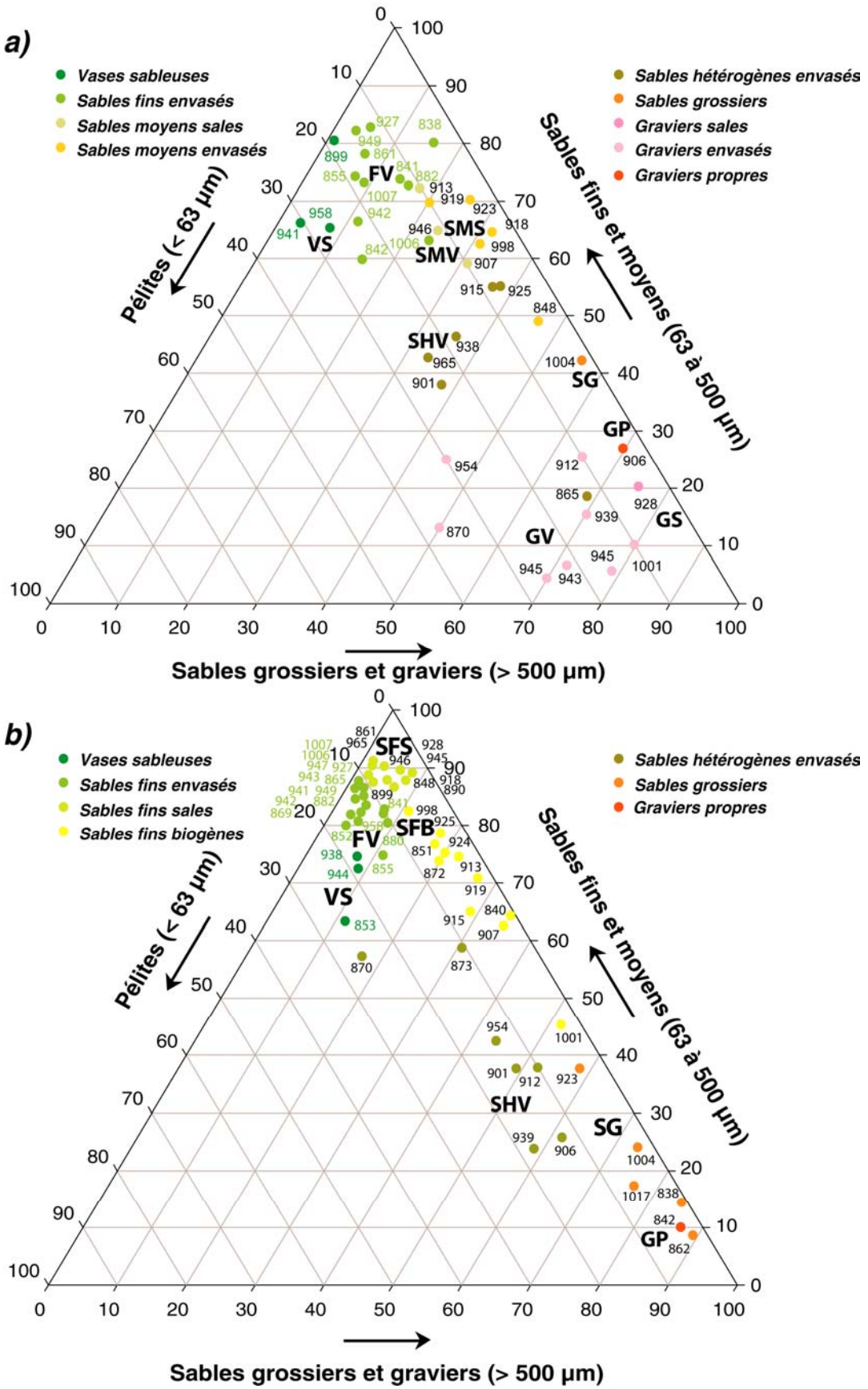


Figure 2.2 3 : Diagrammes de Shepard réalisés à partir des données granulométriques de 1966 (a ; 41 stations) et de 2001-2002 (b ; 52 stations).

Comparaison des types sédimentaires

La comparaison des cartes (figure 2.2 2 a et b) révèle de nombreuses modifications entre les deux périodes. Les parties interne et externe de la Grande Vasière apparaissent moins riches en pélites et sont dominées par les sables fins. La partie la plus vaseuse subsiste autour de l'isobathe des 100 m.

La comparaison des diagrammes de Shepard de 1966 et 2001/2002 (figure 2.2 3 a et b) permet la visualisation de l'évolution des types sédimentaires. Une nette tendance à la diminution de la fraction pélitique est observée (10 stations à plus de 20 % de pélites en 1966 et seulement 2 en 2001/2002). De même, les graviers envasés ont disparu complètement des stations échantillonnées. Parallèlement, l'augmentation du taux de sables fins est ici bien figurée avec le regroupement des stations dans le haut du diagramme en 2001/2002 traduisant des taux de sables fins supérieurs à 80 %. La couverture sédimentaire de 1966 apparaît plus diversifiée (8 types sédimentaires avec seulement 41 stations) que celle de 2001/2002 qui est plus homogène (7 types sédimentaires avec 54 stations) avec une nette dominance des sables fins.

Les granulométries de 24 % des stations en 1966 ne sont pas disponibles. Néanmoins, la comparaison des deux situations temporelles (tableau 2.2 2) révèle les grandes tendances d'évolution des types sédimentaires. Sur les 41 stations pour lesquelles nous disposons des granulométries aux deux périodes, seules 9 d'entre elles (22 %) ont le même type sédimentaire. Il s'agit pour 7 d'entre elles de stations de sables fins envasés, les deux autres étant des sables hétérogènes envasés et des sables grossiers. Les sables fins envasés et sales remplacent à la fois les vases sableuses et les sables moyens envasés. Les stations de sables fins envasés conservent pour 58 % d'entre elles ce même type sédimentaire. Les sables moyens sont majoritairement remplacés par des sables fins sales et biogènes. Les stations de 1966 de sables hétérogènes envasés et de graviers (propres, sales et envasés) connaissent une tendance à l'affinement de leur granulométrie avec la présence de sables fins, de vases sableuses et de sables hétérogènes envasés. Les stations de vases sableuses de 1966 sont actuellement moins riches en pélites et recouvertes de sables fins envasés et sales.

Tableau 2.2 2 : Evolution du type sédimentaire des stations d'échantillonnage entre 1966 et 2001/2002. Les valeurs en gras indiquent les stations qui ne changent pas de type sédimentaire.

Type sédimentaire de 1966	Stations	Type sédimentaire de 2001/2002
Vases sableuses	958, 941, 880	Sables fins envasés
	899	Sables fins sales
Sables fins envasés	1007, 1006, 949, 942, 927, 882, 855	**Sables fins envasés**
	862, 838	Sables grossiers
	842	Graviers propres
	861, 841	Sables fins sales
Sables moyens sales	848, 918	Sables fins sales
	998, 919	Sables fins biogènes
	923	Sables grossiers
Sables moyens envasés	946, 907, 913	Sables fins sales
Sables hétérogènes envasés	965, 865	Sables fins sales
	901	**Sables hétérogènes envasés**
	938	Vases sableuses
	925, 915	Sables fins biogènes
Sables grossiers	1004	**Sables grossiers**
Graviers sales	928	Sables fins sales
Graviers envasés	954, 939, 870, 912	Sables hétérogènes envasés
	945	Sables fins sales
	943	Sables fins envasés
	944	Vases sableuses
	1001	Sables fins biogènes
Graviers propres	906	Sables hétérogènes envasés

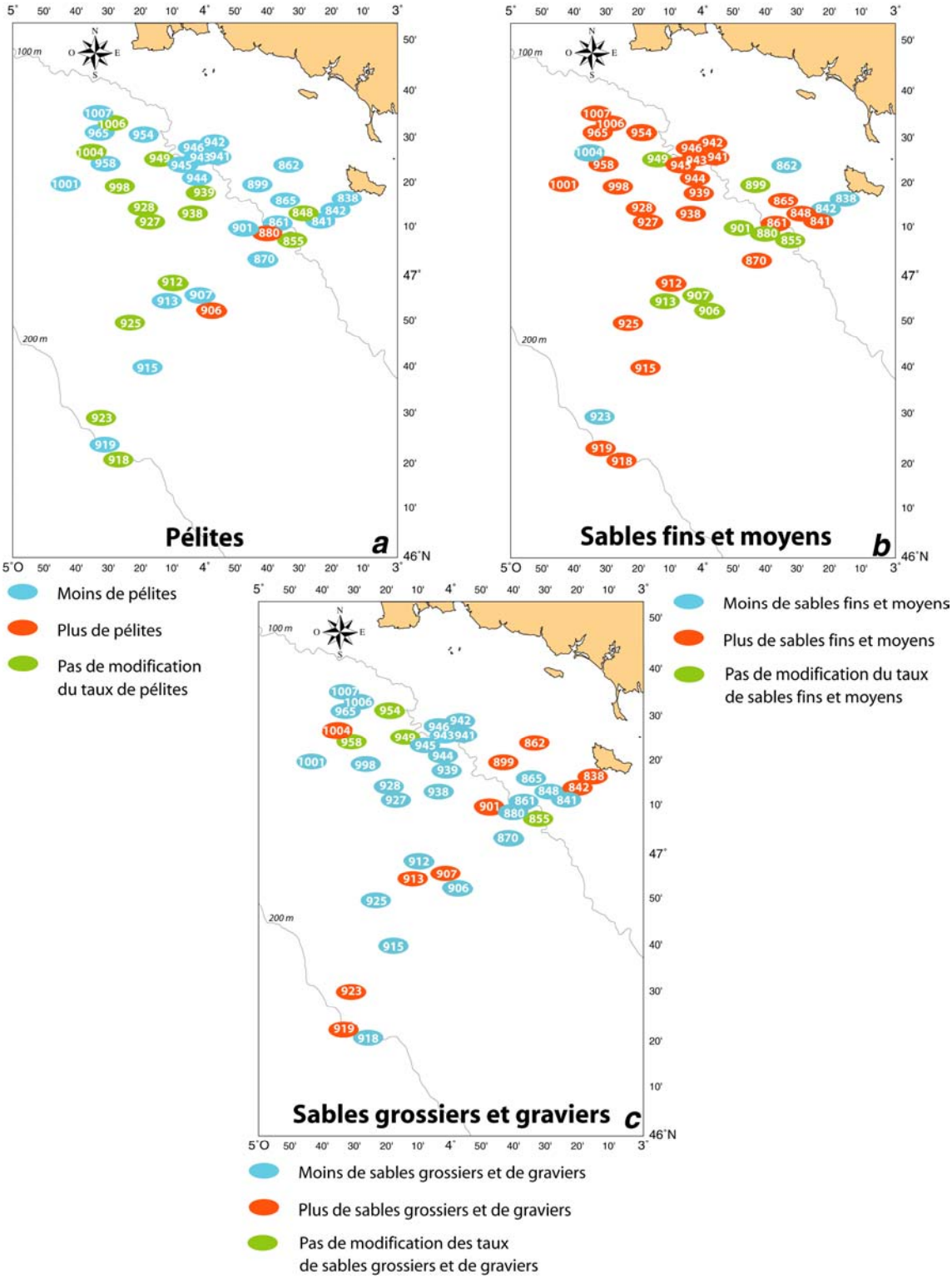
A l'échelle de notre échantillonnage, les sables fins envasés restent dominants sur les 41 stations pour lesquelles nous disposons des granulométries aux deux dates. Mais les sables fins sales et biogènes, absents en 1966, représentent actuellement chacun 20 % de la couverture sédimentaire. Ainsi, les trois catégories sédimentaires de sables fins recouvrent 68 % des stations pour lesquelles nous avons pu effectuer une comparaison (tableau 2.2 3). L'augmentation des sables fins se produit au détriment des graviers et des sables moyens. Les sables hétérogènes envasés conservent la même représentativité entre les deux périodes.

Tableau 2.2 3: Représentativité des types sédimentaires sur l'ensemble de la zone échantillonnée (comparaison entre les situations de 1966 et de 2001/2002). Les chiffres en gras indiquent les types sédimentaires dominants.

Types sédimentaires	1966		2001/2002	
	Nombre de stations	%	Nombre de stations	%
Vases sableuses (VS)	4	9,76	2	4,88
Sables fins envasés (FV)	12	**29,27**	11	**26,83**
Sables fins sales (SFS)	0	0,00	10	**24,49**
Sables fins biogènes (SFB)	0	0,00	7	**17,07**
Sables moyens envasés (SMV)	3	7,32	0	0,00
Sables moyens sales (SMS)	5	12,20	0	0,00
Sables hétérogènes envasés (SHV)	6	14,63	6	14,63
Sables grossiers (SG)	1	2,44	4	9,76
Graviers sales (GS)	1	2,44	0	0,00
Graviers envasés (GV)	8	**19,51**	0	0,00
Graviers propres (GP)	1	2,44	1	2,44

A partir des fractions granulométriques, les cartes d'évolution des taux de pélites, de sables fins et de sables grossiers et graviers ont été réalisées (figure 2.2 4). La carte d'évolution des taux de pélites (figure 2.2 4 a) met en évidence une réduction de l'envasement sur 24 stations. Cette diminution est observée sur l'ensemble du plateau continental Nord Gascogne, alors que seulement 2 stations s'enrichissent en pélites. Cependant, la perte de pélites semble plus systématique pour les stations côtières du Sud-Ouest de Belle Ile et autour de l'isobathe des 100 m. Ce phénomène s'atténue en allant vers le large où l'envasement reste stable pour 14 stations. Parallèlement, le sédiment de 68 % des stations s'enrichit en sables fins tandis que le phénomène inverse se produit pour 5 stations seulement (figure 2.2 4 b). Cet enrichissement en sables fins se déroule sur l'ensemble de la zone étudiée, avec une tendance qui semble plus marquée au Nord. La fraction de sédiments grossiers (sables grossiers et graviers) est la plus variable puisque seulement 4 stations ne présentent pas de changement, alors que 10 stations voient ce taux augmenter et que 26 montrent une diminution de celui-ci (figure 2.2 4 c).

La diminution du taux de pélites ne s'accompagne pas systématiquement d'une augmentation du taux de sables fins, cela survient dans 71 % des cas. Aucune augmentation simultanée des taux de pélites et de sables fins et moyens n'est observée, alors qu'une diminution simultanée est notée pour les stations côtières (838, 842 et 862). De même, l'augmentation du taux de pélites (stations 880 et 906) n'est pas accompagnée d'une diminution de la fraction des sables fins. Ainsi, la dynamique sédimentaire sur le plateau continental apparaît complexe ; la diminution d'une des fractions sédimentaires n'entraîne pas systématiquement l'augmentation simultanée des deux autres.



<u>Figure 2.2 4</u> : Cartes d'évolution des taux de pélites (a), des sables fins et moyens (b) et des sables grossiers et graviers (c) entre 1966 et 2001/2002.

2.2 2 2 Inventaire des espèces

Structure taxonomique

Sur les 54 stations échantillonnées en 1966, 146 taxons benthiques avaient été identifiés, les poissons, crevettes, mysidacés, euphausiacés et bryozoaires étant exclus de l'analyse. Ils appartenaient majoritairement aux polychètes (45 % des espèces), aux mollusques (23 %), aux crustacés (12 %) et aux échinodermes (12 %) (figure 2.2 5). Sur ces mêmes stations, la diversité taxonomique totale est voisine en 2001/2002. En effet, 163 taxons ont été recensés dont 47 % de polychètes, 23 % de crustacés, 18 % de mollusques et 9 % d'échinodermes.

Par contre, le nombre moyen de taxons recensés par station a presque doublé, passant de 11,1 en 1966 à 19,8 en 2001/2002, et ce en dépit du tamisage sur une maille de 5 mm. D'autre part, l'abondance moyenne sur l'ensemble des stations était de 35,4 individus par drague en 1966, elle atteint 49,8 individus par drague en 2001/2002, soit une augmentation de 29 %.

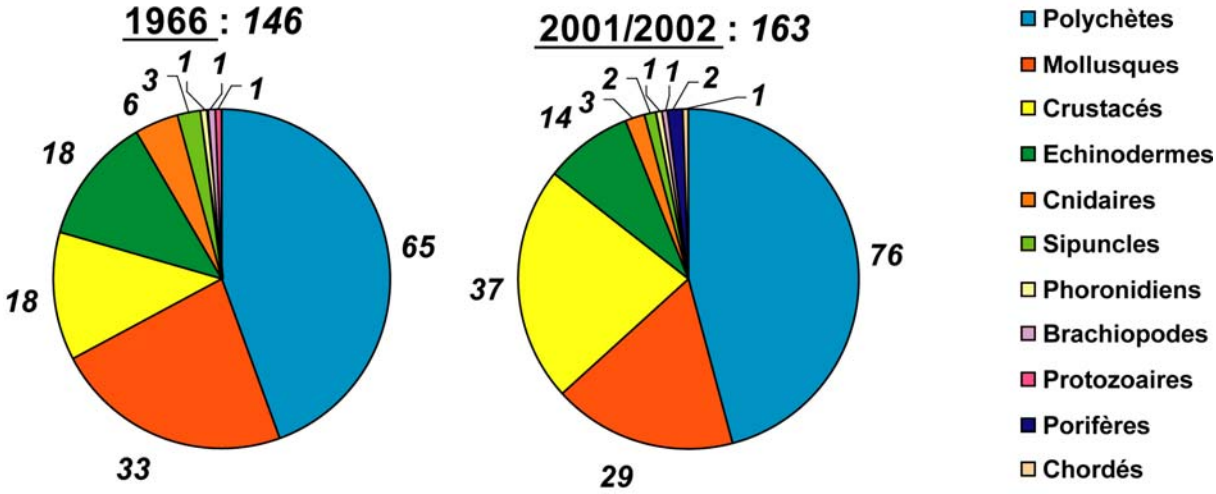
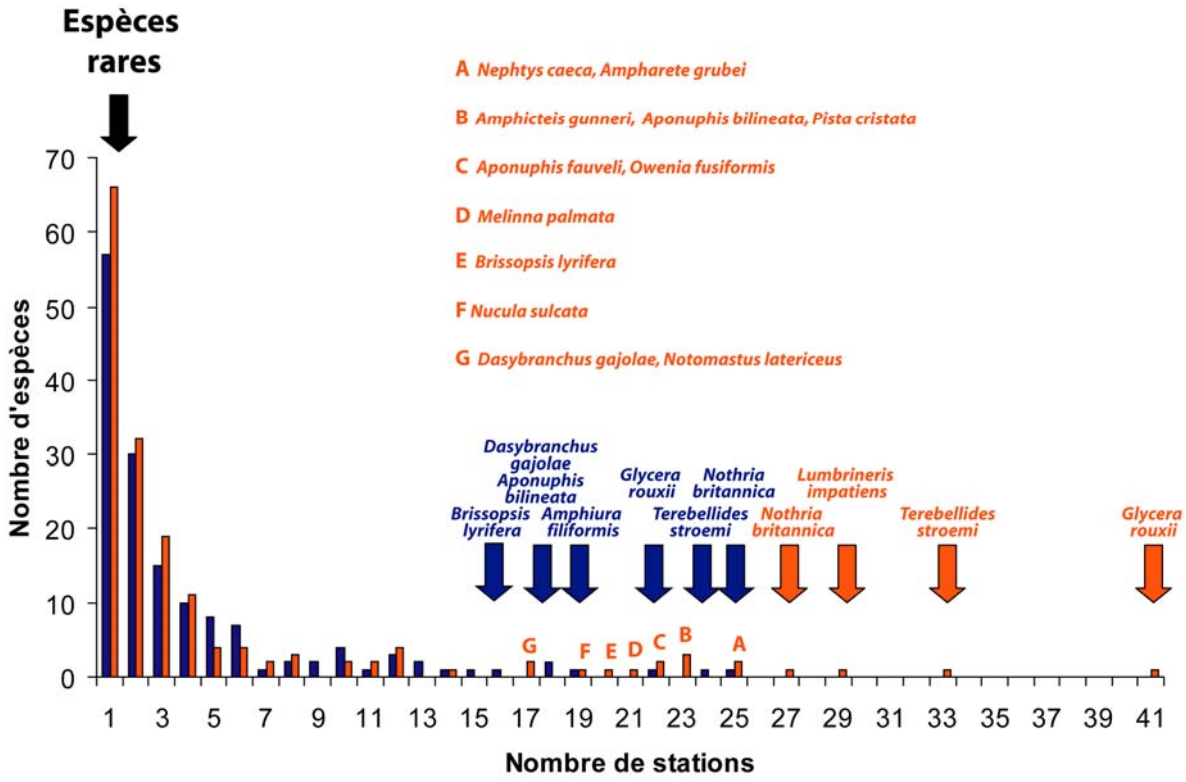


Figure 2.2 5 : Structure taxonomique de la faune identifiée lors des échantillonnages ; le nombre de taxons est indiqué en italique.

Présence et occurrence des espèces

La répartition des espèces au sein des stations n'est pas homogène. Les espèces rencontrées dans un seul échantillon sont définies ici comme espèces rares. Selon cette définition 38 % des espèces étaient rares en 1966 et ce pourcentage est pratiquement identique (40 %) en 2001/2002 (figure 2.2 6). Pour les deux périodes considérées, 80 % des espèces ne se retrouvent que dans 5 stations ou moins et aucune espèce n'est commune à toutes les stations. Cependant, des différences dans le nombre de stations de répartition ainsi que dans l'ordre des espèces dominantes apparaissent entre les deux périodes. Ainsi en 1966, les polychètes *Nothria britannica*, *Terebellides stroemi* et *Glycera rouxii* étaient les espèces les plus fréquentes, elles se rencontraient dans respectivement 25, 24 et 22 stations. L'échantillonnage actuel révèle que *Glycera rouxii* est l'espèce la plus commune (41 des 54 stations), suivi de *Terebellides stroemi* (33 stations), *Lumbrineris impatiens* (29 stations) et *Nothria britannica* (27 stations ; figure 2.2 6). A l'exception de *L. impatiens*, les trois espèces les plus fréquentes en 1966 le sont encore en 2001/2002, avec une répartition encore plus large.

Il faut noter l'apparition dans la liste des espèces les plus fréquentes de la polychète *Lumbrineris impatiens* qui ne fut recensée que 6 fois en 1966 et l'apparition de *Nephtys caeca* (5ème espèce la plus fréquente) non rencontrée dans ces stations lors des prélèvements de 1966.



<u>Figure 2.2 6</u> : Répartition des espèces en fonction du nombre de stations où elles sont présentes, en bleu les données de 1966, en rouge les données actuelles.

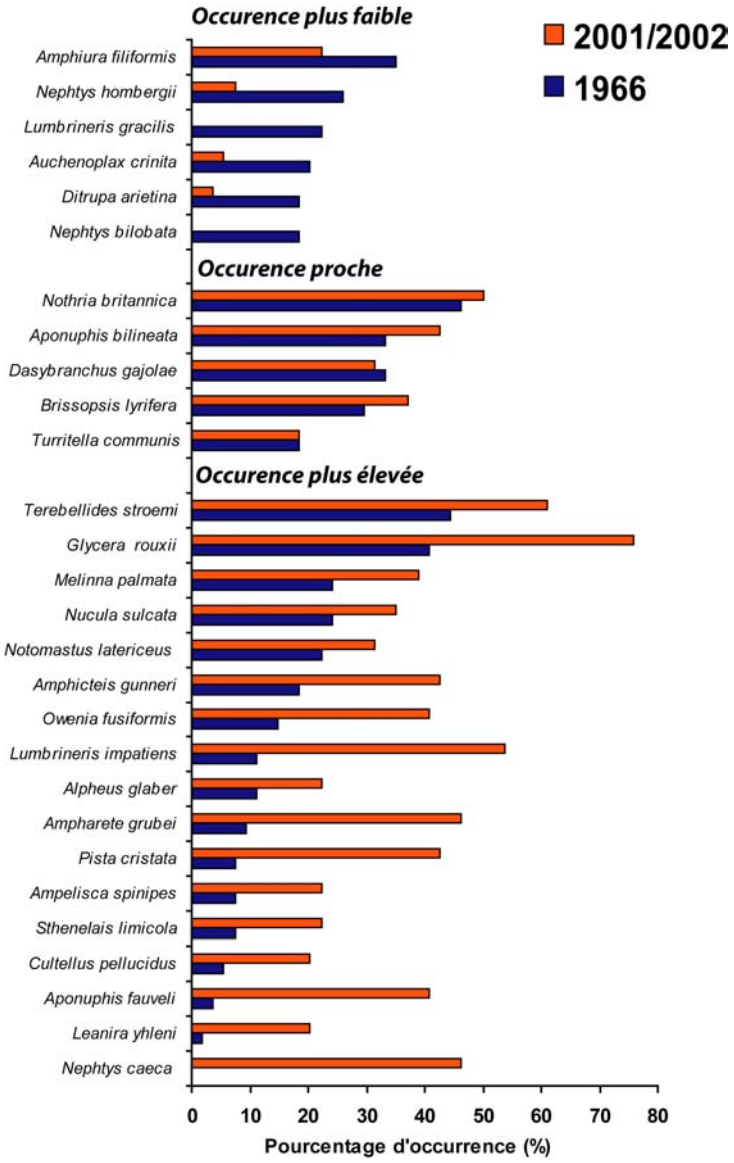
La comparaison des occurrences pour une même espèce entre 1966 et 2001/2002 montre toutes les évolutions possibles suivant les espèces (diminution, stabilité ou augmentation de la présence ; figure 2.2 7). La tendance majeure qui ressort de la comparaison temporelle est la très forte occurrence des polychètes endogées prédateurs, notamment *Glycera rouxii* qui occupe 80 % des stations actuellement contre seulement 41 % en 1966, mais aussi *Nephtys caeca* et *Lumbrineris impatiens*. D'autres espèces de polychètes montrent également une forte augmentation de présence comme les déposivores de surface *Terebellides stroemi* (ubiquiste), *Ampharete grubei* (sabulicole-vasicole), *Pista cristata* (sabulicole-mixticole-gravellicole) ou les suspensivores *Owenia fusiformis* (sabulicole-mixticole-vasicole) et *Aponuphis fauveli* (sabulicole sale ; Glémarec, 1969).

D'autres espèces présentent une stabilité d'occurrence. Ainsi, les polychètes tubicoles *Nothria britannica* (sabulicole-vasicole) et *Aponuphis bilineata* (sabulicole-gravellicole), les déposivores de sub-surface *Dasybranchus gajolae* (sabulicole-mixticole-vasicole) et *Brissopsis lyrifera* (sabulicole-vasicole) et le gastéropode épigé *Turritella communis* (sabulicole et vasicole) se retrouvent aux deux périodes dans le même nombre de stations.

Mais certaines espèces qui représentaient des occurrences non négligeables en 1966 (20 %) sont en très fortes diminutions. C'est le cas de l'échinoderme suspensivore *Amphiura filiformis* (sabulicole et vasicole), des polychètes prédateurs *Nephtys hombergii* (sabulicole tolérante),

déposivores de surface *Auchenoplax crinita* (sabulicole sale) et suspensivores *Ditrupa arietina* (sabulicole tolérante). D'autres n'ont pas été retrouvées comme les polychètes *Nephtys bilobata* (sabulicole-vasicole) et *Lumbrineris gracilis* (sabulicole sale).

Ainsi, à l'échelle de l'ensemble du plateau continental Nord Gascogne, aucune tendance évolutive des groupes trophiques et des affinités sédimentaires n'est mise en évidence. En effet, des espèces de déposivores, de suspensivores et de prédateurs connaissent des augmentations et des diminutions d'occurrences, il en va de même pour les différentes affinités sédimentaires.



<u>Figure 2.2 7</u> : Pourcentage d'occurrence des principales espèces échantillonnées en 2001/2002 par rapport à leur occurrence de 1966.

Lors des deux échantillonnages, un total de 223 taxons a été identifié dont seulement 82 sont en commun soit 36 % des espèces ; 77 sont nouvelles en 2001/2002 (35 % du total) et 64 espèces non pas été retrouvées (figure 2.2 8). 34 % des espèces communes montrent une stabilité de leur abondance totale et 27 % une variation modérée (augmentation ou diminution d'un facteur deux). Les plus fortes variations (abondance totale plus de 2 fois supérieure ou 2 fois moindre) concernent 39 %

des espèces communes. Ces chiffres peuvent être comparés avec ceux de Reise (1982) qui en Mer de Wadden sur une comparaison 1869-1981 met en évidence que 28 % des espèces communes montrent une diminution de leurs abondances, 30 % une augmentation et 42 % pas de changement d'abondance.

Les six espèces présentant les plus grandes augmentations d'abondance (dix fois plus) entre 2001/2002 et 1966 sont les polychètes *Aponuphis fauveli, Sthenelais minor, Ampharete grubei, Leanira yhleni, Lumbrineris impatiens* et l'échinoderme *Astropecten irregularis*. A l'inverse, quatre espèces montrent des abondances dix fois moindre (les polychètes *Auchenoplax crinita, Ditrupa arietina* et *Spiophanes kroyeri* et le phoronidien *Phoronis* sp.).

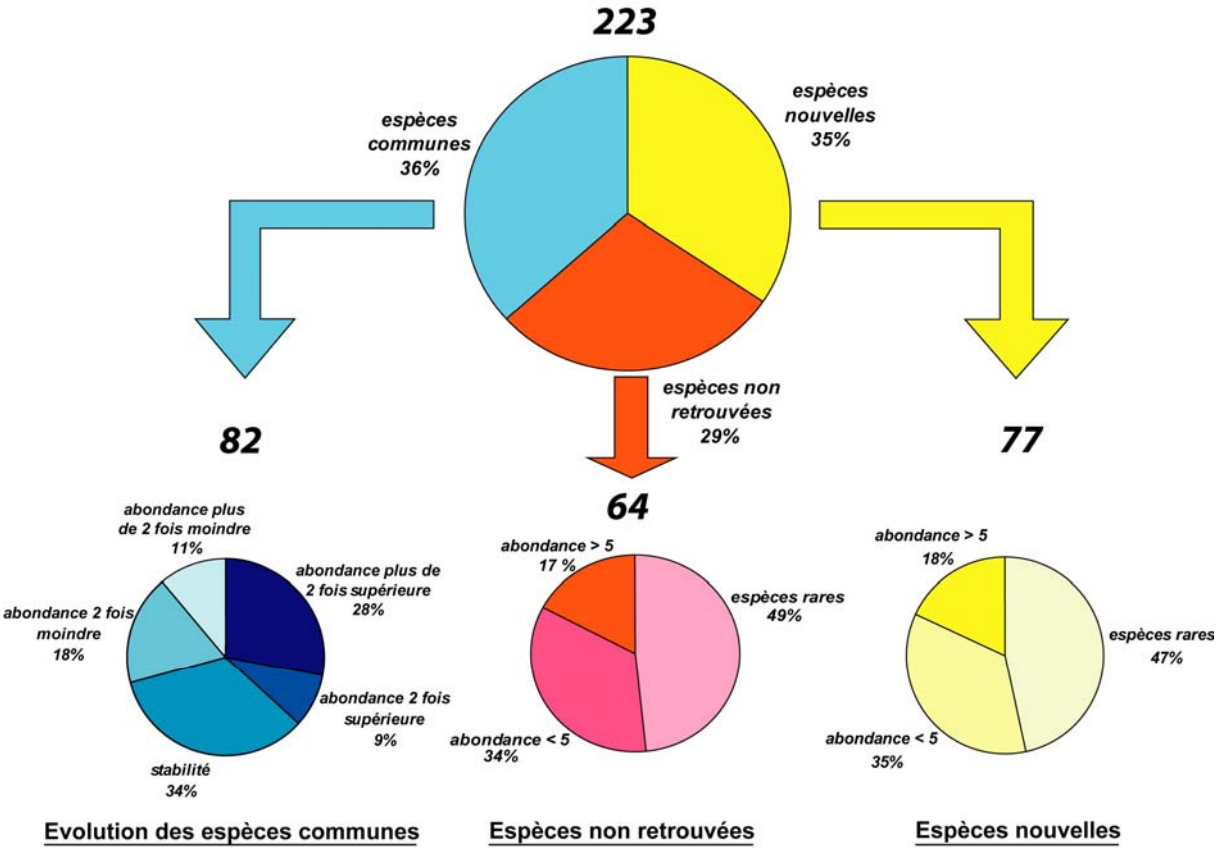


Figure 2.2 8 : Pourcentage d'espèces communes, non retrouvées et nouvelles recensées au cours des deux périodes d'échantillonnage et évolutions de leurs abondances. Le nombre de taxons apparaît en italique.

Un même motif de distribution des espèces nouvelles et des espèces non retrouvées apparaît. En effet, ces espèces sont principalement des espèces rares à 47 et 49 % respectivement. 35 et 34 % des espèces ont une abondance inférieure à 5 individus sur l'ensemble des stations et 18 et 17 % ont une abondance supérieure à 5. Une espèce présente en très grande abondance et caractéristique d'un peuplement n'a pas été retrouvée : *Chaetopterus sarsi*. A l'inverse, une espèce dominante est apparue : *Nephtys caeca*. Cependant, sur les 64 espèces qui n'ont pas été retrouvées lors de l'échantillonnage à la drague, 35 ont été observées dans les échantillonnages à la benne ou au chalut à perche lors de cette étude. Finalement, ce sont 29 espèces qui semblent avoir disparu du secteur étudié. Onze d'entre elles sont des polychètes carnivores, 5 des échinodermes (suspensivores ou carnivores), 4 des bivalves (suspensivores et déposivores de surface) et 4 des cnidaires (carnivores), 2 sont des polychètes

tubicoles (suspensivores) et les deux dernières sont des polychètes endogées (déposivores non-sélectifs).

Structure trophique

Un groupe trophique a été assigné à chacune des espèces grâce aux mesures en isotopie stable (développées au chapitre 3.2), aux informations disponibles dans la littérature (Fauchald et Jumars, 1979) ainsi qu'aux observations réalisées au laboratoire. Les six espèces les plus abondantes sur l'ensemble des stations sont des polychètes, essentiellement des consommateurs primaires (déposivores et suspensivores) en 1966 ; alors que ce sont des prédateurs et des déposivores en 2001/2002 (tableau 2.2 3). L'apparition des prédateurs dans les taxons dominants en abondance au détriment des suspensivores est mise en évidence.

Tableau 2.2 3 : Groupe trophique des six premières espèces en abondance totale pour l'ensemble des échantillons, l'abondance totale est donnée entre parenthèses.

Rang	1966		2001/2002	
	Espèce (abondance)	Groupe trophique	Espèce (abondance)	Groupe trophique
1	*Chaetopterus sarsi* (300)	suspensivore	*Aponuphis bilineata* (538)	déposivore sélectif
2	*Nothria britannica* (224)	déposivore sélectif	*Glycera rouxii* (193)	prédateur
3	*Ditrupa arietina* (147)	suspensivore	*Nephtys caeca* (177)	prédateur
4	*Terebellides stroemi* (140)	déposivore sélectif	*Lumbrineris impatiens* (169)	prédateur
5	*Aponuphis bilineata* (135)	déposivore sélectif	*Terebellides stroemi* (154)	déposivore sélectif
6	*Dasybranchus gajolae* (128)	déposivore non sélectif	*Nothria britannica* (121)	déposivore sélectif

2.2.2 3 Identification des peuplements

La drague Rallier du Baty n'est pas un échantillonneur quantitatif, elle ne permet qu'une approche qualitative des peuplements. Afin de s'affranchir de cette difficulté et dans le double objectif de déterminer les espèces caractéristiques des grandes entités de peuplement et de comparer les deux situations temporelles, les données issues des dragues ont été standardisées. Cette standardisation est basée sur la dominance des espèces en abondance. Les espèces de chaque station sont ordonnées par ordre décroissant de leur abondance et une valeur de 10 à 1 est attribuée aux dix premières espèces lorsqu'il n'y a pas d'égalité. En cas d'égalité, la valeur du rang correspondant au classement des *ex æquo* est additionnée à celle du ou des rangs suivants en fonction du nombre d'*ex æquo*. Cette somme est ensuite divisée par le nombre d'*ex æquo* pour obtenir une valeur moyenne. Cette hiérarchisation des dominances permet d'obtenir des valeurs quantitatives standardisées utilisables dans les analyses

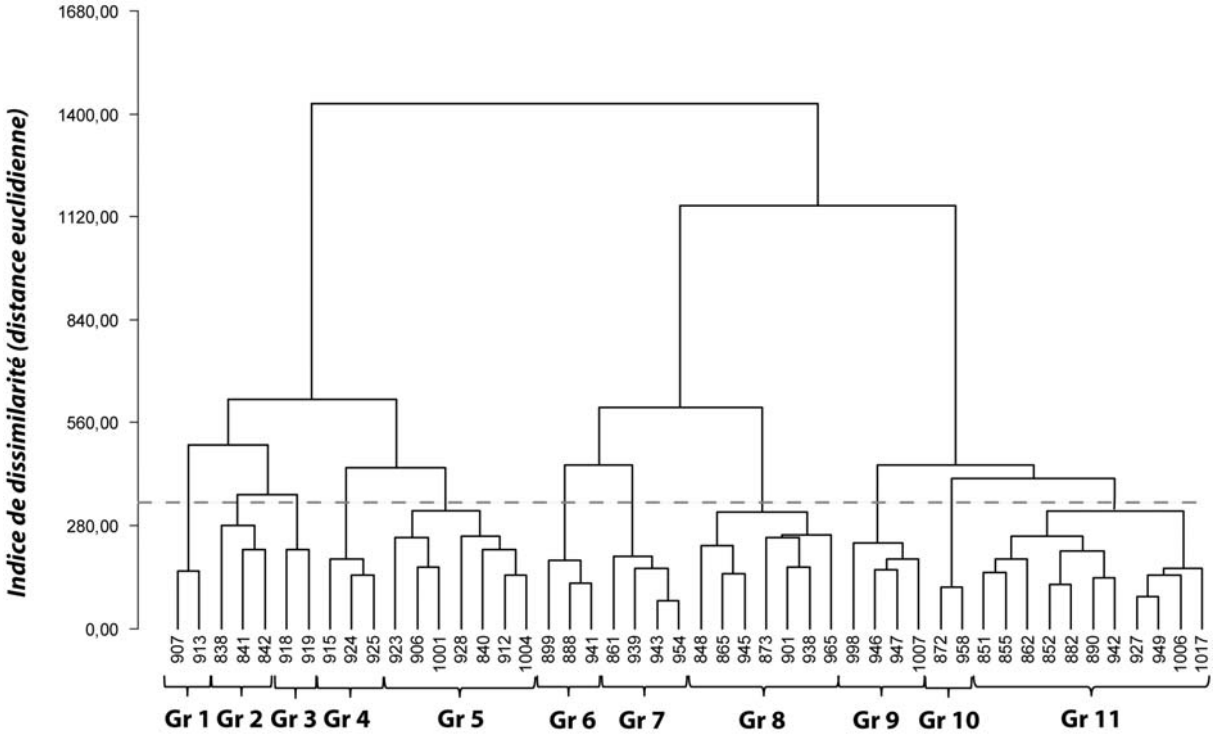
statistiques qui servent au regroupement des stations. Dans le souci de comparer les deux situations temporelles, les mêmes analyses statistiques ont été appliquées aux deux jeux de données.

Les peuplements de 1966

Six des 54 stations analysées sont exclues de l'analyse statistique (stations 853, 869, 870, 880 935 et 944) car elles présentent un trop faible nombre de taxons (5 ou moins ; Lebart *et al.*, 1982 ; Legendre et Legendre, 1984). La classification ascendante hiérarchique réalisée sur les données de 1966 (figure 2.2 9) permet de séparer plusieurs groupes de stations qu'il est possible de caractériser au regard de leurs catégories sédimentaires et de leurs localisations géographiques et bathymétriques.

Ainsi, la première division, au voisinage de 1400, sépare les stations localisées sur la Grande Vasière (groupes 6 à 11) des stations de la marge externe et côtières (groupes 2, 4 et 5), des stations du talus continental (groupe 3) et de celles de transition entre la Grande Vasière et la marge externe (groupe 1).

La seconde division au voisinage 1120 partage les stations de la Grande Vasière en fonction de leur type sédimentaire. Les groupes 6 (vases sableuses), 7 (graviers envasés) et 8 (sables hétérogènes envasés) sont séparés des groupes 9, 10 et 11 à dominance de sables fins envasés.



<u>Figure 2.2 9</u> : Dendrogramme obtenu par CAH de dissimilarité réalisée sur les données de dominances standardisées de 1966 (distance euclidienne avec l'augmentation de l'inertie de Ward comme critère d'agrégation).

Une première analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur la matrice simplifiée espèces/stations de la CAH. Une seconde simplification a consisté à retirer les espèces dont l'occurrence est inférieure ou égale à 3, car elles prennent une part d'inertie trop forte par rapport aux autres, et celles dont la contribution aux axes est inférieure à 1/nombre de stations (Frontier, 1983). Ainsi, la matrice utilisée comporte 41 colonnes correspondant aux stations et 17 lignes correspondant

aux espèces. Les trois premiers axes de l'AFC représentent respectivement 19, 15 et 12 % de l'inertie totale. Les tableaux 2.2 4 et 2.2 5 présentent les contributions et les cosinus carrés des espèces et des stations pour les trois premiers axes de l'AFC.

Tableau 2.2 4 : Contributions et cosinus carrés des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances pour les espèces (données de 1966, figure 2.2 10). Les plus fortes valeurs pour un axe sont indiquées en gras.

Espèces	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²
A. glaber	0,508	0,017	**10,226**	**0,271**	0,886	0,019
H. tubicola	**8,840**	**0,277**	1,423	0,035	0,927	0,018
L. impatiens	0,625	0,032	2,200	0,089	**6,332**	**0,208**
R. brevibrachiatum	**14,842**	**0,515**	0,552	0,015	0,274	0,006
M. belli	**10,054**	**0,271**	0,001	0,000	**6,782**	**0,116**
Myriochele sp.	0,616	0,034	0,113	0,005	4,454	0,157
N. armoricana	1,017	0,030	3,717	0,086	**22,785**	**0,430**
L. gracilis	0,040	0,002	0,320	0,011	2,732	0,073
A. crinita	4,223	0,160	**8,296**	**0,245**	0,028	0,001
D. arietina	2,348	0,069	3,480	0,080	**9,579**	**0,178**
F. subquadrangularis	0,016	0,000	2,467	0,052	**16,889**	**0,291**
N. latericeus	3,578	0,120	0,032	0,001	**12,319**	**0,261**
Phoronis sp.	7,554	0,224	**12,648**	**0,293**	0,192	0,004
A. bilineata	**30,613**	**0,800**	0,916	0,019	0,515	0,009
D. gajolae	0,153	0,003	**47,329**	**0,665**	7,986	0,091
N. britannica	**6,043**	**0,236**	**6,113**	**0,187**	0,414	0,010
T. stroemi	**8,931**	**0,356**	0,166	0,005	**6,906**	**0,174**

L'axe 1 sépare les stations dont le sédiment est pauvre en pélites (taux < 10 %), soit les sables moyens et grossiers de la marge externe (stations 906, 912, 923, 924 et 1001 et la station côtière 840) avec comme espèces représentatives *Aponuphis bilineata*, *Hyalinoecia tubicola*, *Rhamphobrachium brevibrachiatum* et *Marphysa belli* des stations de la Grande Vasière plus riches en pélites (taux > 10 %) et représentées par *Terebellides stroemi* et *Nothria britannica* (tableaux 2.2 4 et 2.2 5). L'axe 2 oppose le couple d'espèces *Dasybranchus gajolae* et *Alpheus glaber* des sédiments hétérogènes riches en pélites (sables hétérogènes envasés et graviers envasés ; stations 865, 873, 901, 938, 954, 965, vases sableuses, station 941) aux espèces des sables fins envasés (*Phoronis* sp., *Auchenoplax crinita*, et *N. britannica*) des stations 882, 927, 949 et 1006. Enfin, l'axe 3 sépare les polychètes endogées (*Ninoe armoricana*, *Lumbrineris impatiens* et *Notomastus latericeus*) des stations de vases sableuses et de graviers envasés (861, 888, 899, 941, 1001), d'espèces de l'épifaune (le cnidaire *Funiculina subquadrangularis* et la polychète *Ditrupa arietina*) caractéristiques des sables hétérogènes envasés et des sables moyens sales (stations 901, 938, 998).

Tableau 2.2 5 : Contributions et cosinus carrés des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances pour les stations contribuant le plus aux inerties (données de 1966, figure 2.2 10). Les plus fortes valeurs pour un axe sont indiquées en gras.

Station	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²
840	**8,146**	**0,411**	0,051	0,002	5,508	0,176
848	0,017	0,002	**6,933**	**0,540**	1,440	0,091
852	1,839	0,250	**2,238**	**0,237**	0,008	0,001
861	0,040	0,003	0,208	0,011	**10,858**	**0,474**
865	0,017	0,002	**6,933**	**0,540**	1,440	0,091
873	0,212	0,011	**5,140**	**0,213**	0,172	0,006
882	**2,609**	**0,293**	**2,935**	**0,257**	0,162	0,012
888	0,373	0,016	3,231	0,108	**14,251**	**0,387**
899	1,115	0,057	0,676	0,027	**10,399**	**0,336**
901	0,020	0,001	**6,630**	**0,330**	**7,143**	**0,289**
906	**9,367**	**0,498**	0,558	0,023	0,009	0,000
912	**6,587**	**0,460**	0,124	0,007	1,887	0,084
923	**15,439**	**0,442**	1,352	0,030	0,338	0,006
924	**10,969**	**0,475**	2,025	0,068	2,120	0,058
925	**5,029**	**0,360**	1,068	0,060	1,321	0,060
927	**2,915**	**0,372**	**2,544**	**0,253**	0,021	0,002
938	0,304	0,012	**9,070**	**0,281**	**7,392**	**0,186**
941	1,195	0,063	**9,738**	**0,400**	**5,777**	**0,193**
949	**3,064**	**0,488**	**2,560**	**0,318**	0,090	0,009
954	0,289	0,043	**3,931**	**0,456**	0,207	0,019
965	0,481	0,063	**3,971**	**0,407**	0,721	0,060
998	0,107	0,006	0,420	0,018	**9,355**	**0,320**
1001	**9,852**	**0,350**	0,054	0,001	**6,610**	**0,149**
1006	**2,689**	**0,251**	**4,655**	**0,339**	0,007	0,000
1017	0,249	0,028	**3,054**	**0,264**	0,605	0,043

Les groupes de stations/espèces définis par l'AFC sont encerclés, les groupes de stations définis par la CAH sont figurés en couleur sur la représentation graphique des plans formés par les axes 1 et 2 et 1 et 3 de l'AFC (figure 2.2 10). L'axe 1 sépare nettement les stations côtières et celles de la marge externe à faibles teneurs en pélites, avec leur cortège d'espèces associées (*A. bilineata*, *H. tubicola*, *R. brevibrachiatum*, *M. belli* et *N. latericeus*), des stations plus envasées de la Grande Vasière caractérisées par *T. stroemi* et/ou *N. britannica* (figure 2.2 10). L'axe 2 permet, au sein de la Grande Vasière, de discriminer les stations les plus envasées avec les espèces *D. gajolae* et *A. glaber*, des stations de sables fins et moyens envasés caractérisées par *Phoronis* sp., *A. crinita*, et *N. britannica*. L'axe 3 semble séparer les groupes selon l'hétérogénéité du sédiment. Ainsi, les stations de vases sableuses caractérisées par *N. armoricana* et *L. impatiens* s'opposent à celles des sables hétérogènes envasés et des sables moyens envasés avec *F. subquadrangularis* et *D. arietina*.

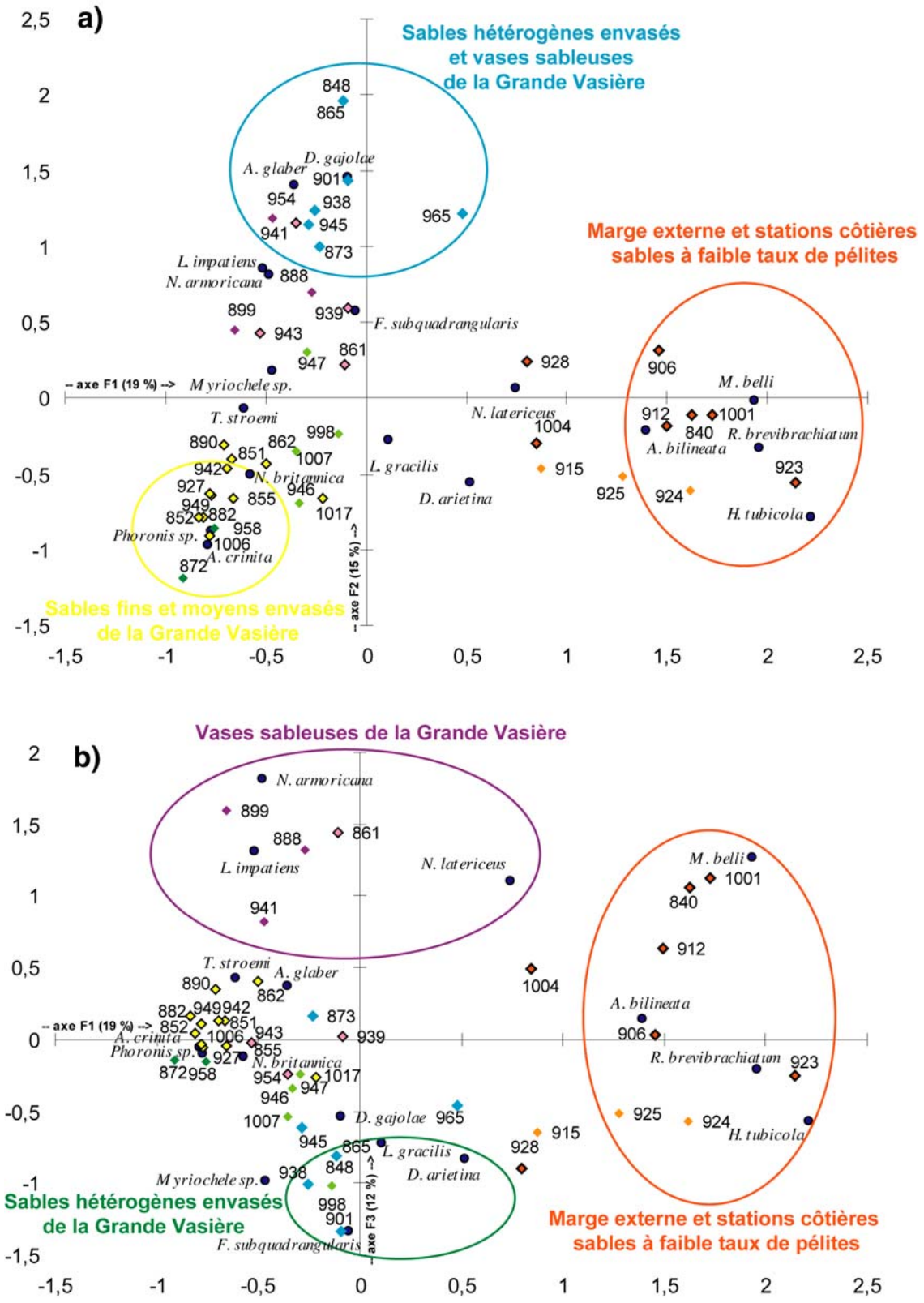


Figure 2.2 10 : Analyse factorielle des correspondances réalisée sur la matrice simplifiée des dominances spécifiques standardisées des données de 1966 (41 stations x 17 espèces) ; a : représentation des axes 1 et 2 (34 % de l'inertie totale) ; b : représentation des axes 1 et 3 (31 % de l'inertie totale). Les groupes de stations espèces définis par l'AFC sont encerclés, les groupes de stations définis par la CAH sont figurés en couleur.

A partir des groupes obtenus par les analyses multivariées, les coefficients de Dominance x Présence (Glémarec, 1963) sont calculés pour dégager les espèces « leaders » du peuplement (tableau 2.2 6).

Tableau 2.2 6 : Coefficients de Dominance x Présence pour les 11 regroupements considérés issus de la CAH et de l'AFC sur les données de 1966 et pourcentages d'occurrence de l'espèce considérée au sein de l'ensemble des assemblages (% occ). Les occurrences supérieures à 50 % et les coefficients de dominance x présence supérieurs à 100 apparaissent en gras dans le tableau.

Groupe de la CAH	11	10	9	6	8	7	5	4	2	3	1	% occ
Nombre de stations	11	2	4	3	7	4	7	3	3	2	2	
Terebellides stroemi	**375**	0	**164**	**923**	0	**355**	2	0	0	0	2	**54,5**
Nothria britannica	**321**	**279**	**266**	0	18	6	10	0	47	0	**416**	**72,7**
Phoronis sp.	**288**	**209**	96	0	0	10	0	0	0	0	0	36,4
Auchenoplax crinita	**223**	69	19	0	0	0	0	0	0	0	24	36,4
Turritella communis	23	**752**	4	0	12	0	0	0	0	0	4	45,5
Amphicteis gunneri	8	**531**	16	0	0	12	14	0	0	0	0	45,5
Corbula gibba	6	**194**	40	0	0	0	0	0	37	0	0	36,4
Nephtys hystricis	21	**159**	87	11	0	0	0	6	90	0	0	**54,5**
Glycera rouxii	61	**291**	15	0	42	**245**	2	0	14	0	0	**63,6**
Ditrupa arietina	3	0	**731**	0	0	0	0	**2187**	0	**169**	0	36,4
Ninoe armoricana	9	0	5	**1017**	0	13	0	0	26	0	0	45,5
Lumbrineris impatiens	18	0	0	**165**	0	0	0	0	0	0	7	27,3
Dasybranchus gajolae	1	0	55	**176**	**1681**	**1186**	17	0	0	0	0	**54,5**
Upogebia deltaura	0	0	0	0	**297**	0	0	0	0	0	0	9,1
Goniada norvegica	0	0	0	0	**198**	0	0	0	0	0	0	9,1
Moerella donacina	0	0	0	0	**198**	0	0	0	0	0	0	9,1
Aponuphis bilineata	5	0	2	10	3	0	**990**	**565**	13	0	40	**72,7**
Notomastus latericeus	8	0	6	0	9	**100**	**150**	0	0	0	0	45,5
Marphysa bellii	2	0	0	0	0	0	**133**	0	0	0	9	27,3
Lumbrineris gracilis	7	0	45	0	0	10	3	15	**459**	0	4	**63,6**
Chamelea striatula	0	0	0	0	0	0	0	0	**500**	0	0	9,1
Aporrhais pespelicani	0	98	0	0	0	0	0	0	**444**	0	0	18,2
Amphictene auricoma	3	0	0	0	0	0	0	0	**440**	0	0	18,2
Sthenelais limicola	0	0	0	0	0	0	16	0	**350**	0	0	18,2
Dosinia lupinus	4	0	7	0	0	0	5	0	**337**	0	0	36,4
Acteon tornatilis	0	0	0	0	0	0	0	0	**333**	0	0	9,1
Anapagurus laevis	0	0	0	0	0	0	0	0	**167**	0	0	9,1
Aonides oxycephala	0	0	0	0	0	0	0	0	**167**	0	0	9,1
Aphrodita aculeata	0	0	0	0	0	0	0	0	**167**	0	0	9,1
Phaxas pellucidus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2727**	0	9,1
Gryphus vitreus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2727**	0	9,1
Circomphalus casina	0	0	0	0	0	0	12	0	0	**707**	0	18,2
Aglaophamus rubella	0	0	0	0	15	0	33	0	0	**490**	0	27,3
Echinocyamus pusillus	0	0	0	0	0	0	16	0	**114**	**466**	0	27,3
Nephtys bilobata	23	0	0	0	30	15	4	22	0	**242**	0	**54,5**
Chaetopterus sarsi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**6224**	9,1
Hydroides norvegica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**207**	9,1
Scalpellum scalpellum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**207**	9,1

Espèce(s) « leader(s) » — **300 < D x P < 10 000** — **125 < D x P < 300**

Les analyses multivariées et le calcul des coefficients de Dominance x Présence mettent en évidence les grandes entités de peuplements et leurs faciès associés. La définition de faciès utilisée ici est celle de Pérès et Picard (1958) : « aspect présenté par une biocénose lorsque la prédominance locale de certains facteurs entraîne l'exubérance d'une ou d'un très petit nombre d'espèces ». A ces entités, définies à partir de 48 stations sur la base de la classification ascendante hiérarchique et de l'analyse factorielle des correspondances, est associé un type sédimentaire.

Les entités biosédimentaires mises en évidence par ces analyses multivariées correspondent aux ensembles de peuplements décrits par Glémarec (1969) pour le plateau continental Nord Gascogne :

- les groupes 7 et 8 sont deux faciès du peuplement envasé à *Dasybranchus gajolae* ; au premier, de sédiments grossiers (graviers envasés, GV), est associée *T. stroemi* et au second, dont le sédiment est plus fin et plus hétérogène, le crustacé *Upogebia deltaura*, la polychète *Goniada norvegica* et le bivalve *Moerella donacina*, caractéristiques des sables hétérogènes envasés,
- le groupe 6 correspond aux vases sableuses à *Ninoe armoricana* où co-domine *Terebellides stroemi*,
- le groupe 11 est le peuplement de sables fins envasés à *T. stroemi* et *Auchenoplax crinita*, avec la co-dominance de *Nothria britannica*,
- le groupe 10 est un peuplement de sables envasés et de vases sableuses à *Turritella communis* (gastéropode), *Amphicteis gunneri* et *Nothria britannica* (polychètes) et *Corbula gibba* (bivalve). Ce peuplement trouve sa correspondance en Manche avec les sables fins mal triés à *Abra alba* et *Corbula gibba* (Cabioch, 1968),
- les groupes 4 et 5 sont deux faciès des peuplements des sables moyens à alènes du large dominé par *Aponuphis bilineata*. Ainsi *D. arietina*, associée à des sables moyens peu sales domine le groupe 4, mais est absente du groupe 5 correspondant à des sédiments plus grossiers,
- le groupe 9 représente une zone de transition entre les peuplements de sables moyens sales et ceux de sables fins envasés de la Grande Vasière. Sur ce sédiment de sables moyens envasés, *D. arietina* domine et *N. britannica* est bien représenté.

Certains peuplements issus des regroupements statistiques ne sont décrits qu'à partir d'un nombre réduit de stations (2 ou 3). La représentation de leur composition spécifique peut donc être sujette à caution. Néanmoins, certains peuplements sont aisément discernables comme les « passes à Chaetoptères » dominés par la polychète *Chaetopterus sarsi* sur des sables moyens envasés (groupe 1) ou les peuplements épibathyaux de sables moyens à *Gryphus vitreus* (brachiopode ; groupe 3). Enfin, le peuplement de sables fins envasés côtiers de Belle Ile avec le bivalve *Chamelea striatula*, les polychètes *Lumbrineris gracilis* et *Amphictene auricoma* et le gastéropode *Apporhais pespelicani*, appartient à l'étage circalittoral côtier (groupe 2).

Ainsi, en 1966 trois peuplements regroupent plus de la moitié des stations : le peuplement à *Terebellides stroemi* et *Nothria britannica* (11 stations), le faciès de sables hétérogènes envasés à *Dasybranchus gajolae* associée à *Upogebia deltaura*, *Goniada norvegica* et *Moerella donacina* (7 stations) et le faciès de sables fins biogènes à *Aponuphis bilineata* associée à *Notomastus latericeus* et *Marphysa belli* (7 stations ; tableau 2.2 7).

Au sein des peuplements décrits, 8 des 38 espèces dominantes présentent des occurrences de plus de 50 %. Il s'agit d'espèces « leaders » pour cinq d'entre elles (les polychètes : *T. stroemi*, *N. britannica*, *D. gajolae*, *A. bilineata* et *L. gracilis*), les trois autres étant également des polychètes (*G. rouxii*, *N. hystricis*, *N. bilobata*).

La drague Rallier du Baty n'est pas un échantillonneur quantitatif car la surface et la profondeur du sédiment échantillonné lors de chaque dragage ne sont pas connues. Cependant, à titre indicatif et pour autoriser une comparaison entre les différents peuplements, les diversités, abondances moyennes et indices de diversité ont été calculés (tableau 2.2 7). Les plus fortes diversités spécifiques moyennes sont rencontrées pour les peuplements à *Chaetopterus* avec 22,5 espèces en moyenne par drague et pour le faciès de sables moyens envasés à *Ditrupa* (19,8 espèces par drague). Les plus fortes abondances moyennes sont également recensées pour les peuplements à *Chaetopterus* (241 individus par drague) et pour les deux faciès à *Ditrupa* (sables moyens envasés : 65,2 individus par drague et sables moyens sales : 54 individus par drague). A l'inverse, sur le plateau continental, le faciès à *Upogebia* du peuplement de sables hétérogènes envasés à *Dasybranchus* et le peuplement épibathyal à *Gryphus* montrent les plus faibles diversités spécifiques et abondances moyennes (tableau 2.2 7).

Seul le faciès à *Ditrupa* et le peuplement à *Terebellides* et *Nothria* présentent une faible équitabilité traduisant la dominance d'une ou plusieurs espèces dans le peuplement. A l'inverse, les autres grands peuplements présentent des équitabilités supérieures à 0,80, reflétant une structure plus régulière où la majorité des espèces est représentée par des effectifs comparables (tableau 2.2 7).

Tableau 2.2 7 : Caractéristiques des différents groupes constitués par la CAH et l'AFC sur les données de 1966 : espèces dominantes et associées, type sédimentaire dominant, nombre de stations, diversité spécifique totale et moyenne, abondance moyenne par drague, indice de diversité de Shannon-Weaver et équitabilité. Les écart types apparaissent entre parenthèses. Les valeurs les plus fortes apparaissent en gras, les plus faibles en italique. FV : sables fins envasés, SMV : sables moyens envasés, VS : vases sableuses, SHV : sables hétérogènes envasés, GV : graviers envasés, G : sédiments grossiers, SMS : sables moyens sales, SM : sables moyens.

Groupe	Espèce(s) dominante(s)	Espèces associées	Type sédimentaire dominant	Nombre de stations	Diversité spécifique totale	Diversité spécifique moyenne	Abondance moyenne par drague	Indice de Shannon	Equi-tabilité
11	***T. stroemi*** ***N. britannica***	*Phoronis sp* *A. crinita*	FV	**11**	71	15,5 (6,2)	37,6 (18,7)	3,18 (0,67)	**0,82 (0,07)**
9	***D. arietina***	*T. stroemi* *N. britannica*	SMV	4	51	**19,8 (6,8)**	**65,2 (39,0)**	**3,53 (0,43)**	**0,84 (0,08)**
6	***N. armoricana*** ***T. stroemi***	*L. impatiens* *D. gajolae*	VS	3	14	7,0 (1,7)	28,0 (9,5)	*1,98 (0,29)*	*0,71 (0,02)*
8	***D. gajolae***	*U. deltaura* *G. norvegica* *M. donacina*	SHV	**7**	30	*6,7 (1,9)*	*14,4 (5,8)*	2,25 (0,44)	**0,83 (0,11)**
7	***D. gajolae***	*T. stroemi* *G. rouxii*	GV	4	22	8,8 (3,0)	22,8 (10,2)	2,89 (0,42)	**0,89 (0,04)**
5	***A. bilineata***	*N. latericeus* *M. belli*	G	**7**	50	11,4 (6,6)	26,4 (27,5)	2,78 (0,74)	**0,84 (0,14)**
4	***D. arietina***	*A. bilineata*	SMS	3	24	10,0 (1,7)	**54,0 (41,5)**	*1,94 (0,54)*	*0,59 (0,15)*
2	***C. striatula*** ***L. gracilis*** ***A. pespelicani*** ***A. auricoma***	*S. limicola* *D. lupinus* *A. tornatilis* *A. laevis* *A. oxycephla* *A. aculeata*	FV	3	32	14,3 (4,2)	20,0 (4,6)	**3,52 (0,61)**	**0,92 (0,09)**
3	***G. vitreus*** ***P. pellucidus***	*C. casina* *A. rubella* *E. pusillus* *N. bilobata* *D. arietina*	SM épibathyaux	2	7	*4,0*	*5,5*	**-**	**-**
1	***C. sarsi***	*H. norvegica* *S. scalpellum* *D. arietina*	SMV	2	36	**22,5**	**241,0**	**-**	**-**
10	***T. communis***	*G. rouxii* *N. britannica* *Phoronis sp* *C. gibba* *N. hystrix*	FV	2	12	8,5	17,0	-	-

Le peuplement de sables fins envasés côtiers à *Chamelea striatula* est localisé au Sud-Ouest de Belle Ile à des profondeurs de 80 à 90 m (figure 2.2 11). Les peuplements à *Terebellides* et à *Dasybranchus* se répartissent de part et d'autre de l'isobathe des 100 m sur les sédiments les plus envasés. Les faciès à *Ditrupa* apparaissent dans leur continuité avec un faciès de transition envasé à *D. arietina*, *T. stroemi* et *N. britannica* au Nord, auquel succède, en allant vers le large, le faciès à *A. bilineata* qui, sur la marge externe, constitue le peuplement typique de sables moyens à *D. arietina* et *A. bilineata*. Les passes à Chaetoptères et le peuplement de sables fins envasés à *T. communis* semblent former une zone de transition entre les sables fins envasés de la Grande Vasière et les sables moyens de la marge externe. Plus au large, le peuplement épibathyal à *Gryphus vitreus* se situe à une profondeur voisine de 400 m.

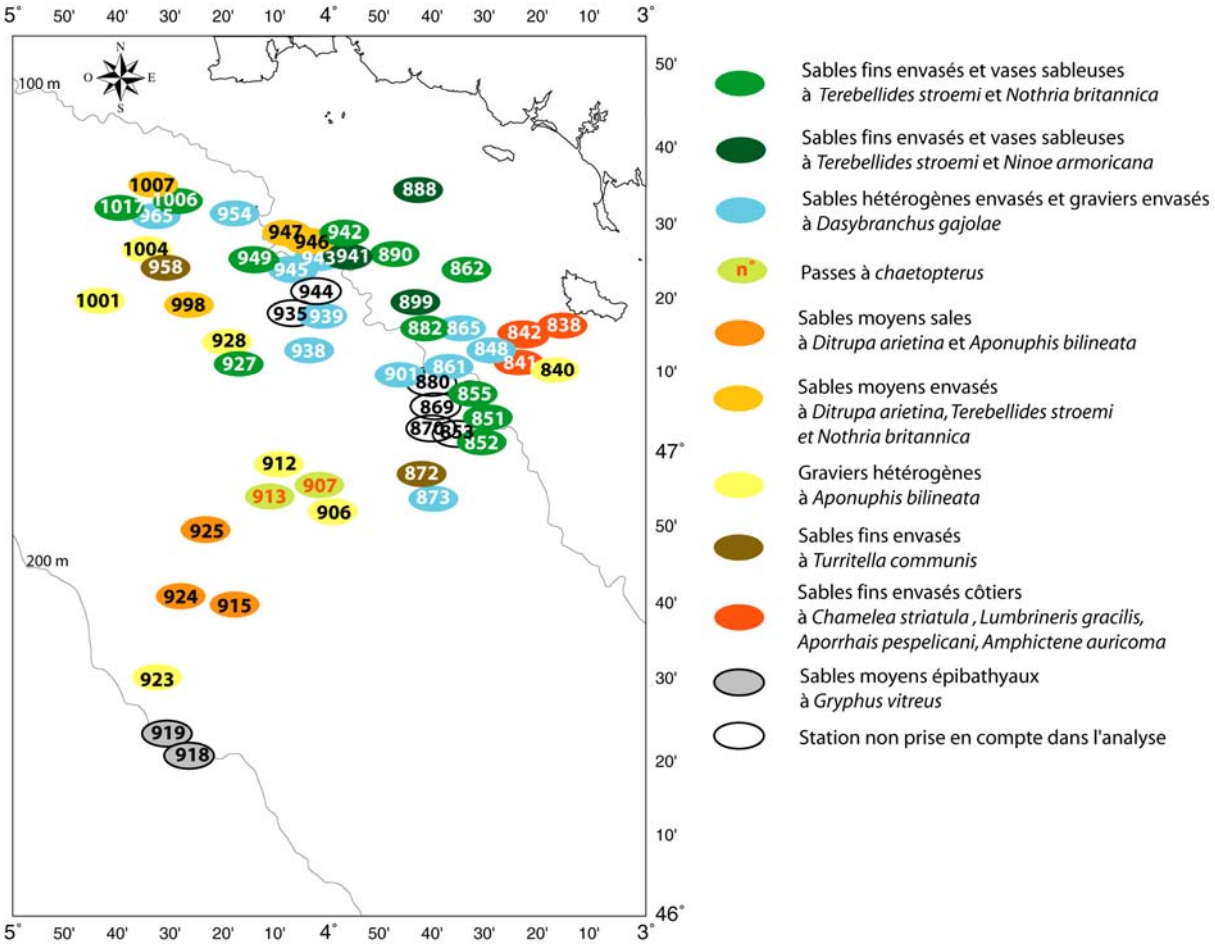


Figure 2.2 11 : Localisation des peuplements de macrofaune benthique établie à partir des données de 1966.

Les peuplements actuels

Pour la CAH, cinq stations présentant moins de cinq taxons ont été exclues (853, 888, 901, 918 et 939). A la différence de 1966, seuls huit groupes de stations sont identifiés (figure 2.2 12). En 2001/2002, la première division (voisine de 1500), sépare les stations de la Grande Vasière (groupes 1 et 3 à 6) et une station épibathyale (groupe 2) de celles de la marge externe ou côtières (groupes 7 et 8 ; sables hétérogènes envasés et grossiers et sables fins biogènes).

Au sein des stations de la Grande Vasière, la seconde séparation (vers 900) isole le groupe 1 (sédiments les plus hétérogènes composés de sables fins biogènes et de sables fins envasés) des groupes de stations les plus envasées (groupe 3), les plus riches en sables fins (groupe 4), les sables fins envasés (groupes 5 et 6) et la station épibathyale. Une autre séparation (au voisinage de 800) isole les groupes 2 et 3 (stations les plus vaseuses et celle épibathyale) de ceux de sables fins plus ou moins envasés (groupes 4, 5 et 6).

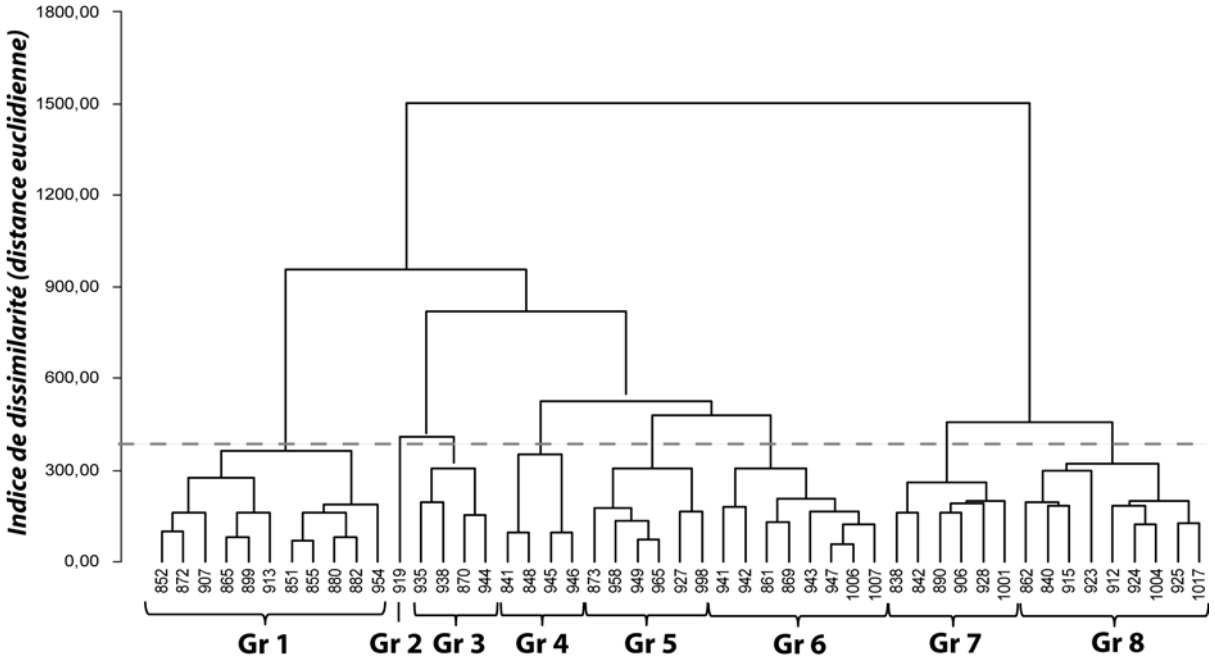


Figure 2.2 12 : Dendrogramme obtenu par CAH de dissimilarité réalisée sur les données de dominance standardisée de 2001/2002 (distance euclidienne avec l'augmentation de l'inertie de Ward comme critère d'agrégation).

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur une matrice simplifiée après avoir retiré les espèces dont l'occurrence est inférieure ou égal à 3 et celles dont la contribution aux axes est inférieure à 1/nombre de stations. Ainsi, la matrice utilisée comporte 48 colonnes de stations (par rapport à la CAH seule la station épibathyale (919) n'a pas été prise en compte) et 26 lignes d'espèces. Les contributions des espèces et des stations aux inerties des axes sont présentées dans les tableaux 2.2 8 et 2.2 9. Les trois premiers axes de l'AFC expliquent 13, 11 et 10 % de l'inertie totale.

Tableau 2.2 8 : Contributions et cosinus carrés des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances pour les espèces (données de 2001/2002 ; figure 2.2 13). Les plus fortes valeurs pour un axe sont indiquées en gras.

	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²
A. prismatica	6,987	0,142	0,900	0,016	1,067	0,017
G. norvegica	0,249	0,009	0,127	0,004	3,382	0,093
C. subterranea	**11,878**	**0,312**	**16,186**	**0,381**	0,396	0,008
M. cirrifera	0,347	0,011	**5,434**	**0,156**	0,007	0,000
T. ovata	4,159	0,127	3,878	0,106	0,389	0,009
T. communis	0,458	0,012	0,860	0,020	**10,782**	**0,217**
D. gajolae	**7,191**	**0,175**	0,006	0,000	2,223	0,042
L. yhleni	0,140	0,008	0,011	0,001	2,664	0,118
Amphipode	0,009	0,000	0,990	0,026	**21,946**	**0,506**
A. glaber	**5,162**	**0,225**	**4,785**	**0,187**	0,316	0,011
A. filiformis	0,071	0,003	4,424	0,146	2,022	0,058
A. spinipes	0,619	0,016	0,110	0,003	**17,022**	**0,346**
N. gracilis	0,317	0,017	2,082	0,101	**5,732**	**0,241**
N. latericeus	0,589	0,017	4,351	0,115	0,522	0,012
B. lyrifera	**10,065**	**0,394**	**8,067**	**0,283**	1,152	0,035
N. sulcata	1,433	0,045	**10,721**	**0,300**	0,641	0,016
O. fusiformis	1,191	0,047	**6,900**	**0,246**	0,003	0,000
A. gunneri	0,311	0,012	0,054	0,002	2,832	0,084
M. palmata	**5,526**	**0,204**	0,003	0,000	0,796	0,023
A. bilineata	**35,807**	**0,670**	**10,359**	**0,174**	0,063	0,001
A. fauveli	0,827	0,028	**10,766**	**0,323**	1,212	0,031
A. grubei	0,008	0,000	0,044	0,002	2,063	0,082
N. caeca	0,208	0,007	3,494	0,100	**17,213**	**0,426**
N. britannica	2,338	0,098	0,179	0,007	**5,289**	**0,172**
L. impatiens	1,324	0,044	3,509	0,104	0,000	0,000
T. stroemi	2,788	0,160	1,761	0,091	0,266	0,012

L'axe 1 de l'AFC discrimine les stations en fonction de leur taux de pélites. Il sépare les stations de vases sableuses (944) et les sables hétérogènes envasés (870) caractérisées par *C. subterranea*, *B. lyrifera*, *D. gajolae* et *A. glaber*, des stations de sables fins biogènes (840 et 1004 notamment ; taux de pélites inférieurs à 10 %) caractérisées par *A. bilineata* (sabulicole-gravellicole) et *A. prismatica* (sabulicole stricte ; tableaux 2.2 8 et 2.2 9).

L'axe 2 isole une nouvelle fois les stations de vases sableuses (935, 944) et de sables hétérogènes envasés (870), avec les fortes contributions de *C. subterranea*, *N. sulcata*, *B. lyrifera*, *M. cirrifera*, *A. glaber* et *A. bilineata*, des autres stations avec les contributions des polychètes tubicoles *A. fauveli* et *O. fusiformis* de la station 946 de sables fins sales.

L'axe 3 oppose les stations 907, 913 et 872 (sables fins biogènes), 852 (sables fins envasés) et 865 (sables fins sales) aux stations 958 (sables fins envasés), 873 (sables hétérogènes envasés) et 965 (sables fins sales). Il sépare également les amphipodes (autres que *A. spinipes*), le gastéropode *T. communis* et la polychète *N. britannica* de l'amphipode *A. spinipes* et des polychètes *N. caeca* et *N. gracilis*.

Tableau 2.2 9 : Contributions et cosinus carrés des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances (données de 2001/2002) pour les stations contribuant le plus aux inerties (figure 2.2 13). Les plus fortes valeurs pour un axe sont indiquées en gras.

	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²	Contributions (%)	Cosinus²
838	**3,006**	**0,399**	0,138	0,016	0,319	0,033
840	**7,838**	**0,193**	2,964	0,065	2,305	0,044
842	**2,940**	**0,365**	0,023	0,003	0,819	0,079
852	0,505	0,032	0,009	0,001	**7,375**	**0,365**
862	**3,050**	**0,168**	1,372	0,068	0,024	0,001
865	0,030	0,001	1,522	0,051	**5,003**	**0,144**
870	**12,743**	**0,322**	**10,577**	**0,239**	0,012	0,000
872	0,296	0,021	0,000	0,000	**6,744**	**0,363**
873	0,036	0,002	0,182	0,011	**6,811**	**0,341**
906	**3,423**	**0,419**	0,093	0,010	0,399	0,038
907	0,221	0,011	0,683	0,032	**10,052**	**0,402**
912	**3,305**	**0,196**	1,938	0,103	0,072	0,003
913	0,021	0,001	0,867	0,047	**8,035**	**0,374**
915	**4,872**	**0,156**	**5,461**	**0,156**	1,244	0,031
923	**3,825**	**0,244**	1,577	0,090	**2,635**	**0,130**
924	**3,260**	**0,130**	**4,358**	**0,156**	0,389	0,012
925	**3,327**	**0,232**	0,013	0,001	**2,800**	**0,152**
935	**3,266**	**0,137**	**9,147**	**0,344**	0,099	0,003
938	**3,000**	**0,144**	**3,721**	**0,160**	0,259	0,010
944	**14,292**	**0,347**	**17,399**	**0,378**	0,056	0,001
946	0,485	0,023	**7,277**	**0,314**	**3,008**	**0,112**
947	0,351	0,044	**2,831**	**0,319**	0,511	0,050
949	0,010	0,001	0,271	0,025	**3,906**	**0,316**
954	**3,031**	**0,147**	**3,673**	**0,159**	0,156	0,006
958	0,265	0,014	0,461	0,022	**8,097**	**0,341**
965	0,005	0,000	0,009	0,001	**7,490**	**0,385**
1004	**6,456**	**0,319**	0,921	0,041	0,733	0,028
1006	0,083	0,011	**3,319**	**0,380**	0,456	0,045
1017	**2,982**	**0,306**	0,410	0,038	0,080	0,006

Les groupes de stations/espèces définis par l'AFC sont encerclés, les groupes de stations définis par la CAH sont figurés en couleur sur la représentation graphique des plans formés par les axes 1 et 2 et 1 et 3 de l'AFC (figure 2.2 13). La représentation graphique des axes 1 et 2 (figure 2.2 13 a) indique un effet Guttman prononcé traduisant la non indépendance des axes (Benzécri, 1973). En effet, les deux premiers axes discriminent essentiellement un groupe constitué de stations de vases sableuses avec les crustacés fouisseurs *C. subterranea* et *A. glaber*, le bivalve *N. sulcata*, l'oursin endogé *B. lyrifera* et la polychète endogée *M. cirrifera*, d'un groupe de sédiments plus grossiers avec les bivalves *A. prismatica*, *T. ovata* et la polychète *A. bilineata*. Ces deux premiers axes ne permettent pas une discrimination des groupes de stations/espèces caractéristiques des sables fins envasés qui sont localisés dans la partie centrale de la représentation graphique.

Enfin, l'axe 3 permet de séparer des stations de sables fins biogènes et de sables fins sales du Sud de la zone des stations de sables fins envasés et de sables fins sales respectivement au Nord de la zone et en situation plus côtière. Le facteur sédimentaire ne semble donc pas être le seul critère de séparation puisqu'un groupe de stations de sables fins envasés se retrouve de part et d'autre de l'axe ; le critère géographique semble aussi avoir de l'importance.

Les groupes de stations issus de l'AFC sont similaires à ceux obtenus avec la CAH.

Figure 2.2 13 : Analyse factorielle des correspondances réalisée sur la matrice simplifiée des dominances spécifiques standardisées des données de 2001/2002 (48 stations x 26 espèces) ; a : représentation des axes 1 et 2 (24 % de l'inertie totale) ; b : représentation des axes 1 et 3 (23 % de l'inertie totale). Les groupes de stations/espèces définis par l'AFC sont encerclés, les groupes de stations définis par la CAH sont figurés en couleur.

A partir des groupes obtenus par la CAH et l'AFC, les coefficients de Dominance x Présence sont calculés pour dégager les espèces « leaders » du peuplement (tableau 2.2 10).

Tableau 2.2 10 : Coefficients de Dominance x Présence pour les 8 regroupements issus de la CAH sur les données de 2001/2002, et pourcentages d'occurrence de l'espèce considérée au sein de l'ensemble des assemblages (% occ). Les occurrences supérieures à 50 % et les coefficients de Dominance x Présence supérieurs à 100 apparaissent en gras dans le tableau.

Groupe de la CAH	6	5	1	4	7	8	3	2	% occ
n stations	8	6	11	4	6	9	4	1	
Terebellides stroemi	**304**	**222**	**270**	17	7	6	51	0	**87,5**
Nephtys caeca	**333**	**166**	0	**223**	**215**	0	6	69	**75,0**
Glycera rouxii	**168**	94	**247**	**135**	37	71	22	0	**87,5**
Dasybranchus gajolae	**134**	8	**110**	0	6	2	**177**	0	**75,0**
Ampelisca spinipes	2	**512**	0	57	3	7	0	0	**62,5**
Amphicteis gunneri	98	**126**	0	23	24	19	0	0	**62,5**
Melinna palmata	26	**232**	33	17	2	0	56	0	**75,0**
Aponuphis fauveli	98	10	**371**	68	12	2	0	0	**75,0**
Nothria britannica	82	29	**249**	38	6	**105**	0	0	**75,0**
Lumbrineris impatiens	47	61	**156**	**261**	**161**	13	7	0	**87,5**
Astropecten sp.	0	37	**5**	**463**	4	1	0	0	**62,5**
Molgula sp.	0	0	0	**279**	0	0	0	0	12,5
Iphinoe serrata	3	0	0	**153**	4	9	23	0	**62,5**
Ditrupa arietina	0	0	0	**127**	0	12	0	0	25,0
Urothoe marina	0	0	0	**178**	0	0	0	0	12,5
Aponuphis bilineata	0	21	0	31	**719**	**1476**	0	84	**62,5**
Arcopella balaustina	0	0	0	0	**294**	0	0	0	12,5
Caryophyllum smithi	0	0	0	0	**163**	5	0	0	25,0
Leptometra celtica	0	0	0	0	**131**	0	0	0	12,5
Antalis entalis	0	0	0	0	0	**140**	0	0	12,5
Caliannassa subterranea	4	14	0	0	0	0	**736**	0	37,5
Brissopsis lyrifera	5	38	43	4	2	0	**306**	0	**75,0**
Nucula sulcata	37	6	8	8	7	6	**228**	0	**87,5**
Alpheus glaber	16	22	4	0	3	1	**131**	0	**75,0**
Astarte sulcata	0	0	0	0	4	1	0	**1906**	37,5
Sthenelais minor	0	32	0	0	4	0	0	**1034**	37,5
Scololepis cantabra	2	0	0	4	3	0	16	**577**	**62,5**
Harmothoe reticulata	0	0	0	0	0	0	0	**345**	12,5
Similipecten similis	0	0	0	0	0	0	0	**345**	12,5
Striarca lactea	0	0	0	0	0	0	0	**345**	12,5
Syllis cornuta	0	0	0	0	0	0	0	**345**	12,5
Galathea dispersa	0	32	0	0	4	0	0	**313**	37,5
Nematonereis unicornis	0	0	0	0	0	1	0	**313**	25,0
Microspio cirrifera	2	2	0	5	9	3	74	**299**	**87,5**
Goniada norvegica	0	32	0	0	4	0	0	**296**	37,5
Neopentadactyla mixta	3	0	0	0	0	1	0	**281**	37,5
Rhamphobrachium brevibrachiatum	0	0	0	0	4	3	0	**272**	37,5
Ichnopsus spinicornis	0	3	0	0	15	0	0	**230**	37,5
Sthenelais limicola	17	42	0	47	2	0	0	**127**	**62,5**

Espèce(s) leader(s) — **300 < D x P < 10 000** — **125 < D x P < 300**

Les groupes 6, 5 et 1 représentent les faciès du peuplement de sables fins envasés à *Terebellides*. Dans le groupe 6 co-domine la polychète *Nephtys caeca*, dans le groupe 5 l'amphipode *Ampelisca spinipes* et la polychète *Melinna palmata* et dans le groupe 1 les polychètes *Aponuphis fauveli*, *Nothria britannica* et *Glycera rouxii* (tableau 2.2 10).

Les groupes 7 et 8 sont des faciès du peuplement de sables à alènes dominés par *A. bilineata* avec, pour le groupe 8, les fortes abondances de *Antalis entalis* et de *N. britannica* et, pour le groupe 7 celles d'*Arcopella balaustina* et *N. caeca*.

Le groupe 4 correspond au peuplement de sables fins sales à *Astropecten irregularis* qui n'avait pas été mis en évidence avec les données de 1966, mais que Glémarec (1969) a déjà décrit sur le plateau continental Nord Gascogne. Ce peuplement de sables fins était considéré comme faisant la transition entre les sables envasés de la Grande Vasière et les sables du large (Glémarec, 1969). Ici, *Astropecten irregularis* est associé à la fois à *N. caeca* et à *D. arietina*, ce qui en fait aussi un peuplement de transition entre les sables fins envasés de la Grande Vasière et les sables fins biogènes et les plus grossiers.

Le groupe 3 agglomère toutes les stations les plus envasées (taux de pélites > 18 %) dans un peuplement à *Callianassa subterranea*, *Brissopsis lyrifera* et *Nucula sulcata*, le peuplement typique de vases sableuses de l'étage circalittoral du large décrit par Glémarec (1969).

Le groupe 2 correspond à un peuplement de sables fins biogènes épibathyal (400 m) dominé par *Astarte sulcata*. Il semble être dans la continuité des peuplements de sables fins biogènes de la marge externe du plateau continental avec lesquels il partage un certain nombre d'espèces (*R. brevibrachiatum*, *S. minor*, *G. dispersa*, *G. norvegica*, *I. spinicornis*).

En 2001/2002, 19 des 39 espèces dominantes avaient une occurrence supérieure à 50 % au sein de tous les peuplements. Parmi celles-ci 4 espèces, se retrouvent dans les 7 espèces « leaders » des peuplements définis au cours de cette étude (*T. stroemi*, *G. rouxii*, *L. impatiens* et *N. sulcata* ; tableau 2.2 10).

Les trois principaux faciès caractérisés regroupent plus de la moitié des stations : le faciès à *Aponuphis fauveli* de sables fins sales et envasés (11 stations), celui de sables hétérogènes envasés et des sables grossiers à *Aponuphis bilineata* et *Antalis entalis* (9 stations) et le faciès de sables fins envasés à *Nephtys caeca* et *Terebellides stroemi* (8 stations ; tableau 2.2 11).

Tableau 2.2 11 : Caractéristiques des différents groupes constitués par la CAH et l'AFC sur les données de 2001/2002 : espèces dominantes et associées, type sédimentaire dominant, nombre de stations, diversité spécifique totale, moyenne et abondance moyenne par drague, indice de diversité de Shannon-Weaver et équitabilité. Les écart types apparaissent entre parenthèses. Les valeurs les plus fortes apparaissent en gras, les plus faibles en italique. FV : sables fins envasés, SFS : sables fins sales, SHV : sables hétérogènes envasés, SG : sables grossiers, SFB : sables fins biogènes, VS : vases sableuses.

Groupe	Espèce(s) dominante(s)	Espèces associées	Type sédimentaire dominant	Nombre de stations	Diversité spécifique totale	Diversité spécifique moyenne	Abondance moyenne par drague	Indice de Shannon	Equi-tabilité
6	***N. caeca*** ***T. stroemi***	*G. rouxii* *D. gajolae*	FV	**8**	59	18,0 (5,3)	39,6 (15,7)	3,66 (0,40)	**0,90 (0,05)**
5	***A. spinipes***	*M. palmata* *T. stroemi* *N. caeca* *A. gunneri*	FV	6	54	20,8 (4,6)	58,8 (22,3)	3,87 (0,38)	**0,89 (0,05)**
1	***A. fauveli***	*T. stroemi* *N. britannica* *G. rouxii* *L. impatiens*	SFB-FV	**11**	30	*10,9 (2,2)*	40,6 (36,3)	3,06 (0,34)	**0,89 (0,05)**
4	***Astropecten*** **sp**.	Ascidie *L. impatiens* *N. caeca* *U. marina* *I. serrata* *G. rouxii* *D. arietina*	SFS	4	63	**25,0 (11,7)**	**98,5 (69,3)**	**3,93 (0,44)**	**0,88 (0,05)**
7	***A. bilineata***	*A. balaustina* *N. caeca* *C. smithi* *L. impatiens* *L. celtica*	SHV - SG	6	65	16,3 (6,1)	51,0 (28,1)	3,29 (0,72)	0,83 (0,11)
8	***A. bilineata***	*A. entalis*	SFB - SG	**9**	69	14,9 (4,9)	**78,9 (67,5)**	2,71 (1,00)	0,70 (0,23)
3	***C. subterranea***	*B. lyrifera* *N. sulcata* *D. gajolae* *A. glaber*	VS	4	36	12,5 (4,5)	*22 (9,5)*	3,22 (063)	**0,91 (0,05)**
2	***A. sulcata***	*S. minor* *S. cantabra* *H. reticulata* *S. similis* *S. lactea* *S. cornuta*	SFB	1	17	17,0	29	-	-

Les plus fortes diversités spécifiques moyennes, ainsi que les plus fortes abondances, sont rencontrées dans les peuplements de sables fins sales à *Astropecten* (tableau 2.2 11). Le peuplement dominant à *Aponuphis fauveli* apparaît le plus pauvre en diversité spécifique totale avec seulement 30 taxons pour 11 stations et connaît également les plus faibles diversités spécifiques moyennes (10,9 taxons par drague). Les deux faciès à *A. bilineata* du peuplement de sables hétérogènes présentent les plus faibles équitabilités, notamment le faciès à *A. entalis* (0,70), alors que les autres peuplements ont des équitabilités supérieures ou égale à 0,88. L'indice de Shannon-Weaver le plus élevé est rencontré pour le peuplement le plus riche en espèces, à savoir le peuplement de transition à *Astropecten*.

Actuellement, les différents faciès des peuplements de sables fins envasés à *Terebellides* occupent la partie centrale du plateau continental Nord Gascogne, autour de l'isobathe des 100 m, avec les peuplements à *Callianassa subterranea*, *Brissopsis lyrifera* et *Nucula sulcata* dans les parties les plus envasées (figure 2.2 14). Sur la Grande Vasière, les trois faciès des peuplements de sables fins envasés à *Terebellides stroemi* montrent une répartition spatiale différente. En effet, le faciès à *A. fauveli* occupe plutôt le Sud de la zone d'étude, le faciès à *N. caeca* plutôt le Nord autour de

l'isobathe des 100 m et celui à *A. spinipes* plutôt les stations les plus profondes (120 m). Le faciès envasé à *Nephtys caeca* du peuplement de sables hétérogènes envasés et grossiers à *Aponuphis bilineata* apparaît sur les bordures de la Grande Vasière à la côte comme au large. C'est un faciès de transition entre les peuplements à *Terebellides* et les sables biogènes du large à *A. bilineata* et *A. entalis*.

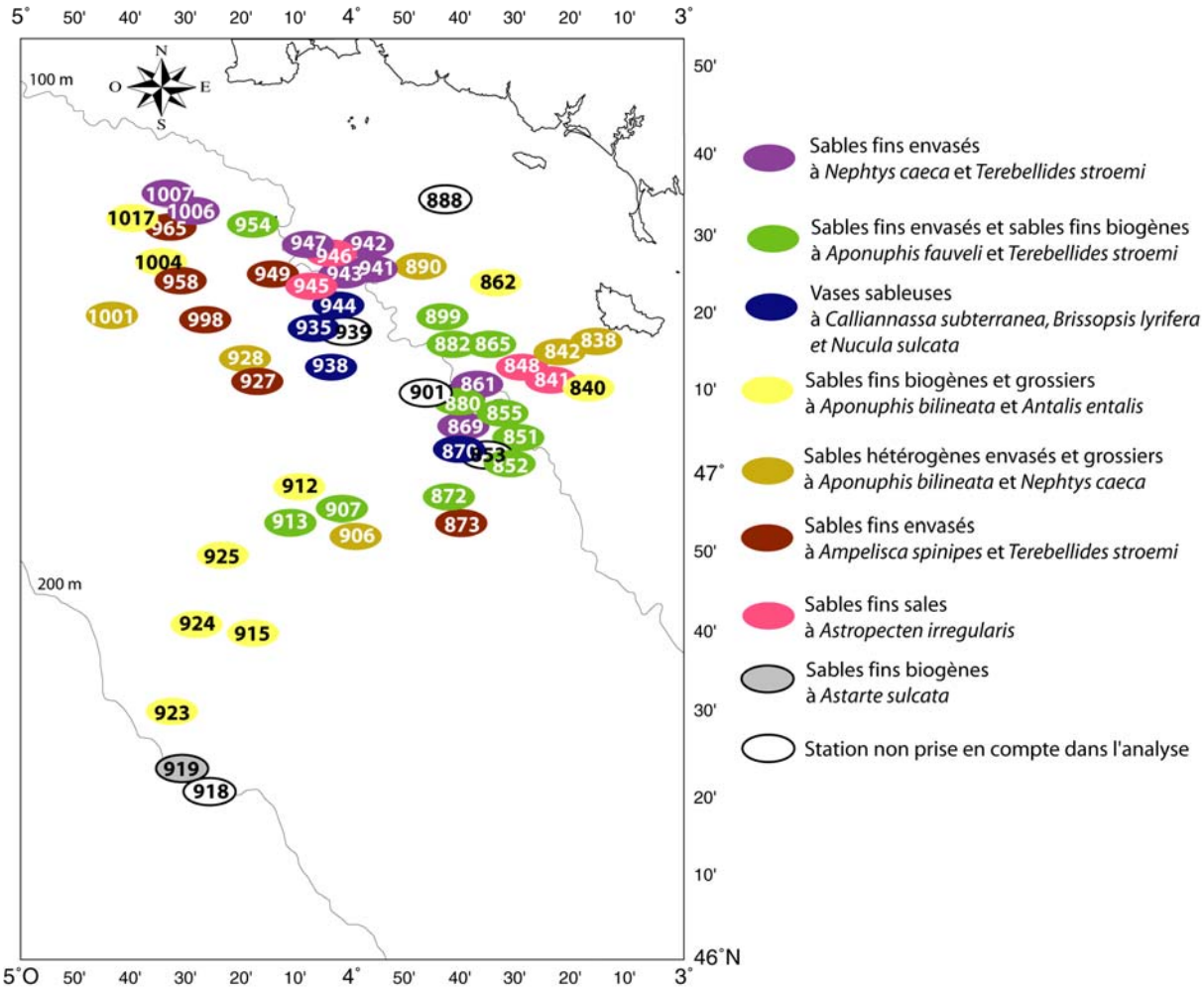


Figure 2.2 14 : Localisation des peuplements de macrofaune benthique établie à partir des données de 2001/2002.

Comparaison des peuplements aux deux situations temporelles

Seules deux espèces « leaders » sont communes aux deux périodes : *Terebellides stroemi* (dominante pour 2 faciès soit 14 stations en 1966 et 1 seul soit 8 stations en 2001/2002) et *Aponuphis bilineata* (dominante pour 1 faciès soit 7 stations en 1966 et 2 faciès soit 15 stations en 2001/2002). A l'exception des stations de la pente continentale, sur les 48 espèces qui présentent des coefficients de Dominance x Présence supérieurs à 125 (32 espèces en 1966 et 24 en 2001/2002), seulement 8 sont communes pour les deux périodes.

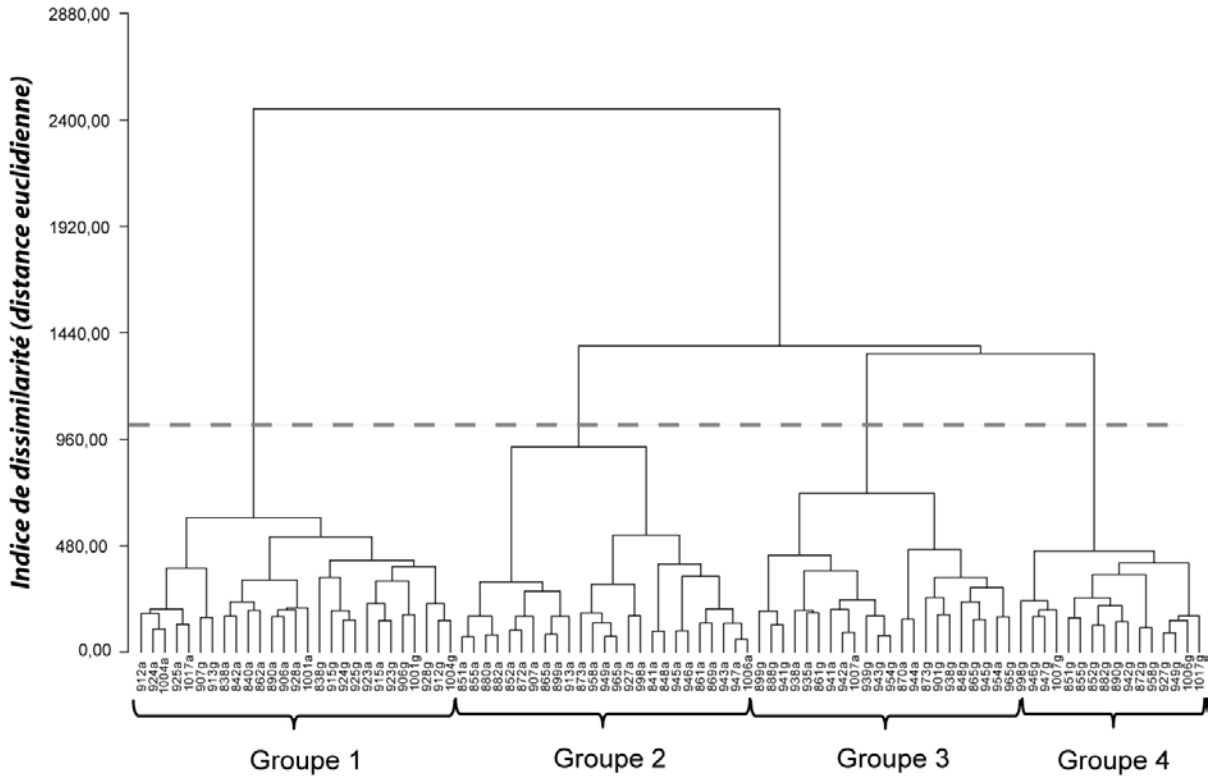


Figure 2.2 15 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique réalisée sur les dominances spécifiques standardisées pour chaque station (g pour 1966 et a pour 2001/2002).

Une classification ascendante hiérarchique menée sur les dominances standardisées des stations des deux périodes met en évidence 4 noyaux de stations distincts, qui regroupent soit uniquement les échantillonnages actuels (groupe 2), les échantillonnages anciens (groupe 4) ou les deux (groupe 1 et 3 ; figure 2.2 15).

Ainsi, le groupe 2 rassemble les nouveaux faciès du peuplement à *Terebellides* (sables fins envasés et sales à *A. fauveli*, sables fins envasés à *A. spinipes* et sables fins envasés à *N. caeca*) et le peuplement de transition de sables fins sales à *Astropecten*, c'est-à-dire ceux qui n'étaient pas représentés dans l'échantillonnage de 1966. Ils correspondent actuellement à la partie centrale de la Grande Vasière. Le groupe 4 représente les faciès des peuplements de sables fins envasés à *Terebellides* de 1966. Le groupe 1 englobe les sables moyens sales et les sables grossiers à *A. bilineata* de 1966 et actuels ainsi que les passes à Chaetoptères. Enfin, le groupe 3 est constitué des sédiments les plus envasés, dont les sables fins envasés à *Dasybranchus*, les sables fins envasés à *N. armoricana* et *T. stroemi* de 1966, les peuplements actuels à *C. subterannea* et les stations les plus envasées du faciès à *N. caeca* du peuplement à *Terebellides*.

Tableau 2.2 12 : Evolution des peuplements et faciès benthiques entre 1966 et 2001/2002. Les valeurs en gras indiquent les plus grandes stabilités au sein des peuplements.

Peuplements de 1966	stations	Peuplements et faciès de 2001/2002
Sables fins envasés et vases sableuses à *Terebellides stroemi* et *Nothria britannica*	882, 855, 851, 852	FV et SFB à *A. fauveli* et *T. stroemi*
	1017, 862	SFB et SG à *A. bilineata* et *A. entalis*
	1006, 942	FV à *N. caeca* et *T. stroemi*
	949, 927	FV à *A. spinipes* et *N. caeca*
	890	SHV et SG à *A. bilineata* et *N. caeca*
Sables hétérogènes envasés et graviers envasés à *Dasybranchus gajolae*	965, 873	FV à *A. spinipes* et *N. caeca*
	954, 865	FV et SFB à *A. fauveli* et *T. stroemi*
	943, 861	FV à *N. caeca* et *T. stroemi*
	945, 848	SFS à *A. irregularis*
	938	VS à *B. lyrifera* et *N. sulcata*
Graviers hétérogènes à *Aponuphis bilineata*	**1004, 840, 912, 923**	**SFB et SG à *A. bilineata* et *A. entalis***
	1001, 928, 906	**SHV et SG à *A. bilineata* et *N. caeca***
Sables moyens envasés à *Ditrupa arietina*, *Terebellides stroemi* et *Nothria britannica*	947, 1007	FV à *N. caeca* et *T. stroemi*
	998	FV à *A. spinipes* et *N. caeca*
	946	SFS à *A. irregularis*
Sables moyens sales à *Ditrupa arietina* et *Aponuphis bilineata*	915, 924, 925	SFB et SG à *A. bilineata* et *A. entalis*
Passes à Chaetoptères	907, 913	SFB et SG à *A. bilineata* et *A. entalis*
Sables fins envasés à *Turritella communis*	958	FV à *A. spinipes* et *N. caeca*
	872	FV et SFB à *A. fauveli* et *T. stroemi*
Sables fins envasés côtiers	838, 842	SHV et SG à *A. bilineata* et *N. caeca*
	841	SFS à *A. irregularis*

Les changements de peuplements intervenus entre 1966 et 2001/2002 sont synthétisés dans le tableau 2.2 12. Les peuplements à *A. bilineata* sont ceux qui sont les plus stables, avec toutefois une forte régression de *Ditrupa*. Sur les anciennes stations de sables fins envasés à *T. stroemi* et *N. britannica*, *T. stroemi* demeure une espèce d'importance mais *N. britannica* est remplacée par *A. fauveli*, *N. caeca* et/ou *A. spinipes*. Les sables hétérogènes envasés à *D. gajolae* ont évolué vers des peuplements de sables fins envasés ou de vases sableuses.

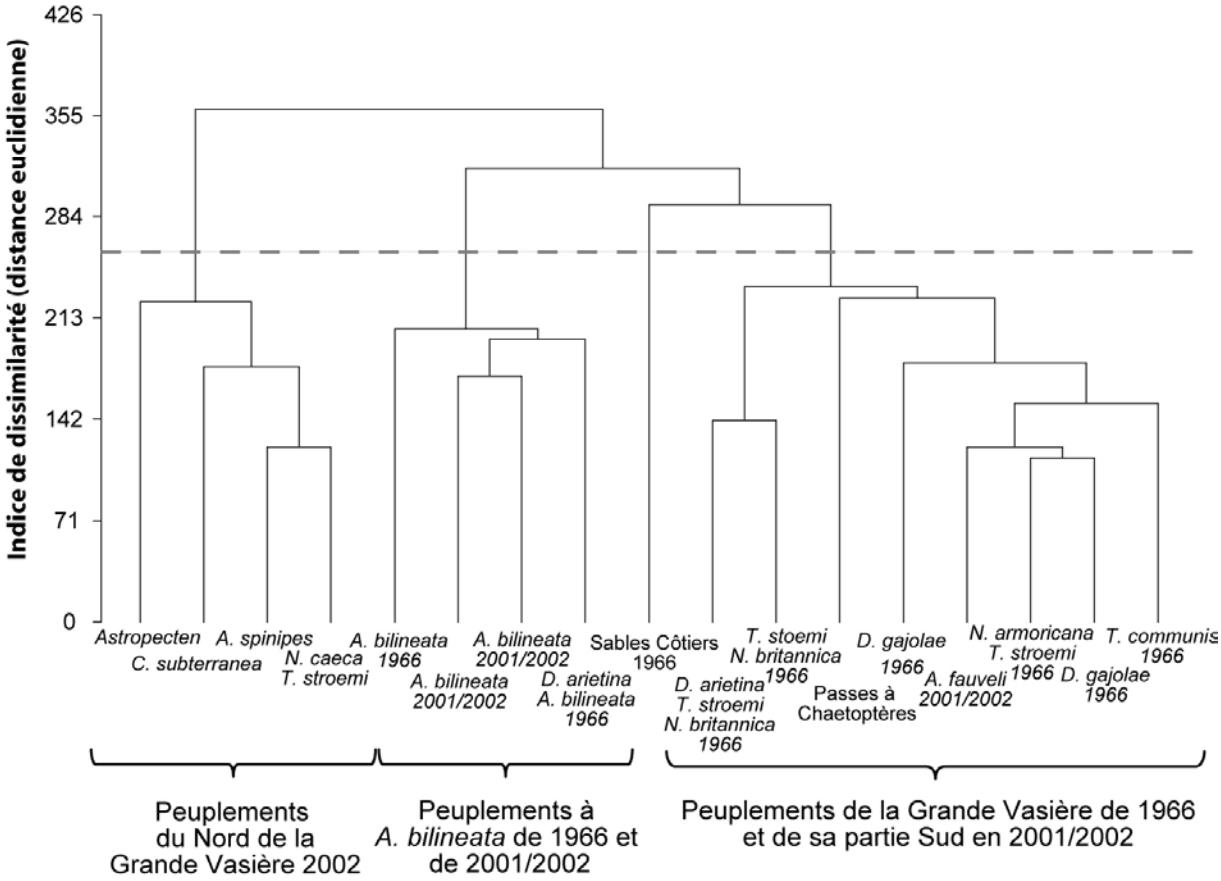


Figure 2.2 16 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique réalisée sur les coefficients de Dominance x Présence de chacun des peuplements et faciès identifiés sur le plateau continental Nord Gascogne (tableaux 2.2 6 et 2.2 10).

Afin de mettre en évidence des différences au sein des peuplements et faciès identifiés aux deux périodes, une CAH a été réalisée sur leurs coefficients de Dominance x Présence (figure 2.2 16). Quatre principaux groupes sont mis en évidence. Le premier englobe les peuplements actuels du Nord de la partie centrale de la Grande Vasière, le second correspond aux peuplements à *A. bilineata* pour les deux périodes, le troisième isole le peuplement côtier de sables fins envasés de 1966 et le dernier rassemble essentiellement les peuplements anciens de la partie centrale de la Grande Vasière et le faciès à *A. fauveli* du peuplement à *Terebellides*. Tout comme les sédiments, les peuplements les plus stables sont ceux du large à *A. bilineata* et *D. arietina*. A l'inverse, les peuplements de la Grande Vasière sont ceux qui ont le plus changé.

Structure trophique des peuplements

La structure trophique des principaux peuplements montre une évolution entre 1966 et 2001/2002 (figure 2.2 17). Le peuplement à *Terebellides* voit le nombre d'espèces de prédateurs augmenter aux dépens de celui des suspensivores et/ou des déposivores non-sélectifs. Il passe de 1 - 2 espèces dominantes à 3 - 4 en 2001/2002. Cette même tendance s'observe pour le peuplement de sables à *A. bilineata* de la marge externe du plateau où les prédateurs dominent actuellement le peuplement. A l'inverse, les peuplements les plus envasés subissent une diminution du nombre de prédateurs.

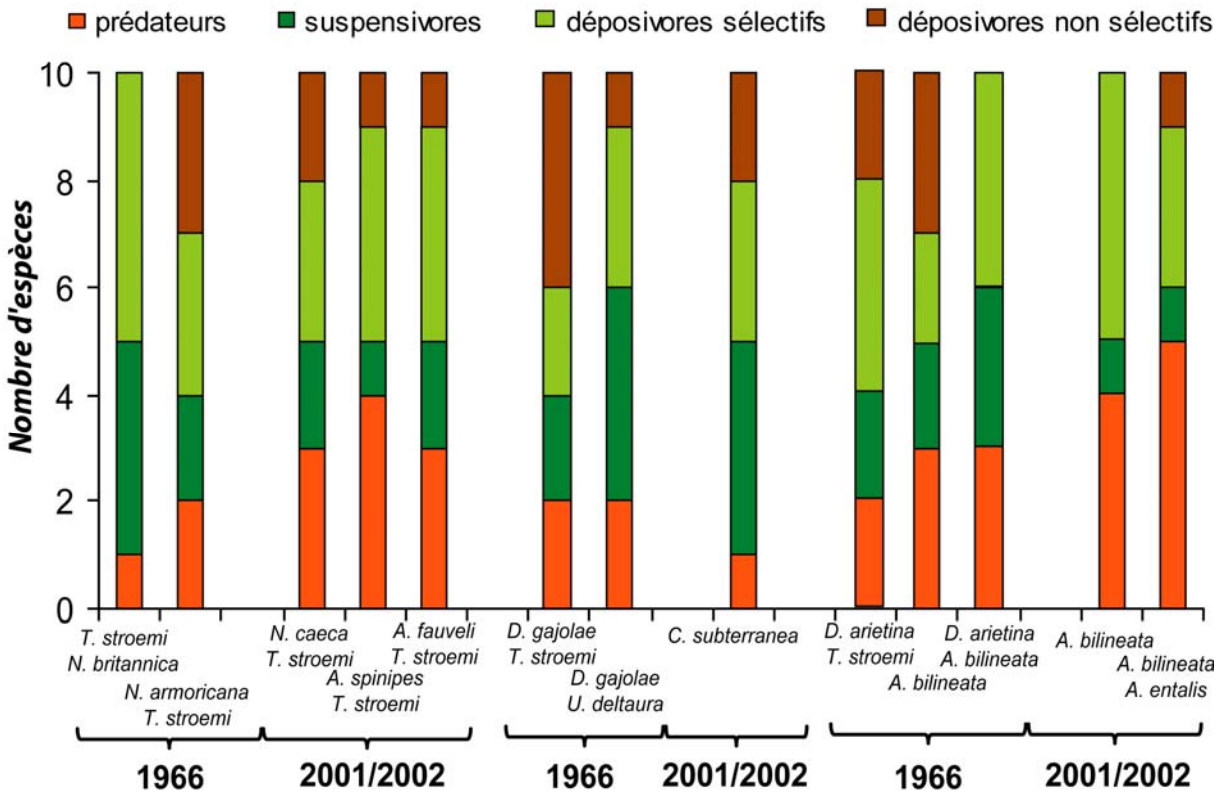


Figure 2.2 17 : Structure trophique des principaux peuplements et faciès réalisée sur les dix principales espèces de chaque peuplement ou faciès.

2.2 3 Synthèse - Discussion

Cette étude a permis de mettre en évidence des changements au sein des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne entre 1966 et 2001/2002. Ces modifications affectent à la fois la granulométrie des sédiments, les espèces présentes et les assemblages d'espèces. Ainsi, en plus des changements sédimentaires et de leurs peuplements associés, des changements bionomiques apparaissent à l'intérieur d'une même entité biosédimentaire.

A la différence du caractère cyclique de l'évolution saisonnière des peuplements benthiques, qui retrouvent plus ou moins leur situation initiale d'une année sur l'autre, l'évolution à long terme est l'accumulation des différences enregistrées chaque année à laquelle se surimposent les conséquences des accidents climatiques (Rachor et Gerlach, 1978 *;* Kröncke *et al.*, 1998). La compréhension de l'évolution des peuplements benthiques sur plus d'une trentaine d'années nécessite donc de connaître la variabilité des forçages climatiques et anthropiques. Après un rappel des précautions à prendre dans l'interprétation des données et une synthèse des principaux résultats, les hypothèses explicatives des évolutions des sédiments et des peuplements, induites par l'hydroclimat et par les actions anthropiques directes, sont discutées.

2.2 3 1 Critique de la méthode-qualité de l'échantillonnage

Avant toute analyse sur l'évolution à long terme des peuplements de macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne, il est indispensable de rappeler les limites de la méthode et de les garder en mémoire lors de la discussion. Ainsi, la comparaison des communautés benthiques à deux périodes espacées dans le temps permet une identification rapide des changements faunistiques. Mais, elle apporte peu d'information sur la dynamique de ces changements ainsi que sur leurs causes (Pearson*, et al.*, 1985 ; Reise et Schubert, 1987). De plus certaines des études de suivi à long terme du macrobenthos ont mis en évidence une variabilité inter-annuelle non négligeable (Buchanan et Moore, 1986 ; Beukema*, et al.*, 2000). Elle permet néanmoins de dégager des grandes causes de changement au sein des communautés benthiques telle l'eutrophisation du Kattergat et du Skagerrak (Pearson*, et al.*, 1985 ; Rosenberg *et al.*, 1987).

La représentativité d'une seule drague Rallier du Baty dans un tel type d'écosystème, où la variabilité des abondances existe à l'échelle locale et où les densités sont faibles, est sujet à caution. Néanmoins, ce biais est en partie compensé par le nombre de réplicats au sein des grands peuplements décrits. Seulement 54 stations ont été analysées au cours de cette étude comparative, mais il est important de rappeler que pour l'établissement de la carte biosédimentaire de l'ensemble du plateau continental Nord Gascogne, Glémarec (1969) a analysé plus de 3 000 prélèvements à la drague Rallier du Baty.

Le protocole d'échantillonnage suivi pour cette étude est le même que celui de Glémarec (1969) en terme de saison, d'échantillonneur et de position des stations. Néanmoins, quelques modifications ont été apportées. En effet, le sédiment et la faune associée, tamisés sur 1,5 mm, ont été ramenés au laboratoire pour y être minutieusement triés, alors que le tri était réalisé à bord en 1966. Un biais sur la richesse spécifique collectée, résultant de cette manipulation supplémentaire, peut exister lorsque le sédiment est grossier et donc peu filtré par la maille de 1,5 mm. Ce biais a été

partiellement compensé par un deuxième tamisage des animaux sur une maille de 5 mm. Ainsi, en dépit d'une diversité spécifique proche à l'échelle de nos 54 stations (146 taxons en 1966 contre 163 en 2001/2002), de fortes différences apparaissent, à l'échelle de la station, avec une richesse spécifique moyenne par drague près de 2 fois supérieure (11,1 en 1966 contre 19,8 en 2001/2002) et une abondance moyenne par drague également supérieure (35,4 en 1966 contre 49,8 en 2001/2002). Mais ces différences d'abondances et de diversités moyennes s'estompent pour les sédiments fins (vases sableuses et sables fins envasés). Des différences liées à la technique de tri ne sont pas à exclure pour les sédiments les plus grossiers et peuvent influencer les résultats. Le classement des dix premières espèces en fonction de leur abondance spécifique et l'attribution d'une valeur en fonction de leur rang ont permis de s'affranchir partiellement de ce biais et de celui dû à l'échantillonnage qualitatif de la drague Rallier du Baty, pour pouvoir identifier les caractéristiques majeures du peuplement.

Enfin, une autre difficulté de l'étude réside dans la fiabilité du positionnement géographique des stations. D'une part, le système de positionnement DECCA (système de radionavigation hyperbolique) utilisé en 1966 a une précision bien moindre (de 50 m à 50 milles nautiques à 200 m à 200 milles nautiques d'une station émettrice) que celle du système GPS utilisé actuellement (10 m). D'autre part, le positionnement exact de la drague Rallier du Baty sur le fond est impossible, celle-ci ne disposant pas de moyen de localisation. Cette imprécision est d'autant plus grande qu'il s'agit d'un engin tracté derrière le navire, la distance les séparant étant fonction de la profondeur. Ceci peut être important en cas d'hétérogénéité biosédimentaire à petite échelle. Au regard des échelles spatiales de répartition de la couverture biosédimentaire sur le plateau continental Nord Gascogne, ce biais de positionnement peut être considéré comme minime.

2.2 3 2 Synthèse

Sédiment

La stratégie scientifique suivie dans cette étude nous a permis d'échantillonner une radiale de Belle Ile (77 m de profondeur) jusqu'à la pente du plateau continental (400 m de profondeur), et ainsi de traverser la Grande Vasière. De plus, notre effort d'échantillonnage a été intensifié sur la Grande Vasière en remontant vers le nord de la radiale.

La granulométrie des sédiments actuels révèle une large majorité de sables fins (envasés, sales et biogènes) avec des taux de pélites rarement supérieurs à 20 % (seulement deux stations). Cette situation contraste avec celle décrite en 1966, où les sédiments envasés (vases sableuses, sables fins, moyens et hétérogènes envasés ainsi que graviers envasés) dominent. Une certaine stabilité des sables fins envasés est notée, puisque l'essentiel des stations de sables fins envasés conserve ce type sédimentaire. Mais majoritairement, la granulométrie subit des évolutions de trois types : soit par diminution du taux de pélites, soit par affinement c'est-à-dire perte de sables grossiers au profit de sables fins, soit par une conjugaison des deux. La tendance générale d'évolution qui se dégage pour la granulométrie des stations analysées sur le plateau continental Nord Gascogne est une diminution couplée de la fraction pélitique et de la fraction grossière et une augmentation du taux de sables fins. Ainsi, la partie centrale de la Grande Vasière ainsi que sa marge externe semblent subir une homogénéisation de leurs fonds par une couverture sédimentaire de sables fins plus ou moins envasés.

Espèces

L'échantillonnage utilisé dans cette étude comparative étant qualitatif, il est impossible d'utiliser directement les données d'abondances par drague ; ainsi, aucune conclusion quantitative directe ne peut être avancée à partir de nos données et seules les occurrences seront discutées ici.

En dépit d'une diversité spécifique totale relativement proche à l'échelle des 54 stations, les espèces communes aux deux périodes ne représentent que 36 % de toutes les espèces rencontrées. Cette valeur est à rapprocher de celles de Pearson *et al*. (1985 ; espèces communes 28 % entre 1914 et 1984 dans le Kattegat), celles de Rosenberg *et al*. (1987 ; espèces communes 27 % sans les polychètes dans le Skaggerak et l'Oslofjord), celles de Grémare *et al*. (1998 ; espèces communes entre 1967 et 1994 de 14 à 32 % en fonction des communautés décrites pour la Baie de Banyuls en Méditerranée). Ces études concluent à un changement notable de la composition des communautés de la macrofaune benthique. Cette étude suggère également l'existence de différences remarquables au sein du macrobenthos du plateau continental du Golfe de Gascogne. Ces différences sont en partie dues à la forte présence des espèces rares (30 %). Les annélides polychètes, les mollusques, les crustacés et les échinodermes constituent plus de 90 % de la diversité totale. Une modification de la composition spécifique globale à l'échelle du plateau continental Nord Gascogne est observée. En effet, en parallèle à une diminution de l'occurrence de certaines espèces, une augmentation de celle-ci est notable pour de nombreuses autres espèces. Les espèces dominantes, dont l'abondance totale augmente, sont des déposivores sélectifs et des prédateurs alors que l'abondance des suspensivores diminue. La modification des types sédimentaires observée avec un sédiment plus sableux et moins riche en pélites a engendré des répercutions au sein des peuplements. Ainsi, les espèces dominantes rencontrées actuellement sur le plateau continental du Golfe de Gascogne apparaissent d'affinité sabulicole comme *Aponuphis fauveli* (sabulicole sale), à plus large spectre sédimentaire comme *Glycera rouxii*, *Lumbrineris impatiens* et *Ampharete grubei* (sabulicole-vasicole), *Pista cristata* (sabulicole-mixticole-gravelicolle) ou *Owenia fusiformis* (sabulicole-mixticole-vasicole), voire ubiquiste comme *Terebellides stroemi* (Glémarec, 1969).

Peuplements

Les changements dans les compositions et les occurrences faunistiques, associés aux modifications des types sédimentaires, engendrent des modifications au sein des entités biosédimentaires décrites par Glémarec en 1969 pour le plateau continental Nord Gascogne. Les analyses statistiques réalisées ont permis de dégager les principaux peuplements et leurs faciès associés.

Ainsi, en 1966 les faciès du peuplement à *Terebellides* sont dominés par *D. arietina* (sables moyens envasés), *N. britannica* (sables fins envasés) ou *N. armoricana* (vases sableuses) en fonction de leur type sédimentaire. En 2001/2002, le peuplement à *Terebellides* est caractérisé par les faciès à *N. caeca* (espèce présentant une large tolérance sédimentaire, sur les sables fins envasés), à *A. spinipes* (sables fins envasés) et à *A. fauveli* (sables fins sales). Les espèces dominant ces nouveaux faciès apparaissent moins inféodées à un fort taux de pélites ou plus tolérantes que les anciennes espèces. Seuls les peuplements de sables à *A. bilineata* restent relativement stables. A l'exception des peuplements les plus envasés, une augmentation du nombre d'espèces de prédateurs est constatée dans tous les peuplements. Gause (1934) avança l'hypothèse que les prédateurs peuvent avoir des effets

directs sur les communautés dus à leur large spectre alimentaire. Ils affectent ainsi plusieurs niveaux trophiques et empêchent la monopolisation de la ressource par un seul groupe trophique voire une seule espèce. L'élévation du nombre de prédateurs peut ainsi niveler les dominances de leurs proies et conduire à la hausse de la diversité spécifique.

Seuls huit faciès ou peuplements sont décelés en 2001/2002 contre onze en 1966. Actuellement, les occurrences des espèces au sein de ces entités sont plus élevées qu'en 1966 et les coefficients de Dominance x Présence entre les peuplements ont une variabilité plus faible. Cela traduit une homogénéisation des peuplements avec les mêmes espèces qui sont représentées dans un nombre supérieur d'entités biosédimentaires.

2.2 3 3 Hypothèses explicatives

Forçages climatiques et hydroclimatiques

La dynamique sédimentaire à long terme dépend des forçages hydroclimatiques qui agissent sur la colonne d'eau. Afin d'expliquer les modifications à long terme observées au cours de cette étude, les évolutions du vent, de la houle, des crues de la Loire et de la température de l'eau et leurs actions sur la dynamique sédimentaire du plateau Nord Gascogne ont été analysées. Actuellement, un forçage anthropique se surimpose aux oscillations naturelles climatiques, *i.e.* une augmentation des températures atmosphériques et océanique qui modifie la dynamique climatique à l'échelle planétaire (Schmidt, 2001). Le réchauffement du climat depuis 1975, résulte très probablement de l'augmentation de la concentration des gaz à effets de serre dans l'atmosphère, due aux activités industrielles (Schmidt, 2001).

L'indice de l'oscillation Nord Atlantique (« North Atlantic Oscillation ») est calculé chaque année comme la différence de pression entre Lisbonne (Portugal) et Reykjavik (Islande), à partir de l'anomalie de pression moyenne de janvier à mars normalisée (Wallace et Gutzler, 1981). Pour la période 1955-1974, l'indice NAO moyen est négatif notamment au milieu des années soixante, tandis qu'il est positif de 1990 à 2001 (figure 2.2 18). Les échantillonnages ont donc eu lieu lors de deux situations climatiques différentes. Or, les valeurs négatives de l'indice de 1960 à 1969 ont été associées à des vents d'Ouest plus faibles au-dessus de l'Océan Atlantique Nord et à des hivers européens plus froids que la normale (Hurell, 1995). A l'inverse, lors des phases positives de l'indice NAO, les vents d'ouest à sud-ouest sont relativement forts, les tempêtes et coups de vent sont plus fréquents et plus violents sur l'Europe septentrionale (Ulbrich et Christoph, 1999). De plus, aux forts vents sont associées une grande douceur apportée par les masses d'air océaniques et des précipitations accrues (Schmidt, 2001). La vision synthétique globale apportée par l'indice NAO doit être précisée par les mesures locales. En effet, les variations de vents, des précipitations et du NAO peuvent être opposées entre la Scandinavie et l'Afrique du Nord (Planque *et al.*, 2003). Or, le Golfe de Gascogne se situe entre ces deux systèmes et les valeurs de l'indice NAO ne montrent pas de corrélation au cours des 160 dernières années (1840-2000) avec le vent, les précipitations ou la température (Planque *et al*., 2003).

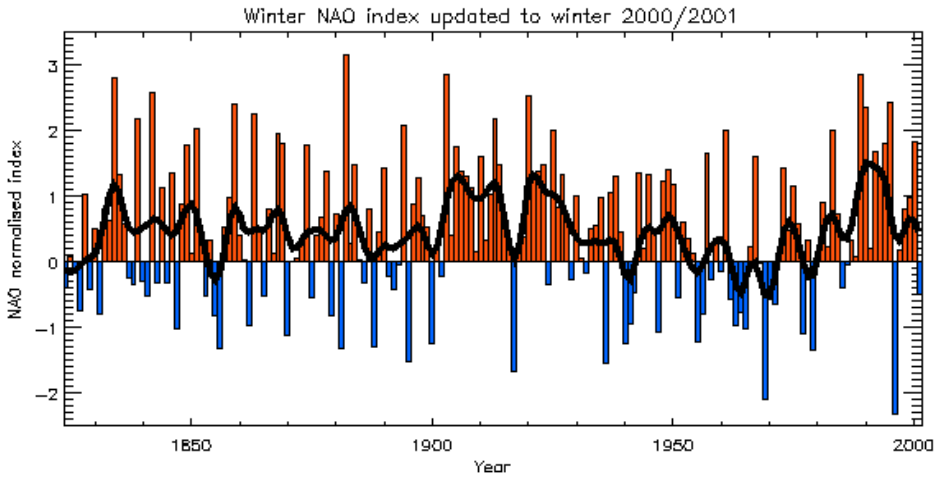


Figure 2.2 18 : Valeurs annuelles de l'indice NAO depuis 1830 (barres rouges NAO positif ou bleues NAO négatif) et moyenne glissante de l'indice sur plusieurs années (trait noir épais). Source : Climatic Research Unit, University of East Anglia, UK, sur le site www.ifremer.fr/lpo/thuck/nao/nao3.html.

Les moyennes mensuelles de vent ne montrent pas de différence remarquable de janvier à août pour les années 1966 et 2001, mais l'automne et l'hiver 1966 ont connu des vents plus importants que cette même période en 2001 (Lazure, comm. pers.). A l'échelle journalière, l'année 1966 a connu trois coups de vent forts contre cinq en 2001. Les plus forts coups de vent de la décennie 1960-1970 ont eu lieu au cours des mois d'octobre et novembre 1965 (Lazure, comm. pers.). Les directions mensuelles moyennes des vents ne montrent pas non plus de différence entre ces années sauf dans les périodes estivales, mais le vent y est faible (Lazure, comm. pers.).

En comparant les débits de la Loire pour les périodes 1960-1966 et 1995-2002, la même tendance d'évolution apparaît. En effet, 1966 et 2001 (nos années d'échantillonnage) sont celles qui ont les plus forts débits annuels (respectivement 48.10^9 et 44.10^9 $m^3.an^{-1}$; Lazure comm. pers.). Les années 1965, 1999 et 2000 sont des années de débits annuels moyens (36.10^9, 36.10^9 et 38.10^9 $m^3.an^{-1}$) et les années précédentes (1961-1965 et 1996-1998) ont des débits plus faibles (Lazure, comm. pers.). Ainsi, il ne semble pas y avoir de différence notable entre les débits annuels et donc les apports telluriques qui leur sont associés entre les deux périodes d'échantillonnage.

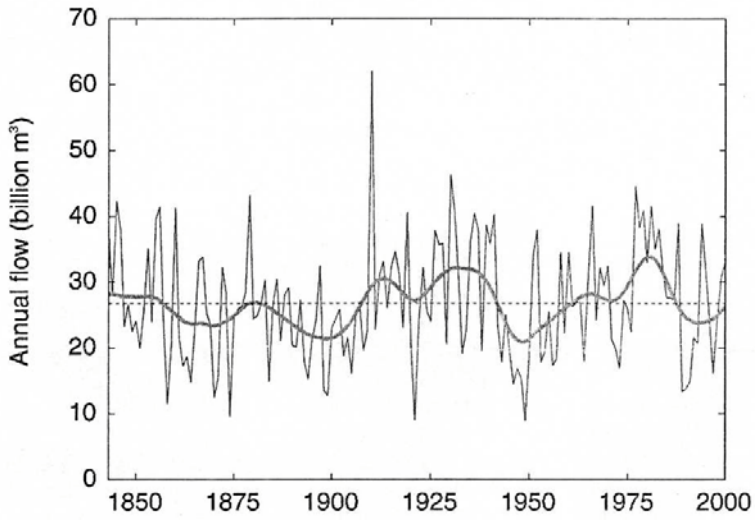


Figure 2.2 19 : Débits annuels de la Loire (tracé fin) et tendance à long terme ajustée (trait foncé), les pointillés indiquent le débit annuel moyen sur toute la période (1840-2000 ; dans Planque *et al.*, 2003).

Zeiss et Kröncke (1997) évoquent des changements à long terme des communautés subtidales peu profondes (12-20 m) des sédiments meubles de la Baltique, engendrés par des températures soit exceptionnellement basses, soit exceptionnellement élevées. Les variations par rapport à la normale des paramètres structuraux des peuplements de ces communautés sont fortement corrélées à l'occurrence des hivers particulièrement doux, ceci sur une série d'observations sur 15 ans (Kröncke *et al*., 1998).

Les peuplements étudiés dans le Golfe de Gascogne appartiennent à l'étage circalittoral du large qui, par définition, est un milieu sténotherme. De plus, sur le plateau continental Nord Gascogne, le « bourrelet froid » isole les eaux froides au-dessus de la Grande Vasière des eaux plus chaudes de la surface lors du réchauffement printanier et estival. Cette structure froide et salée maintient une température voisine de 11°C toute l'année (Vincent et Kurc, 1969) et elle demeure insensible aux variations météorologiques (Le Cann, 1982). Cependant, l'extension spatiale de cette structure est conditionnée par les débits des rivières et le vent (Lazure, comm. pers.), ce qui signifie que le bourrelet froid n'isole pas systématiquement ni de façon complète la Grande Vasière. Or, une augmentation de la température des eaux de surface du Golfe de Gascogne, principalement dans sa partie Sud, a été mesurée depuis les années soixante-dix (Koutsikopoulos *et al.*, 1998 ; figure 2.2 20). Une augmentation moyenne de la température des eaux de surface de Golfe de Gascogne de 0,8°C est mesurée entre 1966 et 2000, avec les températures minimales depuis 1950 observées en 1963 et 1972 (Planque *et al*., 2003). Il semble possible que les eaux de fond du plateau continental subissent également un réchauffement lent. Cette augmentation de température peut être reliée à la présence de l'espèce « leader » *A. fauveli* dont la limite Nord de répartition est le Sud Irlande. Cette espèce, peu rencontrée en 1966 dans le Nord Gascogne, était déjà courante dans le Sud Gascogne (Monbet, 1972 ; Cornet *et al.*, 1983) et elle se situe actuellement dans la partie Sud du Nord Gascogne.

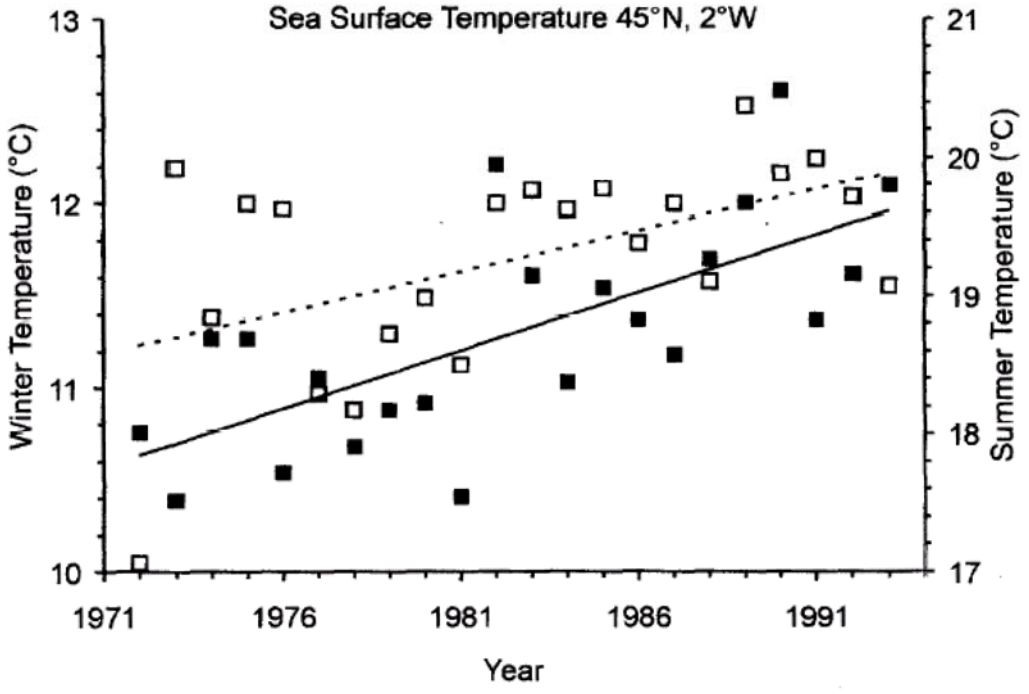


Figure 2.2 20 : Comparaison des évolutions à long terme des températures moyennes de surface hivernales de janvier à mars (carrés noirs) et estivales de juillet à septembre (carrés blancs) au large d'Arcachon (45°N 2°O ; dans Koutsikopoulos *et al*., 1998). Les droites en trait plein et en pointillés indiquent les tendances linéaires respectivement des températures de surface d'hiver et d'été.

La Grande Vasière est décrite par Glémarec (1969) comme une mosaïque de faciès toujours envasés. Pinot (1974) précise que les fonds vaseux occupent la partie moyenne du plateau de part et d'autre de l'isobathe 100 m, leur surface ne représentant qu'environ le quart ou le tiers du plateau. Toujours d'après Pinot (1974), ces vases ne sont le plus souvent que des « sables vaseux » dans lesquels la teneur en pélites (particules de moins de 50 µm ; Pinot, 1974) n'atteint pas 25 %, seules des dépressions particulièrement protégées pouvant accueillir des vases véritables (jusqu'à 92 % de pélites).

La diminution du taux de pélites observée peut avoir son origine dans la dynamique naturelle des sédiments sur le plateau continental. Pinot (1974) indique que « le paysage du précontinent Nord Gascogne est en transformation permanente. Il n'est pas uniquement un héritage pléistocène qui s'estompe peu à peu sous un remblai vaseux, mais il y règne une vive érosion, une sédimentation active sans cesse remise en cause et des transports s'exerçant dans des directions variées et souvent contradictoires ». Ainsi, les particules fines peuvent être mises en mouvement par les déplacements d'eau à proximité du fond. Les agents de transport sont les courants et les houles, dont l'efficacité est renforcée par leur synergie. Sur le plateau continental Nord Gascogne, les courants de marée peuvent atteindre 1 $m.s^{-1}$ à proximité du fond (Pinot, 1974) et sont capables, en écoulement turbulent, de mettre en mouvement les particules fines (pélites et sables fins). Sur la Grande Vasière, les courants de marée maximaux sont de l'ordre de 50 $cm.s^{-1}$, la circulation générale à plus long terme étant en générale inférieure à 20 $cm.s^{-1}$ (Lazure, comm. pers.). De plus, les houles de longue période de secteur Ouest engendrent sur le fond des déplacements alternatifs des masses d'eau qui renforcent l'action des courants de marée quand ils sont de même direction. Ainsi, le transport par les courants des particules fines mises en suspension par l'action combinée des houles et des courants de marée est un phénomène probablement très actif (Pinot, 1974).

La variabilité de la fraction pélitique sur notre zone d'étude a déjà été mise en évidence par Delanoë et Pinot (1980a). Ils notent une évolution saisonnière de la granulométrie des sédiments de la partie centrale de la Grande Vasière où les sables peu vaseux et bien triés (dévasement hivernal) alternent avec des sables envasés mal triés (envasement estival). Ils décrivent une évolution « normale » des sédiments vers un envasement des zones abritées à laquelle se surimposent des dévasements brutaux. Ceux-ci surviendraient à quelques dizaines d'années d'intervalle et seraient des intensifications des processus usuels de dévasement hivernal.

Aucune grande zone d'accumulation de particules pélitiques n'est mise en évidence dans notre étude. Ceci suggère des transports pélitiques hors de la zone de la présente étude. Pinot (1974) indique deux destinations pour les sédiments fins de la Grande Vasière. La première, qu'il définit de « fatal précipice d'où on ne revient pas », est l'accore. En effet, une exportation continue des particules les plus fines dépouille la plate-forme continentale de ses sédiments, tandis que l'escarpement continental et la plaine abyssale s'enrichissent. Cette première hypothèse est confirmée par Castaing *et al*. (1999), qui notent à la latitude de 47°N une circulation de fond orientée vers l'Ouest qui pourrait transporter les particules en suspension au niveau du talus continental. Ainsi selon Pinot (1974), cette nappe de sédiments fins en transit suffit à recouvrir de larges étendues. Mais à l'échelle du plateau continental, les apports par l'intermédiaire des rivières compensent les départs (Jouanneau *et al.*, 1999). La seconde hypothèse est le retour des particules vers le littoral par des phénomènes « d'afflux », qui

permettent une alimentation des vasières littorales par des éléments fins en provenance de la Grande Vasière (Pinot, 1974).

Au phénomène de dévasement, Delanoë et Pinot (1980b) couplent une arrivée de sables. Ils proposent une incorporation de sables provenant de la marge externe à la Grande Vasière. En effet, pendant les périodes de dévasement (saisonnier ou catastrophique), ils évoquent l'hypothèse de mouvements de rubans de sables de la marge externe vers l'Est. Quand les pélites se redéposent, elles fossilisent ces accumulations sableuses. Ainsi, la majorité des sables qui entrent dans la Grande Vasière s'y trouve définitivement incorporée.

Selon ces auteurs, la partie centrale de la Grande Vasière s'épaissit progressivement par les apports de sables et la fixation d'une partie des pélites qui forment un sédiment de sables envasés. De plus, cet épaississement apporte une plus grande protection aux vasières côtières. Ils jugent que l'apport des sables du large est un élément déterminant dans l'épaississement de la Grande Vasière et qu'il conditionne aussi indirectement le maintien et le développement des vasières côtières.

Néanmoins, la disparition des graviers envasés entre 1966 et 2001/2002 reste pour l'instant inexpliquée.

Ainsi, les sédiments de la partie centrale de la Grande Vasière ne sont pas seulement les restes inchangés d'anciens marais littoraux formés au cours de la transgression flandrienne mais ils évoluent et sont en équilibre avec les conditions environnementales actuelles (Delanoë et Pinot, 1980a). Ces hypothèses émises par Pinot et Delanöe ne font pas l'unanimité et restent encore à démontrer par les physiciens.

Forçages anthropiques directs

Outre l'impact de l'hydroclimat, les forçages anthropiques ont été évoqués dans le contrôle des changements à long terme des peuplements benthiques : par pollution locale (Essink et Beukema, 1986 ; Rosenberg *et al*., 1987), par eutrophisation (Pearson *et al*., 1985 ; Rosenberg *et al*., 1987), par l'importation d'espèces exotiques (Currie et Parry, 1999) et par la pêche (Frid *et al.*, 2000 ; Bremner *et al.*, 2003).

. Aménagements côtiers – augmentation des apports telluriques

L'impact des aménagements continentaux peut avoir des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques. En effet, un envasement des vasières côtières du Golfe de Gascogne, suite à l'arasement des talus lors du remembrement agricole, a été mis en évidence pour le Golfe du Morbihan (Afli et Glémarec, 2000) et pour la Baie de Concarneau (Glémarec et Grall, sous presse). Cette pratique a favorisé le lessivage des sols agricoles, conduisant à la fuite des particules les plus fines dans les eaux de ruissellement. Ce charriage par les rivières de particules fines d'origine tellurique a participé à l'engraissement actuellement constaté des vasières côtières du Golfe de Gascogne (Glémarec *et al.*, 1986). De même, la construction du barrage d'Arzal sur la Vilaine a fortement modifié les conditions hydrodynamiques et sédimentologiques du Mor Braz, engendrant des modifications des apports et des répartitions des particules fines (Le Bris, 1988). Mais actuellement, ces particules fines semblent confinées à la côte et ne vont pas alimenter la Grande Vasière, elles n'interviennent donc plus dans sa dynamique sédimentaire. Grémare *et al*. (1998) évoquent également les aménagements du Rhône notamment la gestion hydro-électrique pour expliquer la diminution des

apports de pélites par la rivière concomitante avec la diminution du taux de pélites observée entre 1967 et 1994 en Baie de Banyuls.

. Augmentation des apports trophiques

Sur la Grande Vasière, les apports trophiques d'origine pélagique permettent d'alimenter directement certains compartiments de consommateurs primaires benthiques (Le Loc'h et Hily, soumis ; Le Loc'h *et al.*, en prep). Dans le secteur étudié, certains déposivores de surface (*Terebellides stroemi*, *Ampharete grubei*, *Pista cristata*) ou suspensivores (*Owenia fusiformis* et *Aponuphis fauveli*) montrent une forte augmentation de présence et de leur abondance. Cette hausse à long terme des consommateurs primaires de la macrofaune benthique a été interprétée comme une réponse à la disponibilité en nourriture due à l'eutrophisation en Mer du Nord (sur les côtes britanniques : Buchanan et Moore, 1986 ; dans le centre de la Mer du Nord : Duineveld *et al.*, 1987 ; au Skagerrak : Rosenberg *et al*., 1987 ; au Skagerrak et au Kattergat : Josefson *et al*., 1993 ; en Mer de Wadden : Essink et Beukema, 1986).

Bien que peu de connaissances existent actuellement sur l'évolution à long terme des biomasses phytoplanctoniques, une élévation des apports en sels nutritifs d'origines agricole et urbaine a été montrée dans le Golfe de Gascogne depuis les années 1970 (nitrates : Maurice, 1993 ; Sauriau *et al*., 1996 ; phosphates : Quéguiner, 1988). Cette disponibilité plus grande des sels nutritifs a pu conduire à une augmentation des apports trophiques d'origine pélagique vers l'écosystème benthique, favorisant de ce fait les consommateurs primaires.

. Pêche

Dans les écosystèmes marins, la pêche représente le plus grand impact anthropique (Dayton *et al.*, 1995). Lors de leur passage sur le fond, les engins de pêche traînants engendrent à la fois des perturbations directes par le biais des captures, de la casse sur le fond et de l'altération des habitats, et des perturbations indirectes, par les modifications des interactions biotiques (revue dans Jennings et Kaiser, 1998).

L'existence de changements au sein des communautés benthiques après le passage des engins traînants est connue (Dayton *et al*., 1995 ; Thrush *et al.*, 1995 ; Ramsay *et al.*, 1998). Mais, la mise en relation des changements à long terme des communautés benthiques liés à la pêche est difficile. Cet impact a été montré en Mer du Nord (Frid *et al.*, 2000 ; Frid et Clark, 2000 ; Rumhor et Kujawski, 2000). Ces changements affectent essentiellement les bivalves dont l'occurrence décline, alors que les nécrophages et les prédateurs (crustacés, gastéropodes et étoiles de mer) sont plus fréquents. Ces modifications faunistiques sont attribuées aux effets directs et indirects cumulés de la pêche, mais également en partie à la pollution et à l'eutrophisation.

Le passage des chaluts sur le fond provoque la mise en suspension des particules les plus légères du sédiment (Dayton *et al*., 1995 ; Pilskaln *et al.*, 1998 ; Fonteyne, 2000). Les remaniements du substrat sont fonction de sa nature (type sédimentaire et dureté ; Anonyme, 1973), de la profondeur de pénétration de l'engin, liée à ses caractéristiques techniques (type de chalut, poids, présence et abondance de chaînes, de « rockhoppers », vitesse de chalutage,….), mais aussi de la courantologie au moment du chalutage (Lindeboom et de Groot, 1998 ; Fonteyne, 2000). Ainsi, le chalutage permet la remise en suspension des particules les plus fines, favorisant leur transport par la masse d'eau, ce qui

conduit à l'altération de l'habitat benthique et notamment de la structure superficielle du sédiment (Schwinghamer *et al.*, 1996). Sur le plateau continental du Mid-Atlantic Bight à des profondeurs de 100 à 140 m, Churchill (1989) conclut que le chalutage est le premier facteur initiant le transport « offshore » des sédiments à ces profondeurs. L'engraissement des vasières côtières a été relié à l'augmentation des apports terrigènes de particules fines et à une action des espèces sur le sédiment (Glémarec *et al*., 1986). Mais cet envasement côtier peut également être la conséquence de la réduction voire de l'arrêt de la pêche au chalut de fond dans certaines zones côtières, qui ne remet plus les particules fines en suspension dans la colonne d'eau et limite ainsi leurs possibilités de transport vers la Grande Vasière. A l'inverse, sur la Grande Vasière, l'activité de pêche peut conduire à une diminution du taux de pélites après remise en suspension, à partir du moment où les courants génèrent un transport résiduel vers la côte ou vers le large (circulation résiduelle de marée).

Une tendance majeure qui ressort de la comparaison temporelle est la très forte occurrence des polychètes endogées carnivores, notamment *Glycera rouxii,* mais aussi *Nephtys caeca* et *Lumbrineris impatiens*. Cette augmentation de la répartition spatiale à long terme de certains carnivores peut être le reflet d'une homogénéisation des fonds. En effet, ces espèces sont à la fois d'affinités sabulicole et vasicole (Glémarec, 1969) et ainsi relativement tolérantes aux changements sédimentaires observés. La banalisation de ces espèces est liée aux changements sédimentaires décrits plus haut, mais c'est aussi une conséquence probable des forçages anthropiques directs. En effet, la pêche modifie les interactions trophiques au sein des peuplements d'invertébrés benthiques par la casse mécanique de l'épifaune et le rejet d'espèces pêchées (revue dans Jennings et Kaiser, 1998 ; Kaiser et de Groot, 2000), conduisant à la facilitation de la prédation par les carnivores.

Cependant, certaines autres espèces présentent une stabilité d'occurrence. Ainsi, *Nothria britannica*, *Aponuphis bilineata*, *Dasybranchus gajolae*, *Brissopsis lyrifera* et *Turritella communis* se retrouvent aux deux périodes dans le même nombre de stations. Il est intéressant de noter que le spatangue endogé *B. lyrifera*, potentiellement sensible au passage des engins traînants, ne montre pas de réduction d'occurrence. Au contraire, en Mer du Nord, il montre une augmentation de son occurrence de 1902 à 1986 (Lindeboom et de Groot, 1998).

Certaines espèces, qui présentaient des occurrences non négligeables en 1966 (20 %), sont par contre en très forte diminution en 2001/2002 (comme les suspensivores *Amphiura filiformis* et *Ditrupa arietina,* le déposivore sélectif *Auchenoplax crinita* et le prédateur *Nephtys hombergii*) ou ont complètement disparu (*Nephtys hystricis* et *Lumbrineris gracilis*). Le jeu des interactions biotiques (compétition et prédation) et des changements sédimentaires et climatiques, sous l'action des forçages anthropiques conduisant à des modifications d'habitats et d'apports trophiques, peut expliquer ces diminutions d'occurrence. Une nouvelle fois, ce même type de motif a été observé en Mer du Nord où l'occurrence des *Amphiura* sp. est passée de 62,5 % en 1902 à 7,5 % en 1986 (Lindeboom et de Groot, 1998). Il faut également noter que les deux espèces de *Nephtys* rencontrées en 1966 ont été remplacées par une troisième en 2001/2002 : *N. caeca*.

2.2 4 Conclusion

La figure 2.2 18 synthétise les principaux forçages qui agissent sur les invertébrés benthiques du plateau continental Nord Gascogne. Un des principaux facteurs régissant les communautés benthiques est la granulométrie ; celle-ci est la résultante de l'hydrodynamisme, de la pêche et des apports sédimentaires eux-même fonction des débits des rivières. Elle est donc liée aux aménagements côtiers et aux « exports » de particules fines. Ainsi, la dynamique sédimentaire propre de la Grande Vasière est un phénomène très actif à l'échelle décennale, où alternent les périodes d'envasement et de dévasement. Les départs de pélites soit sur les vasières côtières soit vers la plaine abyssale sont compensés par des apports de sables fins de la marge externe et de pélites par les rivières. Les forçages anthropiques viennent se surimposer à ce schéma de fonctionnement naturel. La modification de cette dynamique se traduirait par une diminution des apports de pélites, qui seraient stockées à la côte et par une mise en suspension des particules les plus fines sur la Grande Vasière sous l'action des engins de pêche. Ainsi, la couverture sédimentaire de la Grande Vasière s'appauvrit progressivement en pélites au profit d'un sédiment plus riche en sables fins, ce qui homogénéise la couverture sédimentaire à l'échelle de la Grande Vasière.

Au sein des entités biosédimentaires, les interactions biotiques, régies par la disponibilité trophique et la pêche, sont fonction de la composition spécifique et trophique des peuplements. Les modifications des apports trophiques (eutrophisation par exemple) ainsi que la pêche et sa variabilité sont autant de facteurs qui modifient les peuplements benthiques à moyen et long terme.

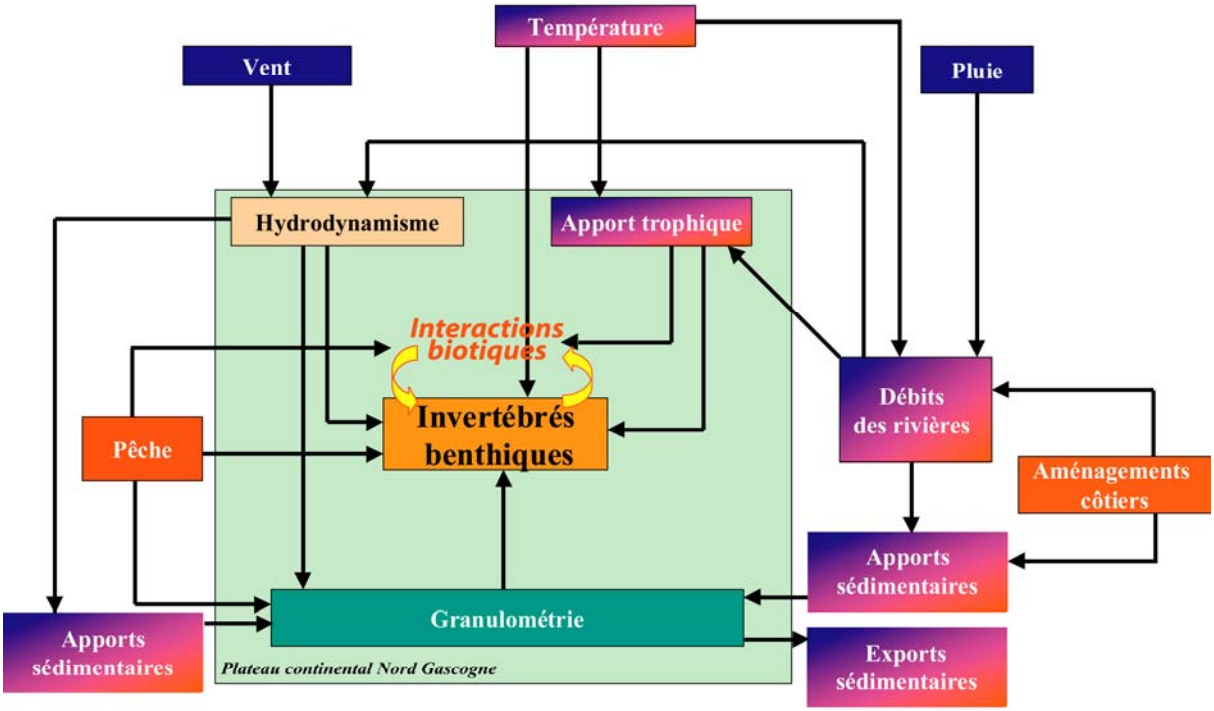


Figure 2.2 18 : Schéma de synthèse des principaux forçages agissant sur le fonctionnement de l'écosystème benthique du plateau continental Nord Gascogne. Les forçages « naturels » sont en bleu, les forçages « purement » anthropiques en rouge, ceux faisant intervenir les conditions naturelles et l'impact anthropique apparaissent en dégradé.

2.3 Caractérisation écologique des peuplements

La description des peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne apportée par Glémarec (1969) était réalisée sur la base d'un échantillonnage qualitatif à la drague Rallier du Baty. L'objectif de ce sous-chapitre est de quantifier ces peuplements en terme de richesses spécifiques, abondances et biomasses. La caractérisation des substrats sédimentaires et des peuplements benthiques associés, de la partie centrale de la Grande Vasière et de sa marge externe est une étape préalable à une étude de leurs variabilités saisonnières et des conséquences engendrées par l'activité de pêche. Les différents niveaux de classes de taille (invertébrés de la macrofaune, de la mégafaune et poissons) et d'organisation spatiale (endogée, épigée, démersale) des communautés ont été appréhendés à l'aide de deux échantillonneurs (benne Hamon et chaluts à perche gréés de différentes mailles). Cette caractérisation est basée sur la description et la comparaison des descripteurs synthétiques des peuplements et sur l'analyse de la structure taxonomique et trophique. La situation est celle du printemps 2001; les prélèvements ont été réalisés lors de la campagne océanographique *INTRIGAS II* (25 mai au 7 juin ; tableau 2.3 1). Compte tenu des diverses contraintes liées à la mission, toutes les stations n'ont pu être échantillonnées de la même manière avec tous les engins. La carte de l'échantillonnage indique la localisation des stations, au sein de chacune des cinq zones (A, B, C, D et E), trois stations constituent des réplicats (figure 2.3 1).

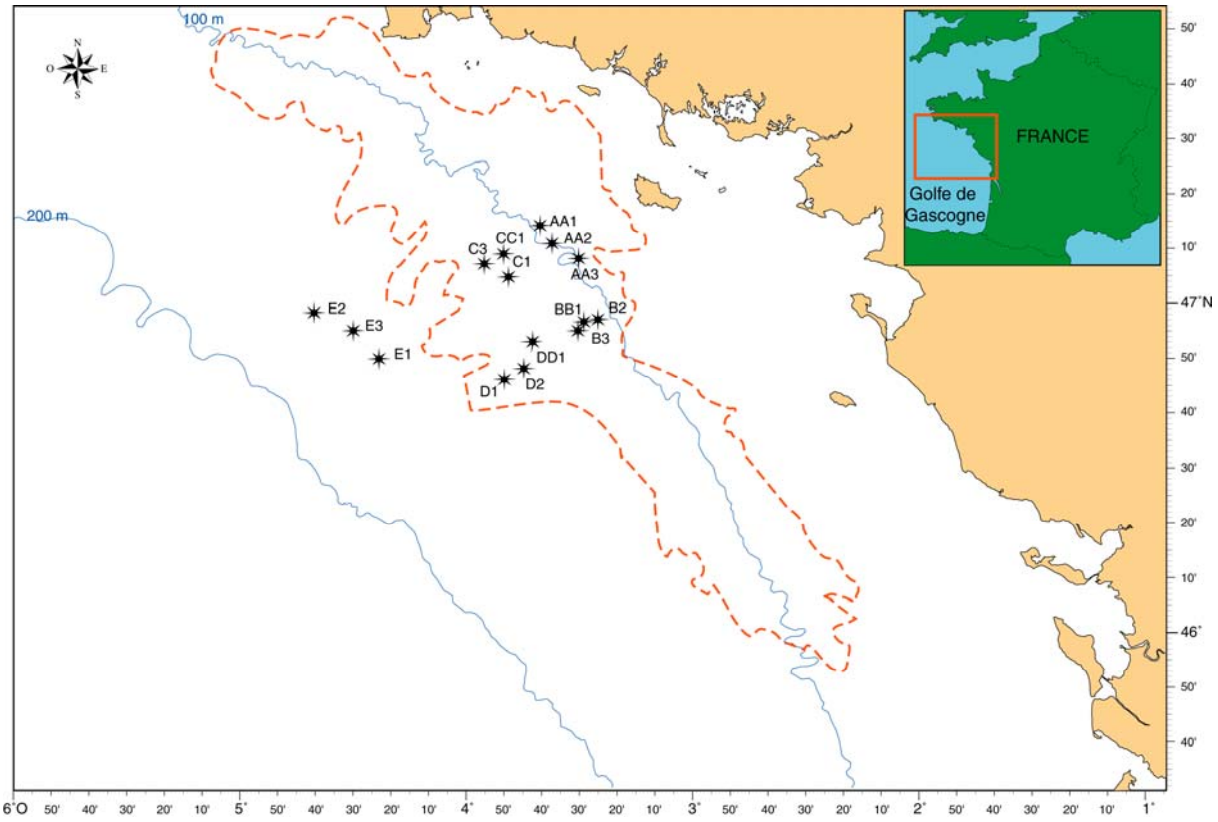


Figure 2.3 1 : Carte de localisation des stations échantillonnées au cours de la campagne océanographique *INTRIGAS II.*

Tableau 2.3 1 : Nombre de prélèvements réalisés au cours de la campagne océanographique *INTRIGAS II* et analysés dans ce sous-chapitre.

Engin utilisé	AA1	AA2	AA3	BB1	B2	B3	C1	CC1	C3	D1	DD1	D2	E1	E2	E3
Benne Hamon	5	5	5	-	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Chalut à perche (maille 4 mm)	1	-	1	1	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	-
Chalut à perche (maille 20 mm)	1	-	-	1	1	1	-	1	1	1	1	-	-	1	1
Carottier Reineck	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

2.3 1 Facteurs édaphiques

2.3 1 1 Analyse granulométrique

Comme pour la partie 2.2 « évolution des peuplements à long terme », la classification sédimentaire utilisée ici est celle définie par Chassé et Glémarec (1976).

Tableau 2.3 2 : Profondeurs, caractéristiques sédimentaires et pourcentages de matière organique des sédiments des stations échantillonnées en juin 2001. VS : vases sableuses, FV : sables fins envasés, SFB : sables fins biogènes et SHV : sables hétérogènes envasés.

	AA1	AA2	AA3	BB1	B2	B3	C1	CC1	C3	D1	DD1	D2	E1	E2	E3
Profondeur (m)	106	104	99	109	109	112	114	116	117	129	118	128	147	148	145
Pélites (%)	12,0	12,8	16,5	15,3	32,5	34,9	14,5	25,1	10,0	11,8	12,4	14,2	9,2	8,8	7,1
Sables fins et moyens (%)	86,7	84,5	71,0	83,1	66,0	54,0	80,3	46,0	76,5	83,5	86,1	77,8	77,3	80,8	80,2
Sables grossiers (%)	1,3	2,7	12,1	1,6	1,4	9,8	5,2	28,6	12,3	4,3	1,4	7,1	11,6	9,3	10,9
Graviers (%)	0,0	0,0	0,4	0,0	0,1	1,3	0,0	0,3	1,2	0,4	0,1	0,9	1,9	1,1	1,8
Médiane (µm)	153	176	215	157	115	109	177	204	201	169	186	161	193	184	199
Indice de Trask	1,3	1,3	1,3	1,3	-	-	1,3	-	1,3	1,3	1,2	1,4	1,3	1,2	1,3
Type sédimentaire	FV	FV	FV	FV	VS	VS	FV	SHV	FV	FV	FV	FV	SFB	SFB	SFB
MO (8 premiers cm, %)	2,0	1,8	-	-	3,0	-	-	2,7	1,2	1,8	1,4	-	2,1	2,1	2,0

Le classement des stations en entités sédimentaires est visualisé sur le diagramme de Shepard (figure 2.3 2). Les types sédimentaires sont ceux présentés dans le tableau 2.3 2 avec un rassemblement des fractions de sables grossiers et des graviers. Quatre entités sédimentaires sont ainsi identifiables :

- **les sables fins envasés** (FV) (stations AA1, AA2, AA3, BB1, C1, C3, D1, DD1 et D2). Ils regroupent la majorité des stations qui appartiennent aux quatre zones définies pour l'échantillonnage de la Grande Vasière pour des profondeurs de 99 à 129 m. Ils se caractérisent par un taux de pélites compris entre 10 % et 20 % et une quasi-absence des graviers. Le sédiment y est bien trié (So entre 1,2 et 1,4), les médianes sont comprises entre 153 et 186 µm avec les exceptions des stations AA3 et C3 dont les médianes supérieures à 200 µm s'expliquent par un taux de sables grossiers supérieur à 10 %.
- **les vases sableuses** (VS) (stations B2 et B3). Seules deux stations de la zone B (profondeur proche de 110 m) abritent ce type sédimentaire marqué par une concentration en pélites supérieure à 32 % et une médiane voisine de 110 µm.

- **les sables fins biogènes** (SFB) (stations E1, E2 et E3). Les trois stations les plus au large (zone E, profondeur 145-148 m) se caractérisent par un sédiment riche en débris calcaires d'origine biologique constitués principalement par des tubes d'alènes (*Ditrupa arietina*, polychète sédentaire de la famille des Serpulidae). Il en tire son nom de « sable roux à pointes d'alènes » souvent abrégé en sable à alènes (Glémarec, 1969). Ces sables fins (environ 80 %) comprennent une fraction non négligeable de pélites (7-9 %), 10 % de sables grossiers et entre 1 et 2 % de graviers. La médiane est comprise entre 184 et 200 µm et ils sont bien triés (So = 1,2-1,3).
- **les sables hétérogènes envasés** (SHV). Seule la station CC1 présente ce type sédimentaire constitué de plus de 40 % de sables fins (médiane à 204 µm). Les pélites et les sables grossiers ont des teneurs voisines de 25 %.

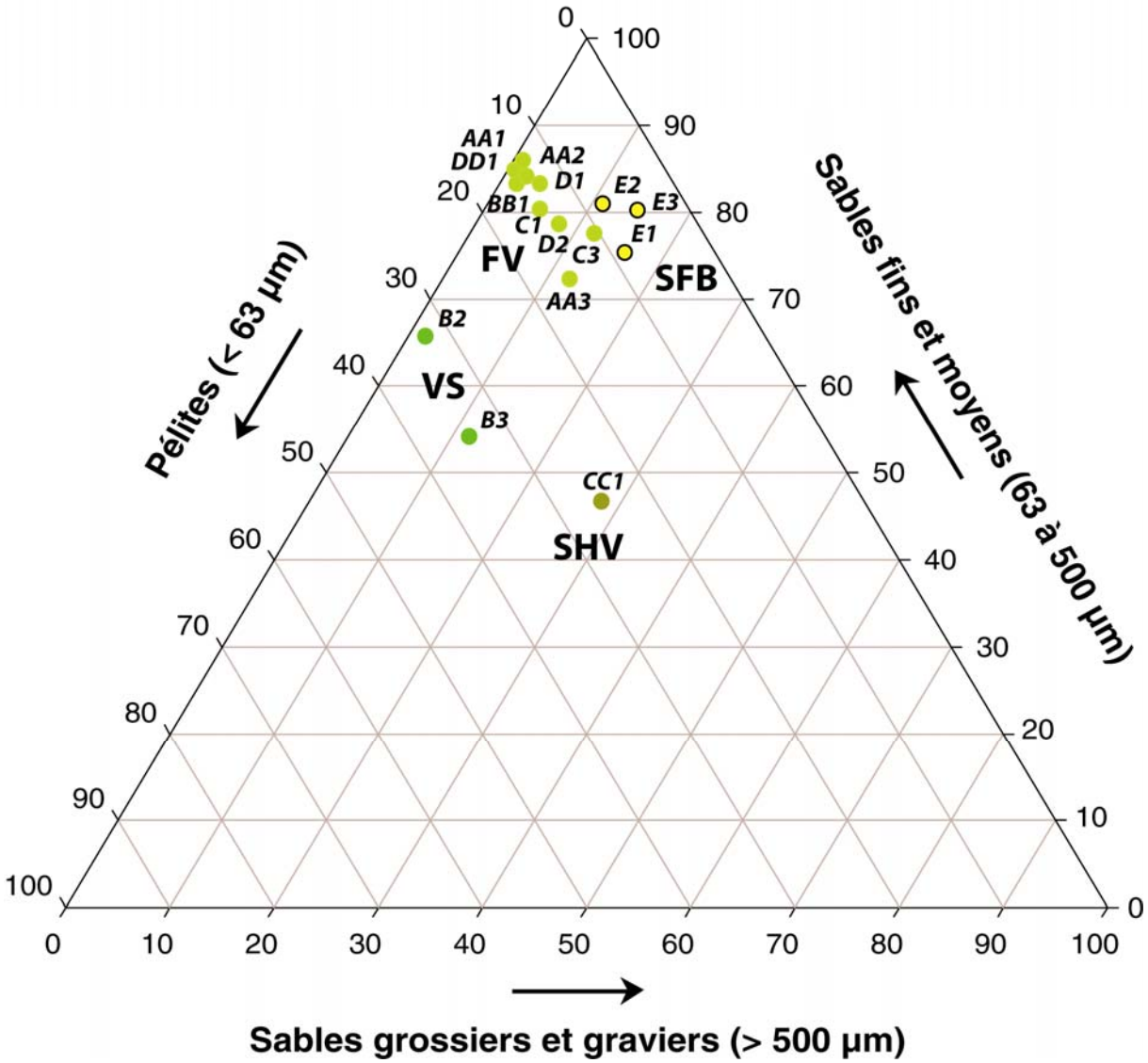


Figure 2.3 2 : Diagramme triangulaire de Shepard permettant la visualisation des regroupements de stations en entités sédimentaires. SHV : sables hétérogènes envasés ; VS : vases sableuses ; FV : sables fins envasés ; SFB : sables fins biogènes.

2.3 1 2 Matière organique

Le pourcentage de matière organique sur les 8 premiers centimètres de sédiment varient de 1,8 à 3 %. Les stations de vases sableuses et de sables hétérogènes envasés avec les plus forts taux de pélites présentent également les plus forts pourcentages de matière organique (2,7 et 3 %), alors que les teneurs minimales sont observées pour les sables fins envasés (1,2 à 2,0 %). Les sables fins biogènes du large ont, quant à eux, des valeurs intermédiaires (2 %) et proches pour les trois stations (tableau 2.3 2).

Sur la Grande Vasière, une corrélation significative existe entre le taux de matière organique et le taux de pélites (R^2 = 0,86 ; $p < 0,001$ test de Pearson ; figure 2.3 3). Ainsi, les teneurs en matière organique et en éléments fins sont liées. Le Bris (1988) avance deux explications complémentaires qui permettent de le décrire. Tout d'abord, plus la proportion d'éléments fins est grande, plus la surface permettant les processus d'adsorption de la matière organique sur ces particules minérales est élevée. De plus, la matière organique d'origine détritique possède souvent un poids et une forme proches de ceux des pélites lui conférant des propriétés semblables vis-à-vis des processus de transport et de sédimentation (Le Bris, 1988). La comparaison de nos résultats avec ceux de Le Bris (1988), pour les parties côtières du plateau continental Nord Gascogne (Baie de Vilaine et Rade de Lorient) et ceux de Raffin (2003) pour la zone des Pierres Noires (profondeur moyenne 50 m) en Mer d'Iroise, indique que la Grande Vasière possède des teneurs en matière organique plus faibles que ces sites pour des taux de pélites égaux. Cependant, les sables fins biogènes du large (zone E) montrent des taux de matière organique plus élevés que sur la Grande Vasière à un taux de pélites équivalent. Ces teneurs en matière organique des sédiments du large sont comparables à ceux rencontrés en Baie de Vilaine et en Rade de Lorient pour une même fraction pélitique.

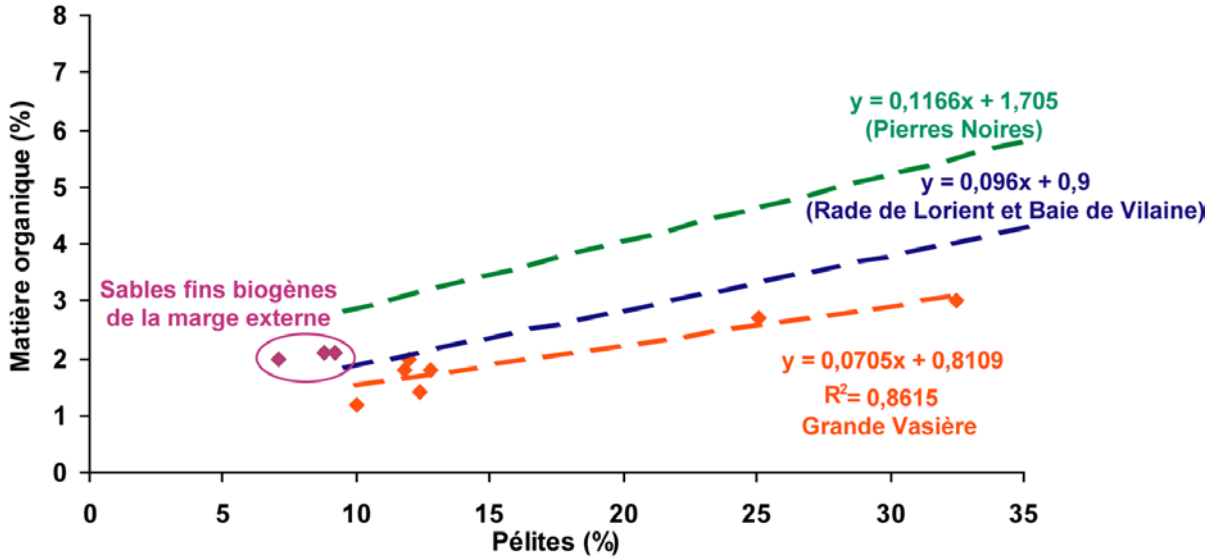


Figure 2.3 3 : Corrélation entre le taux de pélites et le pourcentage de matière organique pour la présente étude (en rouge pour la Grande Vasière et violet pour la marge externe) et comparaison avec des écosystèmes voisins (Rade de Lorient et Baie de Vilaine, Le Bris, 1988 en bleu ; Pierres Noires en Mer d'Iroise, Raffin, 2003 en vert) .

Quatre grands types de profils de MO ont été mis en évidence à partir de la figure 2.3 4. Le premier correspond aux sables fins biogènes du large, la valeur en matière organique voisine de 2 % est constante sur les 8 premiers centimètres (figure 2.3 4 a). Le second type correspond aux sédiments ayant le plus fort taux de pélites (vases sableuses et sables hétérogènes envasés, entre 25 et 35 % de pélites). Il est marqué par une constance de la matière organique sur les 6 premiers centimètres avec des valeurs comprises entre 2,5 et 3,5 %, puis une décroissance progressive de la concentration de la matière organique dans le sédiment. Ces premiers centimètres homogènes sont probablement la conséquence de la bioturbation, moins intense en profondeur. Enfin, les sables envasés peuvent être séparés en deux grandes catégories : les stations les plus côtières (zone A) et celles du large (zones C et D). Les stations les plus côtières possèdent en surface des teneurs en matière organique plus élevées que celles du large et ces valeurs connaissent une décroissance progressive avec des minima entre 4 et 8 cm (figure 2.3 4 b). Au contraire, les sédiments du large, après une diminution des teneurs de matière organique dans les tout premiers centimètres, voient celles-ci augmenter pour être maximales entre 4 et 8 cm (figure 2.3 4 c).

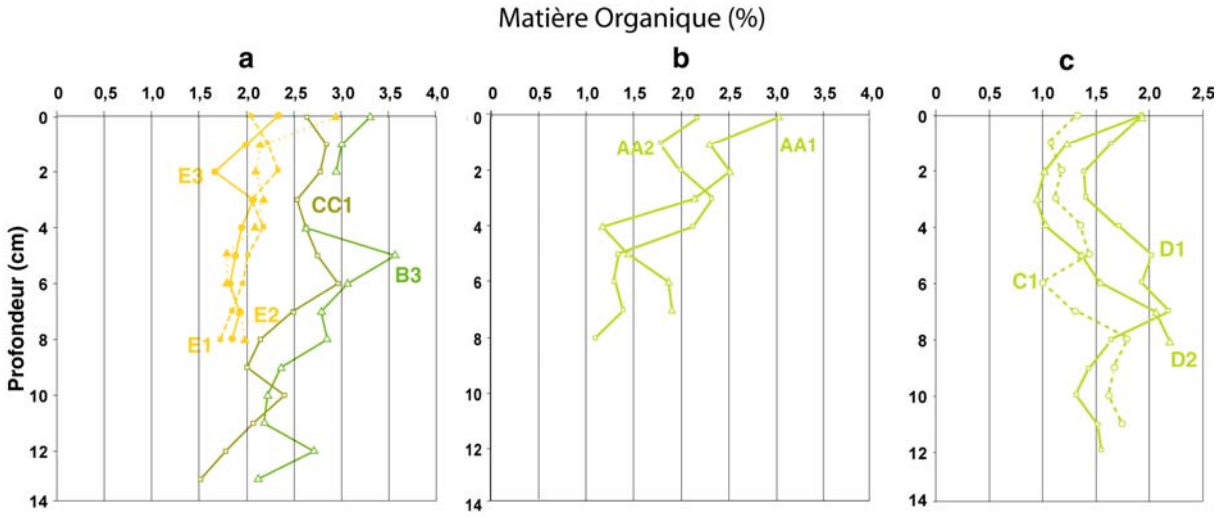


Figure 2.3 4 : Profils des teneurs en matière organique des sédiments des stations de sables hétérogènes envasés (en kaki), vases sableuses (en vert) et sables fins biogènes (en jaune foncé ; a) et de sables fins envasés (en vert clair ; b et c).

2.3 2 Identification des peuplements

Les individus récoltés au moyen des différents échantillonneurs ont été analysés en fonction de leur taille (invertébrés de la macrofaune, de la mégafaune et poissons) et de leur localisation spatiale par rapport à l'interface eau-sédiment (espèce endogée, épigée, démersale). La description suivante est basée sur l'analyse de la collecte des différents engins, soit la macrofaune benthique (benne Hamon, tamisage 1 mm), la macrofaune et la mégafaune épigées (chalut à perche, maillage 4 mm) et la grande mégafaune épigée et les poissons associés (chalut à perche, maillage 20 mm). La modification des spécificités d'utilisation du chalut à perche (temps de traîne et maillage) a permis une analyse de l'épifaune stricte et également de la grande mégafaune (invertébrés et poissons) à plus grande dispersion.

2.3 2 1 Structure taxonomique

Macrofaune benthique

Sur les 14 stations échantillonnées au printemps 2001, 65 bennes Hamon ont été analysées renfermant un nombre total de 7 538 individus, appartenant à 188 espèces ou familles dont 81 de polychètes, 56 de crustacés, 32 de mollusques, 12 d'échinodermes, 6 de siponcles, 1 de cnidaires ; 4 taxons n'ont pas été déterminés précisément (chélicerate, phoronide, némerte, nématode ; figure 2.3 5). Ainsi, polychètes, crustacés et mollusques représentent 88 % des espèces de la macrofaune benthique rencontrées dans les bennes Hamon. Les organismes nageurs suprabenthiques (crevettes, mysidacés et euphausiacés) ont été exclus de l'étude. Par contre, les organismes endogés pouvant être considérés comme de la mégafaune ont été conservés car ils sont régulièrement présents dans les échantillonnages à la benne mais mal échantillonnés par le chalut à perche (oursins des sables : *Brissopsis lyrifera* et *Spatangus purpureus* et crustacés fouisseurs : *Alpheus glaber* et *Upogebia deltaura*).

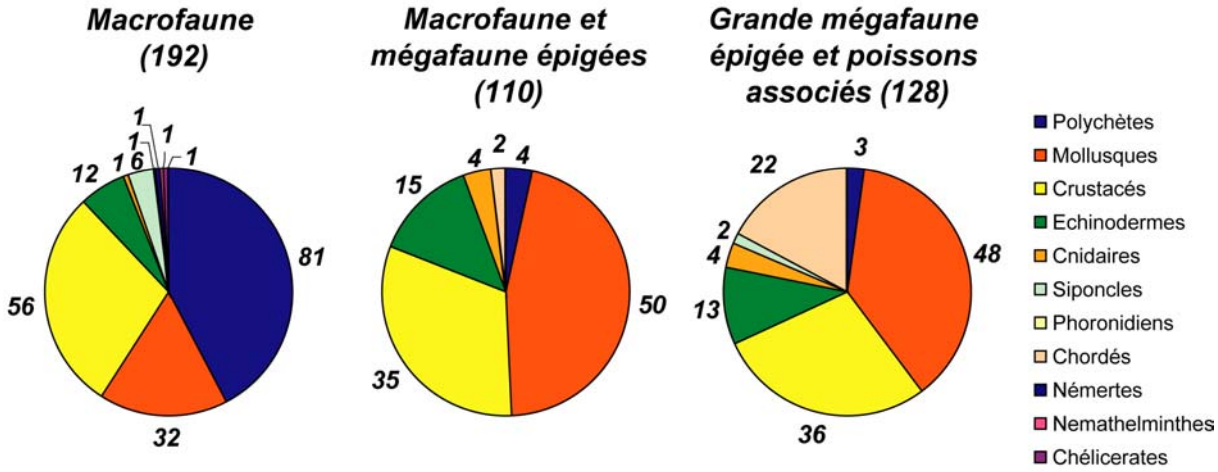


Figure 2.3 5 : Structure taxonomique de la faune identifiée lors des échantillonnages de juin 2001, le nombre de taxons est indiqué et le nombre total d'espèces est entre parenthèses.

Macrofaune et mégafaune épigées

L'emploi d'un chalut à perche de petit maillage (4 mm) a permis un échantillonnage de la grande macrofaune et de la mégafaune épibenthique sur une distance relativement conséquente (environ 600 m² par trait). La taille des échantillons permet de limiter le biais engendré par la grande dispersion de la mégafaune épigée mobile. Sur les 11 stations échantillonnées, 5 716 individus ont été recensés. Ceux-ci appartenaient à 110 espèces ou familles dont 45 % étaient des mollusques (50 espèces dont 26 de bivalves, 20 de gastropodes, 2 de céphalopodes, 1 de scaphopodes et 1 de polyplacophores), 32 % des crustacés (35 espèces), 14 % des échinodermes (15 espèces), ainsi que 4 espèces de cnidaires, 4 d'annélides et 2 de chordés (figure 2.3 5).

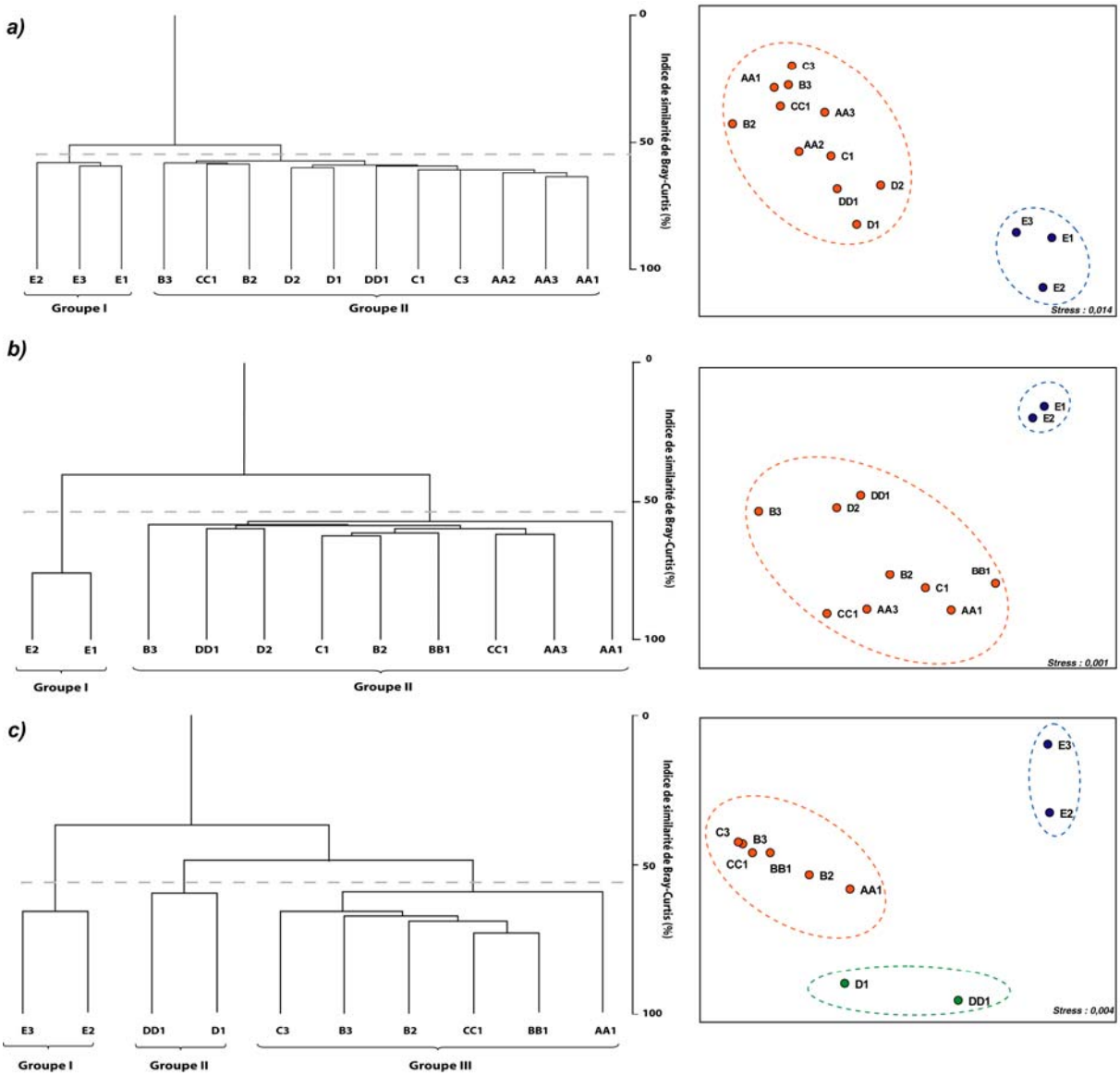
Grande mégafaune épigée et poissons associés

Bien que le chalut à perche de 2 m d'ouverture n'apporte qu'une vue parcellaire des peuplements d'ichtyofaune benthique, à cause notamment de la mobilité des individus face à l'engin (Wardle, 1993), les poissons capturés ont été inclus dans l'analyse pour déterminer les peuplements de la grande mégafaune benthique et de poissons benthiques associés (Jennings *et al*., 1999 ; Ellis *et al*., 2000 ; Callaway *et al*., 2002). Pour ce faire, les données obtenues avec 10 traits (couverture d'environ 2 500 m² par trait) de chaluts à perche de 20 mm de maillage ont été traitées. Un total de 128 espèces a

été récolté dont 21 de poissons (12 espèces benthiques et 9 démersales), 48 de mollusques, 36 de crustacés, 13 d'échinodermes, 4 de cnidaires, 3 de polychètes, 2 de siponcles et 1 d'ascidies correspondant à plus de 11 000 individus (figure 2.3 5).

2.3 2 2 Identification des groupes de stations et des unités de peuplements

Afin d'identifier les ressemblances au sein des peuplements des différentes stations et de permettre un premier regroupement de celles-ci, deux types d'analyses multivariées (CAH et MDS) ont été menées en parallèle sur les abondances des trois catégories faunistiques échantillonnées (figure 2.3 5). Dans ce sous-chapitre, les MDS ont été préférées aux AFC, très sensibles aux espèces rares, car les premiers axes de ces dernières n'expliquaient que peu la variance des données (inertie des axes souvent inférieure à 10 %) et ne discriminaient pas les groupes stations-espèces rassemblés au centre de la représentation graphique.



<u>Figure 2.3 6</u> : Dendrogrammes de la classification ascendante hiérarchique (CAH) et projections des deux premiers axes de l'analyse multidimentionnelle (MDS ; indice de Bray-Curtis) réalisés sur les abondances moyennes par station de la macrofaune benthique (a), de la macrofaune et de la mégafaune épigées (b), et de la grande mégafaune et des poissons associés (c).

Macrofaune benthique

Les analyses multivariées permettent de séparer deux groupes principaux de stations (I et II, figure 2.3 6 a) qui reflètent les différents types sédimentaires. En effet, le groupe I comprend les stations de sables fins biogènes (zone E), tandis que le groupe II associe les stations dont le taux de pélites est le plus important : vases sableuses (zone B), sables hétérogènes envasés (station CC1) et sables envasés. Une analyse de similarité (ANOSIM) a montré la significativité des deux groupes ($p < 0,05$). Néanmoins, au sein du groupe II, un clivage apparaît sur la CAH entre les stations B3, CC1 et B2 (les plus envasées) et les autres.

Macrofaune et mégafaune épigées

La classification ascendante hiérarchique et l'analyse multidimensionnelle réalisées sur les abondances de ces espèces ont permis de séparer comme précédemment les stations en deux groupes (ANOSIM ; $p < 0,05$; figure 2.3 6 b). Le premier est composé des deux stations de sables à alènes du large (zone E) et le second comprend les stations correspondant aux sables envasés (fins et hétérogènes) et aux vases sableuses de la Grande Vasière.

Grande mégafaune épigée et poissons benthiques et démersaux associés

La classification ascendante hiérarchique (figure 2.3 6 c) sépare trois grands groupes (ANOSIM, $p < 0,05$). Les peuplements des stations des sables à alènes sont une nouvelle fois significativement différents des autres. Une originalité par rapport aux deux autres catégories de peuplement apparaît ici, avec la dissociation des stations de la zone D par rapport aux autres zones de la Grande Vasière. Ces trois groupes se retrouvent sur la représentation graphique de la MDS.

Ainsi, cette première approche basée sur les abondances faunistiques met en évidence, pour les trois catégories faunistiques considérées, les différences existant entre les peuplements de sables fins biogènes de la marge externe du plateau continental du Golfe de Gascogne et ceux sablo-vaseux de la Grande Vasière. De plus, elle révèle une relative homogénéité au sein des peuplements de la Grande Vasière, à la fois pour la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon et pour la macrofaune et la mégafaune épigées collectées au chalut à perche, en dépit de différences sédimentaires. Des différences apparaissent au sein des communautés de la mégafaune épigée et des poissons associés, isolant les stations intermédiaires entre les peuplements du large et ceux de la Grande Vasière.

2.3 3 Descripteurs synthétiques des peuplements

2.3 3 1 Macrofaune benthique

La richesse spécifique, les abondances et les biomasses sont systématiquement les plus élevées pour les stations de sables fins biogènes du large (tableau 2.3 3). En effet, ces stations connaissent une diversité spécifique qui avoisine 100 pour 1,25 m² échantillonnés, des abondances de 1000 ind.m^{-2} et des biomasses d'environ 2 g PSLC.m^{-2}, avec une très grande hétérogénéité de ces dernières. Cette situation contraste avec celle des stations de vases sableuses (stations B) qui présentent les plus faibles richesses spécifiques (< 40), mais des abondances et des biomasses comparables à celles des stations de sables fins envasés (300 ind.m^{-2} et 1 g PSLC.m^{-2}). Les stations D apparaissent être une zone de

transition entre les peuplements de sables fins envasés et de sables à alènes avec des valeurs intermédiaires de diversité totale et d'abondance.

Tableau 2.3 3 : Nombre d'échantillons, richesse spécifique (moyenne et totale), indices de diversité, abondance totale (nb ind.m^{-2}) et biomasse totale (mg PSLC.m^{-2}) de la macrofaune benthique au sein des stations échantillonnées à la benne Hamon. SHV : sables hétérogènes envasés ; VS : vases sableuses ; FV : sables fins envasés ; SFB : sables fins biogènes.

	VS		SHV	FV								SFB		
	B2	B3	CC1	AA1	AA2	AA3	C1	C3	DD1	D1	D2	E1	E2	E3
Nombre de bennes	5	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5
Richesse spécifique moyenne (0,25 m²)	15,6	17,3	22,3	19,8	26,2	28,6	29,2	21,0	29,0	29,8	34,6	42,0	46,5	46,6
écart-type	*1,8*	*2,1*	*4,9*	*2,8*	*0,8*	*6,7*	*7,3*	*4,6*	*4,1*	*5,8*	*10,6*	*7,7*	*9,3*	*7,2*
Richesse spécifique totale	30	38	43	39	55	63	66	40	57	71	74	98	94	103
Indice de diversité														
Shannon-Weaver	4,16	4,06	4,49	4,76	4,88	4,88	5,03	4,13	4,80	4,71	4,48	3,98	4,98	5,09
Hill	92	83	129	168	189	190	221	89	176	160	128	77	210	235
Equitabilité	0,85	0,77	0,83	0,90	0,83	0,82	0,83	0,78	0,82	0,77	0,72	0,60	0,76	0,76
Abondance (nb ind.m^{-2})	162	213	222	160	314	317	306	180	339	407	566	1204	888	990
écart-type	*36,5*	*20,0*	*85,3*	*34,7*	*43,0*	*118,0*	*94,5*	*57,2*	*90,3*	*174,0*	*320,0*	*598,0*	*393,7*	*250,9*
Biomasse (mg PSLC.m^{-2})	1163	1117	1162	383	548	1139	1238	891	625	1138	1162	2862	1841	1812
écart-type	*837,5*	*630,3*	*337,0*	*97,3*	*184,6*	*486,3*	*531,9*	*832,9*	*154,0*	*990,5*	*750,4*	*2214,2*	*1995,4*	*2026,6*

La comparaison des abondances et des biomasses entre la Grande Vasière et la marge externe laisse apparaître des différences moyennes d'un facteur 3 pour les abondances et d'un facteur 2 pour les biomasses, pouvant atteindre 7 (entre AA1 et E1). Le peuplement des sables du large présente, en dépit de sa profondeur et de son éloignement de la côte, les plus fortes richesses spécifiques, abondances et biomasses.

Les indices de diversité de Shannon-Weaver et de Hill sont les plus élevés dans deux des trois stations de sables fins biogènes (E2 et E3) et une station de sables fins envasés de la Grande Vasière (C1 ; tableau 2.3 3). Ces indices présentent des valeurs voisines pour les autres stations de sables envasés de la Grande Vasière (indice de diversité de Shannon-Weaver entre 4,48 et 4,88 et de Hill entre 128 et 190) à l'exception de la station C3 et des stations de vases sableuses, où ces valeurs plus faibles (indice de diversité de Shannon-Weaver entre 4,06 et 4,13 et de Hill entre 83 et 92). La station E1 est singulière, malgré une diversité spécifique élevée, elle connaît les indices de diversité et l'équitabilité les plus faibles. L'équitabilité est, par contre, relativement homogène et élevée entre les différentes stations, puisque comprise entre 72 et 90 %. Ainsi, à l'exception de la station E1 où les *Ditrupa* (40 % de l'abondance totale) « écrasent » les autres espèces, il n'existe pas de dominance

mono-spécifique marquée au sein des peuplements de la macrofaune benthique de la Grande Vasière et de sa marge externe, en dépit de différences d'abondances. Ces valeurs d'indice de Shannon-Weaver supérieures à 4 avec des équitabilités supérieures à 0,7 révèlent des peuplements de macrofaune benthique en bonne santé et non perturbés (Afli et Glémarec, 2000).

2.3 3 2 Macrofaune et mégafaune épigées

A l'instar de la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon, la macrofaune et la mégafaune épigées, collectées au chalut à perche à petites mailles, connaissent les maxima de diversité, d'abondance et de biomasse pour les stations de sables fins biogènes du large (tableau 2.3 4). Les stations de la Grande Vasière sont caractérisées par un faible nombre d'espèces (de 12 à 49), une faible abondance totale (de 96 à 828 ind.1000 m^{-2}), (à l'exception de la station B3 avec une abondance de 1610 ind.1000 m^{-2}), et une faible biomasse (42 à 196 g. PS.1000 m^{-2}).

Les indices de diversité sont ici plus faibles que pour la macrofaune benthique échantillonnée à la benne et montrent une évolution croissante depuis les stations les plus côtières jusqu'à celles du large. L'équitabilité n'est jamais supérieure à 80 %.

Les valeurs d'indices de diversité des stations de la zone D sont proches de celles des stations de sables fins biogènes du large, alors que leurs abondances et biomasses les rapprochent des stations de la Grande Vasière. Ce résultat caractérise une nouvelle fois les stations D comme zone de transition.

Tableau 2.3 4 : Richesse spécifique, indices de diversité, abondance totale (nb ind. 1000 m^{-2}) et biomasse totale (g PS. 1000 m^{-2}) des stations échantillonnées au chalut à perche à petit maillage.

	AA1	AA3	BB1	B2	B3	CC1	C1	D2	DD1	E1	E2
Richesse spécifique totale	17	32	12	27	35	23	38	38	49	73	60
Indices de diversité											
Shannon	2,80	2,96	2,66	3,29	3,76	3,55	3,07	4,10	4,29	4,15	4,57
Hill	24	28	21	39	62	50	31	87	106	91	139
Equitabilité	0,69	0,59	0,74	0,69	0,73	0,79	0,59	0,78	0,77	0,67	0,77
Abondance (nb ind.1000 m^{-2})	96,1	210,9	284,2	297,0	1608,4	324,4	204,0	392,4	828,1	3333,7	1947,6
Biomasse (g PS.1000 m^{-2})	51,58	63,24	42,08	95,35	433,28	82,21	61,80	196,80	62,50	553,38	374,67

2.3 3 3 Grande mégafaune épigée et poissons benthiques et démersaux associés

A l'exception de la station AA1, la grande mégafaune épigée et les poissons associés des stations de la Grande Vasière présentent une distribution homogène avec une richesse spécifique de 19 à 47, des abondances comprises entre 100 et 237 individus.1000 m^{-2} et des biomasses moyennes

voisines de 150 g PS.1000 m^{-2} (tableau 2.3 5). Les stations du large se distinguent une nouvelle fois par leurs plus fortes abondances et biomasses (respectivement entre 778 et 1341 ind.1000 m^{-2} et entre 269 et 455 g PS.1000 m^{-2}).

Sur la Grande Vasière, les indices de diversité sont nettement plus faibles pour les stations des zones A et C (C ayant la plus faible équitabilité) par rapport à B et D, cette dernière montrant une continuité avec les peuplements du large.

Tableau 2.3 5 : Richesse spécifique, indices de diversité, abondance totale (nb ind.1000 m^{-2}) et biomasse totale (g PS.1000 m^{-2}) des stations échantillonnées au chalut à perche à maille de 20 mm.

	AA1	BB1	B2	B3	CC1	C3	D1	DD1	E2	E3
Richesse spécifique totale	12	21	28	19	23	19	30	47	51	62
Indices de diversité										
Shannon	2,88	3,41	3,43	3,13	2,80	2,30	4,00	4,03	4,41	4,48
Hill	26	44	45	33	24	14	79	81	119	128
Equitabilité	0,80	0,78	0,71	0,74	0,62	0,54	0,82	0,73	0,78	0,75
Abondance (nb ind.1000 m^{-2})	42, 8	90,4	119,7	154,6	193,7	102,9	195,6	237,3	778,9	1341,5
Biomasse (g PS.1000 m^{-2})	113,38	108,00	144,53	144,03	193,55	115,89	158,65	132,22	269,46	455,05

2.3 4 Analyse de la structure trophique des peuplements

2.3 4 1 Richesse spécifique

En terme de richesse spécifique, différents motifs de dominance apparaissent pour les ensembles faunistiques considérés (tableau 2.3 6). En effet, la macrofaune benthique essentiellement endogée est majoritairement dominée par les déposivores sélectifs, avec des co-dominances de déposivores non sélectifs (B2), de suspensivores (DD1) ou de suspensivores et de prédateurs (E1). Par contre, la macrofaune et la mégafaune épigées collectées au chalut à perche et les poissons sont très largement dominés par les prédateurs.

Un indice de présence des carnivores au sein du peuplement a été calculé. Il correspond à la somme du nombre d'espèces de carnivores (prédateurs et nécrophages) divisée par celle des espèces de consommateurs primaires, à savoir tous les autres compartiments. Pour la macrofaune benthique (benne Hamon), cet indice est voisin de 0,2 sur les stations de la Grande Vasière alors qu'il est proche de 0,4, pour les stations de sables du large. Cela traduit une forte dominance en terme de richesse spécifique des consommateurs primaires sur la Grande Vasière. Mais, cette dominance spécifique est moindre sur les peuplements les plus riches en espèces (zone E).

Cette dominance des consommateurs primaires s'inverse pour les deux autres catégories faunistiques considérées. Ainsi, pour l'épifaune, l'indice carnivores/consommateurs primaires est

inférieur à 2 pour les zones B, D et E et supérieur à 2 pour A et C (à l'exception de C1), ce qui reflète une plus forte diversité spécifique relative des carnivores dans ces deux dernières zones. Cette même tendance s'observe pour la grande mégafaune épigée et les poissons avec des valeurs de dominance des carnivores encore plus importantes pour les zones A et C (entre 3,8 et 11), liées essentiellement à la présence de poissons carnivores et à la faible représentation des invertébrés suspensivores présents sur les autres zones (tableau 2.3 6).

Tableau 2.3 6 : Richesses spécifiques au sein de chaque groupe trophique pour les différentes catégories faunistiques considérées et ratios carnivores/consommateurs primaires au sein du peuplement (les dominances apparaissent en gras et les ratios en italiques).

		AA1	**AA2**	**AA3**	**BB1**	**B2**	**B3**	**CC1**	**C1**	**C3**	**DD1**	**D1**	**D2**	**E1**	**E2**	**E3**
Macro-faune benthique	Prédateurs	6	7	7		6	5	7	10	5	8	13	13	**24**	23	19
	Nécrophages	0	2	4		1	0	2	3	0	3	7	5	5	3	7
	Détritivores	3	5	3		1	2	2	3	2	4	5	3	5	2	5
	Suspensivores	6	13	13		5	5	4	15	6	**18**	13	18	**25**	23	23
	Déposivores sélectifs	**17**	**18**	**27**		**8**	**16**	**19**	**24**	**17**	**16**	**22**	**24**	**27**	**32**	**36**
	Déposivores non sélectifs	7	10	9		**9**	10	8	10	10	8	11	10	11	9	11
	Microbrouteurs	0	0	0		0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1
	Carn/Cons I	*0,2*	*0,2*	*0,2*		*0,3*	*0,2*	*0,3*	*0,2*	*0,1*	*0,2*	*0,4*	*0,3*	*0,4*	*0,4*	*0,3*
Macro- et mégafaune benthique épigées	Prédateurs	**11**		**22**	**9**	**16**	**19**	**15**	**21**		**24**		**23**	**38**	**31**	
	Nécrophages	1		1	1	1	2	1	2		3		1	4	2	
	Détritivores	0		0	0	0	0	0	0		0		0	1	1	
	Suspensivores	4		8	1	9	10	4	12		18		10	20	19	
	Déposivores sélectifs	1		1	1	1	3	2	3		3		3	4	2	
	Déposivores non sélectifs	0		0	0	0	1	1	0		0		0	1	1	
	Microbrouteurs	0		0	0	0	0	0	0		1		1	5	4	
	Carn/Cons I	*2,4*		*2,6*	*5,0*	*1,7*	*1,5*	*2,3*	*1,5*		*1,7*		*1,2*	*1,4*	*1,2*	
Grande mégafaune épigée et poissons associés	Prédateurs	**11**			**18**	**20**	**12**	**18**		**15**	**30**	**19**			**29**	**38**
	Nécrophages	0			1	1	0	1		0	1	0			4	2
	Détritivores	0			0	0	0	0		0	0	0			0	0
	Suspensivores	0			0	4	4	2		1	13	8			13	16
	Déposivores sélectifs	1			2	2	2	2		2	1	1			0	1
	Déposivores non sélectifs	0			0	1	1	0		1	0	0			1	2
	Microbrouteurs	0			0	0	0	0		0	2	2			4	3
	Carn/Cons I	*11,0*			*9,5*	*3,0*	*1,7*	*4,8*		*3,8*	*1,7*	*1,7*			*1,8*	*1,8*

2.3 4 2 Abondance

Macrofaune benthique

La structure trophique de la macrofaune benthique de la Grande Vasière est relativement homogène. Aucun des groupes trophiques n'est majoritaire, néanmoins une dominance des déposivores sélectifs (40 %) et des déposivores non sélectifs est remarquable notamment pour les stations les plus envasées (B2 et B3) et la station C3 (30 % ; figure 2.3 7 a). Les prédateurs présentent des abondances voisines de 20 % tout comme les suspensivores. Les détritivores et les nécrophages sont très peu représentés (environ 10 %) et les microbrouteurs n'apparaissent que dans trois stations (1 %).

Une plus forte représentation des prédateurs (30 %) se rencontre chez les peuplements de sables fins biogènes du large, de même les suspensivores atteignent 50 % de l'abondance en E1 (avec la dominance de la Polychète *Ditrupa arietina*). Les deux groupes de déposivores sont beaucoup moins présents que sur la Grande Vasière (de 20 à 40 % de l'abondance totale).

Macrofaune et mégafaune épigées

En terme d'abondance, la structure trophique de l'épifaune est largement dominée par les prédateurs qui sont majoritaires dans toutes les stations à l'exception de celles de sables fins biogènes et de la station B3 (figure 2.3 7 b). En effet, ils constituent plus de 80 % de l'abondance pour 4 des 9 stations de la Grande Vasière (AA1, BB1, B2 et C1) et 55 à 70 % pour les cinq autres. Le groupe des suspensivores est ensuite le plus abondant, il atteint notamment 50 % en E1. Les autres groupes trophiques sont rencontrés en abondances inférieures à 10 %, sauf les déposivores sélectifs pour deux stations (B3 et CC1) et les nécrophages en E2.

Grande mégafaune épigée et poissons associés

La structure trophique de la grande mégafaune épigée et des poissons benthiques et démersaux est, elle aussi, très largement dominée par les prédateurs qui représentent de 75 à 97 % de l'abondance totale sur la Grande Vasière (figure 2.3 7 c). Cette dominance est légèrement moindre sur les sables fins du large (50 à 75 %), où les suspensivores sont recontrés à plus de 10 %, ainsi que sur la zone D de la Grande Vasière. La tendance inverse est observée pour les déposivores sélectifs qui ne sont trouvés que sur la Grande Vasière.

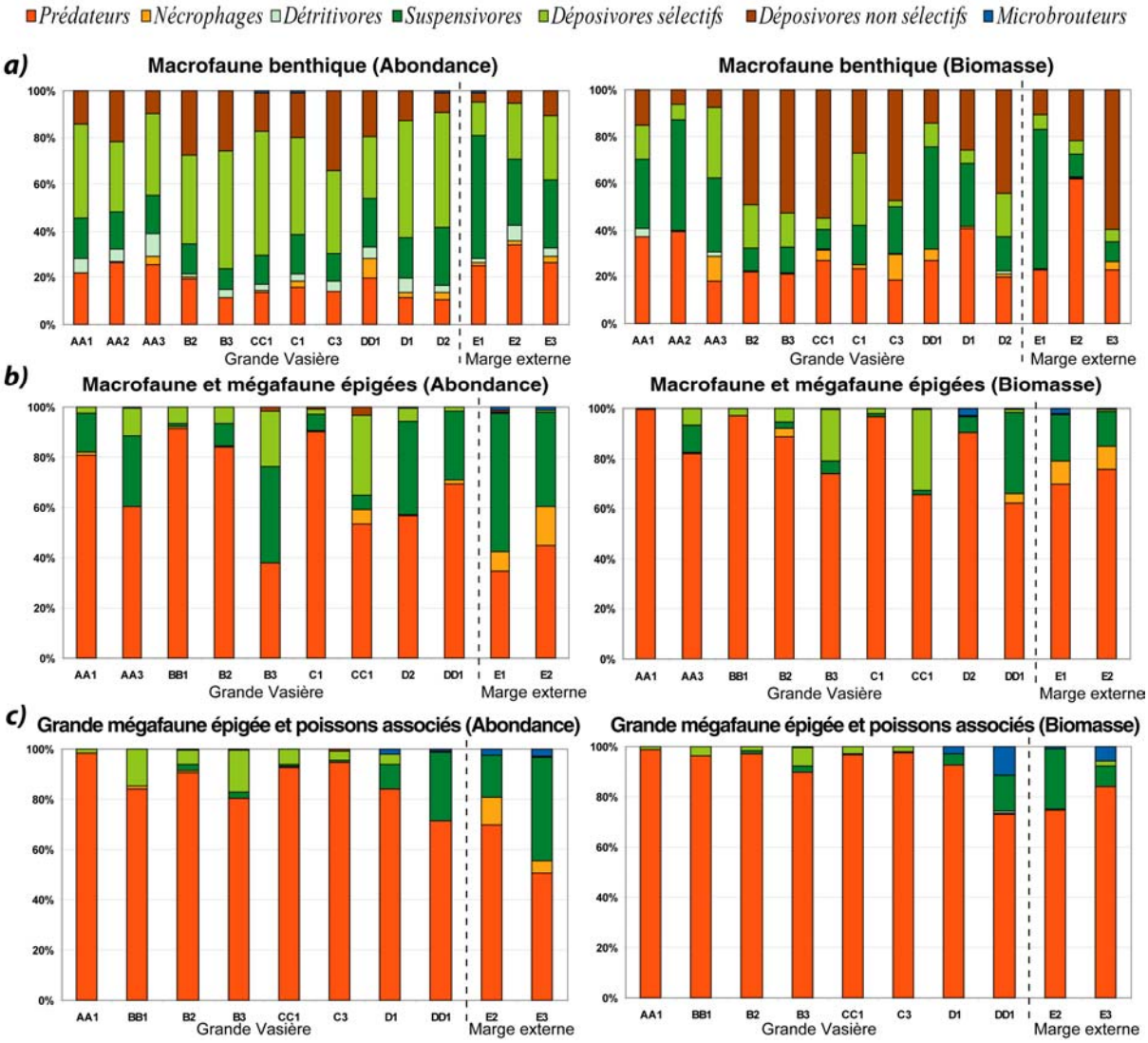


Figure 2.3 7 : Répartition en pourcentages des groupes trophiques en abondance et en biomasse pour la macrofaune benthique (a), la macrofaune et la mégafaune épigées (b) et la grande mégafaune épigée et les poissons démersaux et benthiques associés (c). Les pointillés marquent la séparation entre la Grande Vasière et la marge externe.

2.3 4 3 Biomasse

Macrofaune benthique

Pour la macrofaune benthique, la structure trophique en biomasse apparaît beaucoup plus hétérogène que celle en abondance (figure 2.3 7 a), notamment pour les stations de la zone E. La biomasse des déposivores non sélectifs domine et avoisine les 50 % sur les stations dont la fraction pélitique est supérieure à 25 %, c'est-à-dire en B2, B3 et CC1 (avec essentiellement la polychète *Dasybranchus gajolae*) et également en C3 (avec l'oursin *Brissopsis lyrifera*) et en E3 (avec le sipunculien *Onchnesoma steenstrupi*). Les prédateurs sont présents à hauteur de 40 % sur trois stations de la Grande Vasière en AA1, AA2 (avec la polychète *Nephtys caeca*) et en D1. De même, la biomasse des prédateurs est majoritaire en E2 (60 %). En dépit d'une forte abondance relative, les déposivores sélectifs montrent de faibles biomasses (de 5 à 30 %, généralement 15 %). Les

suspensivores dominent dans trois stations : AA2 et DD1 avec notamment le crustacé *Callianassa subterranea* et E1 avec le Serpulidae *Ditrupa arietina*. Les nécrophages ne représentent qu'une faible biomasse relative sauf en AA3 et C3 (10 %). Les détritivores et les microbrouteurs sont quasiment absents de la structure trophique en biomasse.

Macrofaune et mégafaune épigées

Les prédateurs montrent une très large dominance dans le peuplement épibenthique de la Grande Vasière avec plus de 80 % de la biomasse sur 6 des 8 stations ; sur les 2 autres (B3 et CC1), elle atteint 65 à 70 % et les déposivores sélectifs y représentent de 20 à 30 % (figure 2.3 7 b). La dominance des prédateurs est légèrement moindre en DD1 et en zone E (60 à 75 %) où elle est contrebalancée par la biomasse des suspensivores (15 à 30 %) et des nécrophages (5 à 10 %).

Grande mégafaune épigée et poissons associés

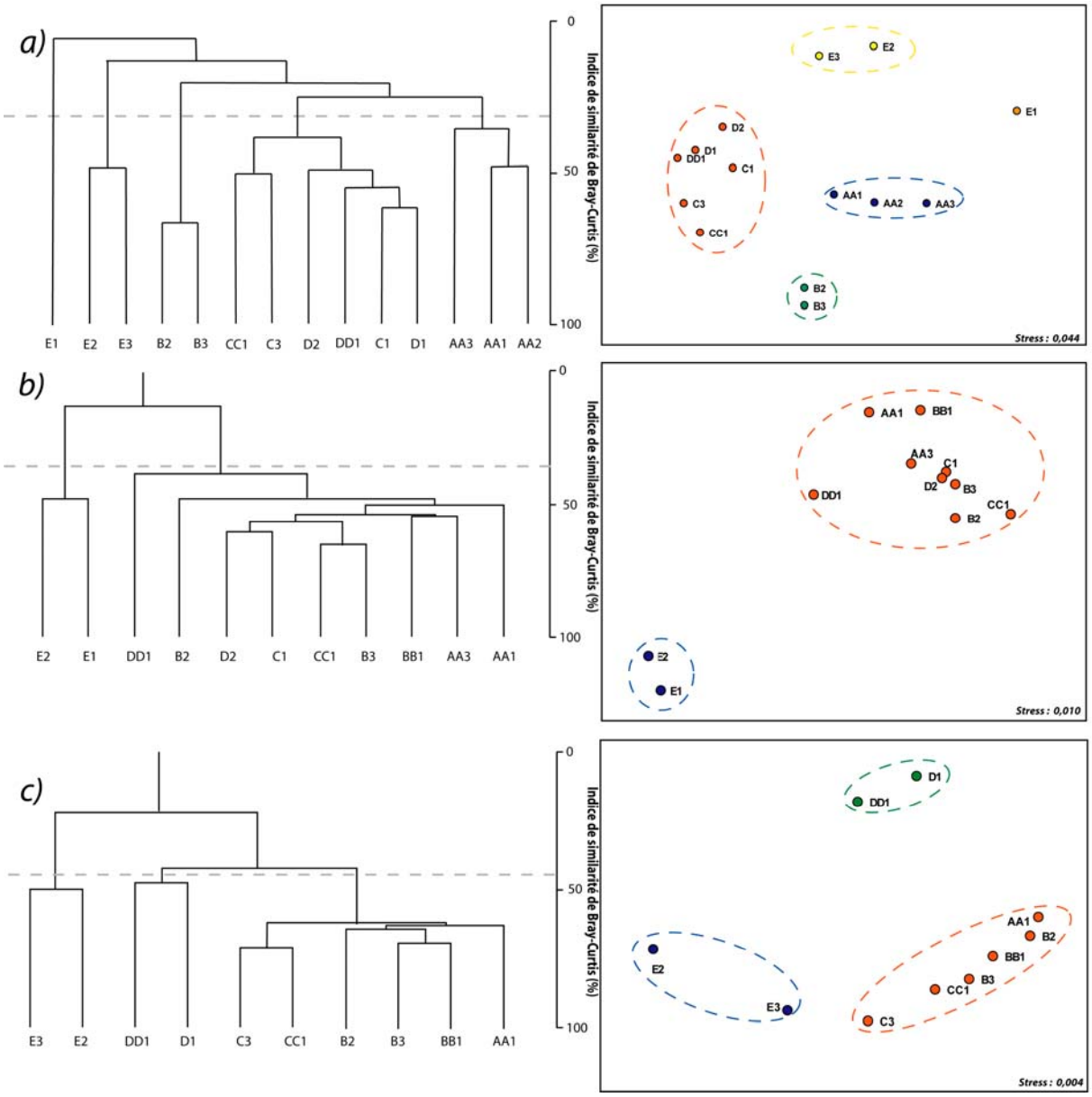
Sur la Grande Vasière, à l'exception de la station DD1, les prédateurs représentent plus de 90 % de la biomasse de la grande mégafaune épigée et des poissons associés (figure 2.3 6 c). Sur les sédiments les plus au large, ils constituent encore de 70 à 80 % de la biomasse totale, les suspensivores de 10 à 20 % et les microbrouteurs, à plus large répartition spatiale, jusqu'à 10 % de la biomasse totale (DD1).

2.3 5 Caractérisation générale des peuplements

Afin de mettre en évidence les espèces caractéristiques à la fois par leurs importances en biomasse et en abondance au sein des peuplements définis, les coefficients de dominance en biomasse et en abondance ont été calculés. L'utilisation de cet indice synthétique permet d'identifier les espèces les mieux représentées dans le peuplement considéré, à la fois en terme d'abondance et de biomasse.

Macrofaune benthique

La classification ascendante hiérarchique (ANOSIM, $p < 0,05$) et l'analyse multidimensionnelle réalisées sur les coefficients de dominance en biomasse et en abondance permettent de séparer cinq groupes différents (figure 2.3 8 a). Au sein de la Grande Vasière les stations des zones C et D se rassemblent alors que celles des zones A et B forment des groupes distincts. Sur la marge externe, les stations E2 et E3 apparaissent proches mais différentes de la station E1. Sur la base de ces analyses, des coefficients de dominance moyens ont été calculés par groupe (tableau 2.3 7).



<u>Figure 2.3 8</u> : Dendrogrammes de la classification ascendante hiérarchique et projections des deux premiers axes de l'analyse multidimensionnelle réalisés (indice de Bray-Curtis) sur les coefficients de dominance de la macrofaune benthique (a), de la macrofaune et mégafaune épigées (b) et de la grande mégafaune épigée et des poissons associés (c).

Sur les 16 espèces considérées comme dominantes ou importantes (tableau 2.3 7), la moitié est présente dans les cinq entités définies mais aucune ne montre une grande importance pour les cinq groupes. Les trois groupes de la Grande Vasière ont des compositions spécifiques proches mais des dominances différentes. Ainsi, la zone A de sables fins envasés connaît une co-dominance des polychètes *Lumbrineris impatiens* et *Nephtys caeca* (« leader ») avec *Aponuphis fauveli* comme espèce dominante. Sur la zone B, plus envasée, prédomine la polychète déposivore non-sélective *Dasybranchus gajolae*. Les polychètes *Terebellides stroemi* et *Nephtys caeca* ainsi que le crustacé fouisseur *Callianassa subterranea* sont également des composantes dominantes de ces sédiments de vases sableuses. Sur les sables fins envasés des zones C et D, l'espèce « leader » *Callianassa subterranea* est accompagnée des polychètes *Ampharete grubei* et *Nephtys caeca* et de l'oursin

Brissopsis lyrifera. Plus au large, la station E1 se singularise par l'écrasante dominance de la polychète Serpulidae *Ditrupa arietina*. Il s'agit ici d'un « vrai » peuplement de sables à alènes avec la présence à un degré moindre de la polychète *Aponuphis bilineata*. Enfin, les sables fins biogènes de la marge externe se caractérisent par leur espèce « leader » *Aponuphis bilineata*.

Tableau 2.3 7 : Coefficients de dominance (abondance x biomasse) moyens de la macrofaune benthique pour les cinq entités définies par les analyses multivariées. Les espèces « leaders » sont en rouge et encadrées, les espèces dominantes sont en rouge et les espèces importantes en jaune. Les coefficients de dominance supérieurs à 2 sont indiqués en gras.

Embranchement	Espèces	A	B	C et D	E1	E2 et E3
Polychète	***Lumbrineris impatiens***	**79,43**	**2,65**	**6,66**	**4,20**	**20,75**
Polychète	***Nephtys caeca***	**66,62**	**43,68**	**23,09**	1,93	1,94
Polychète	***Aponuphis fauveli***	**55,48**	**2,39**	1,62	0	0
Crustacé	***Callianassa subterranea***	**19,50**	**36,08**	**77,75**	0	0,29
Polychète	***Terebellides stroemi***	**14,00**	**44,83**	**6,16**	0,92	0,71
Polychète	***Glycera rouxii***	**9,67**	**10,56**	**6,23**	**2,74**	**4,21**
Echinoderme	***Amphiura filiformis***	**9,58**	0,13	0,43	0,00	**4,21**
Polychète	***Dasybranchus gajolae***	**8,45**	**511,61**	**10,26**	**25,60**	1,05
Polychète	***Owenia fusiformis***	**7,42**	0	0,14	0	0,16
Polychète	***Ampharete grubei***	**3,83**	**14,05**	**43,66**	**15,02**	**5,73**
Mollusque	***Nucula sulcata***	0,39	**13,18**	0,26	0,13	0,10
Echinoderme	***Brissopsis lyrifera***	**2,22**	**6,13**	**30,03**	0	0
Crustacé	***Ampelisca spinipes***	0,69	0,25	**10,12**	**2,79**	**13,30**
Polychète	***Ditrupa arietina***	0	0	0,16	**1333,08**	**15,09**
Polychète	***Aponuphis bilineata***	0	0	0,06	**63,58**	**93,09**
Polychète	***Auchenoplax crinita***	0	0	0,11	0,96	**5,26**

Espèce « leader » **Espèce dominante** **Espèce importante**

Macrofaune et mégafaune épigées

Les analyses statistiques discriminent deux principaux groupes de stations pour l'épifaune. Le premier correspond aux stations de la Grande Vasière et le second à celles de la marge externe (figure 2.3 8 b ; test ANOSIM, $p < 0,05$). Les coefficients de dominance indiquent une nette différenciation des deux groupes, puisque seulement deux espèces importantes (le crabe ubiquiste *Liocarcinus depurator* et le gastéropode *Turritella communis*) sont représentées dans les deux communautés (tableau 2.3 8). Sur la Grande Vasière, les crustacés prévalent avec l'espèce « leader » *Nephrops norvegicus*, avec comme autres espèces dominantes la galathée (*Munida rugosa*) et le crabe (*Liocarcinus depurator*) et espèces accessoires *Alpheus glaber*, *Goneplax rhomboïdes*, *Meiosquilla desmaresti*. Le peuplement de la marge externe montre une plus grande diversité taxonomique pour ses espèces dominantes avec les crustacés *Pagurus pridauxi* et *Inachus dorsettensis*, l'échinoderme *Ophiotrix fragilis* et le gastéropode *Scaphander lignarius*. Par contre, les espèces accessoires sont dominées par des échinodermes (*Porania pulvillus*, *Amphiura chajei*, *Ophiura texturata* et *Henricia sanguineolata*).

Tableau 2.3 8 : Coefficients de dominance (abondance x biomasse) de la macrofaune et de la mégafaune épigées pour les deux entités définies par les analyses multivariées. Les coefficients de dominance supérieurs à 2 sont indiqués en gras.

Embranchement	Espèces	« Grande Vasière »	Sables de la marge externe
Crustacé	***Nephrops norvegicus***	**251,36**	0,00
Crustacé	***Munida rugosa***	**170,29**	0,01
Crustacé	***Liocarcinus depurator***	**153,61**	**4,29**
Mollusque	***Nucula sulcata***	**95,30**	0,00
Crustacé	***Crangon allmanni***	**83,44**	0,01
Mollusque	***Turritella communis***	**36,49**	**17,05**
Crustacé	***Processa nouvelli***	**17,88**	0,00
Echinoderme	***Astropecten irregularis***	**12,84**	0,24
Crustacé	***Alpheus glaber***	**9,42**	0,00
Crustacé	***Goneplax rhomboides***	**6,36**	0,00
Crustacé	***Macropodia deflexa***	**4,04**	0,77
Crustacé	***Meiosquilla desmaresti***	**2,80**	0,00
Crustacé	***Pagurus pridauxi***	0,51	**97,71**
Echinoderme	***Ophiotrix fragilis***	0,00	**49,50**
Mollusque	***Scaphander lignarius***	0,00	**38,36**
Crustacé	***Inachus dorsettensis***	0,31	**22,42**
Cnidaire	***Adamsia palliata***	0,09	**19,56**
Echinoderme	***Porania pulvillus***	0,00	**15,49**
Echinoderme	***Amphiura chajei***	0,05	**13,01**
Echinoderme	***Ophiura texturata***	0,07	**11,98**
Echinoderme	***Henricia sanguinelata***	0,00	**9,77**
Crustacé	***Macropipus tuberculatus***	0,13	**4,15**
Echinoderme	***Leptometra celtica***	0,11	**2,97**

Espèce « leader » **Espèce dominante** **Espèce importante**

Grande mégafaune épigée et poissons associés

Basée sur les coefficients de dominance au sein de la grande mégafaune épigée et des poissons associés, la classification ascendante hiérarchique sépare trois groupes de stations : les stations des sables fins biogènes du large (zone E), les stations des zones A, B et C de la Grande Vasière et les stations D (ANOSIM, $p < 0,05$; figure 2.3 8 c).

Tableau 2.3 9 : Coefficients de dominance (abondance x biomasse) moyens de la grande mégafaune épigée et des poissons benthiques et démersaux associés pour les trois entités définies par les analyses multivariées. Les coefficients de dominance supérieurs à 2 sont indiqués en gras.

Embranchement	Espèces	A-B-C	D	E
Crustacé	***Munida rugosa***	**802,03**	**57,99**	0,20
Crustacé	***Nephrops norvegicus***	**498,05**	**23,24**	0,00
Crustacé	***Liocarcinus depurator***	**261,68**	**40,15**	**8,80**
Crustacé	***Goneplax rhomboides***	**39,05**	**29,46**	0,00
Poisson	***Microchirus variegatus***	**18,80**	**18,10**	0,16
Poisson	***Arnoglossus laterna***	**17,99**	**93,69**	0,01
Poisson	***Enchelyopsus cimbrius***	**17,48**	**5,16**	0,00
Poisson	***Lesueuriogobius friseii***	**14,69**	0,00	0,00
Mollusque	***Nucula sulcata***	**12,34**	0,00	0,00
Poisson	***Merluccius merluccius***	**7,47**	1,71	0,00
Crustacé	***Crangon allmanni***	**4,22**	0,10	0,00
Crustacé	***Alpheus glaber***	**3,39**	1,03	0,00
Poisson	***Solea vulgaris***	**2,67**	0,00	0,00
Poisson	***Eutriglia gurnardus***	1,46	**3,61**	0,00
Echinoderme	***Astropecten irregularis***	0,00	**321,61**	0,83
Crustacé	***Macropodia deflexa***	0,13	**20,62**	**11,14**
Mollusque	***Turritella communis***	0,02	**19,73**	1,09
Mollusque	***Scalpellum scalpellum***	0,00	**11,69**	**2,44**
Mollusque	***Calliostoma granulatum***	0,00	**3,03**	**2,05**
Crustacé	***Inachus dorsettensis***	0,00	0,13	**115,04**
Mollusque	***Scaphander lignarius***	0,00	0,00	**40,50**
Crustacé	***Pagurus pridauxi***	0,71	0,00	**32,03**
Crustacé	***Atelecyclus rotundatus***	0,00	0,01	**29,52**
Echinoderme	***Porania pulvillus***	0,00	1,27	**13,71**
Crustacé	***Macropipus tuberculatus***	0,00	0,78	**12,13**
Crustacé	***Ebalia tuberosa***	0,00	0,00	**11,03**
Mollusque	***Chlamys tigerina***	0,00	0,00	**10,94**
Echinoderme	***Henricia sanguinelota***	0,00	0,02	**8,92**
Echinoderme	***Leptometra celtica***	0,00	0,06	**8,33**
Poisson	***Arnoglossus imperialis***	0,00	0,00	**5,44**
Echinoderme	***Ophiura texturata***	0,00	0,18	**5,24**
Echinoderme	***Ophotrix fragilis***	0,00	0,01	**4,56**
Poisson	***Callionymus maculatus***	0,18	0,10	**2,35**

Espèce « leader » **Espèce dominante** **Espèce importante**

En plus des crustacés caractéristiques de la Grande Vasière (*Munida rugosa*, *Nephrops norvegicus*, *Liocarcinus depurator* et *Goneplax rhomboides*), des poissons benthiques (*Microchirus variegatus*, *Arnoglossus laterna*) et démersaux (*Enchelyopsus cimbrius*, *Lesueuriogobius friseii* et les juvéniles de *Merluccius merluccius*) caractérisent la communauté de la grande mégafaune. Sur la marge externe, du fait de la diversité spécifique et des abondances élevées, peu de poissons apparaissent dans les espèces principales. Ce peuplement est dominé par le crabe *Inachus dorsettensis* rencontré en fortes abondances. Il est accompagné de deux autres crustacés, le crabe *Atelecyclus rotundatus* et le pagure *Pagurus pridauxi* et d'un gastéropode (*Scaphander lignarius*). La zone D présente un faciès de transition entre le peuplement de la Grande Vasière et celui de la marge externe. En effet, le peuplement de cette zone partage des espèces avec les deux peuplements adjacents qui, n'ont entre eux, qu'une seule espèce commune importante en dominance, le crabe ubiquiste *Liocarcinus depurator* (tableau 2.3 9). Outre le contingent d'espèces qu'elle possède en commun avec les zones A, B et C, la zone D se différencie par son espèce « leader », l'étoile de mer *Astropecten irregularis*.

2.3 6 Synthèse-Discussion-Conclusion

A la différence d'autres écosystèmes côtiers du Golfe de Gascogne qui ont déjà été étudiés en détails (Hily, 1976 ; Glémarec *et al.*, 1986 ; Le Bris, 1988 ; Hily et Glémarec, 1990 ; Afli, 1999), l'étage circalittoral du large restait encore méconnu du point de vue quantitatif. Cette première caractérisation quantitative des peuplements benthiques de la Grande Vasière et de sa marge externe a permis de mesurer leurs principaux descripteurs synthétiques et de définir les structures taxonomiques et trophiques des peuplements benthiques endogés et épigés et des poissons benthiques et démersaux qui leurs sont associés.

2.3 6 1 Le sédiment

Basé sur les cartes sédimentaires existantes, le protocole d'échantillonnage prévoyait une analyse de trois types sédimentaires : les vases sableuses (théoriquement les zones A et B), les sables vaseux (zones C et D) et les sables fins biogènes (zone E). Or, quatre types sédimentaires ont été collectés : les trois types prévus et une station (CC1) de sables hétérogènes envasés. Un sédiment différent de celui attendu a été trouvé sur cinq des quinze stations échantillonnées. Les trois stations de la zone A ainsi que BB1 ont une couverture sédimentaire de sables fins envasés alors qu'une vase sableuse était attendue (Glémarec, 1969). Plus généralement, les stations échantillonnées étaient principalement recouvertes de sables fins envasés (9 stations sur un total de 15). Ces observations corroborent les résultats obtenus dans la partie 2.2 « évolution à long terme des peuplements benthiques » qui témoignent d'une tendance à l'ensablement par des sables fins et à la diminution du taux de pélites. Ils constituent un argument supplémentaire confirmant la tendance à l'homogénéisation sédimentaire des fonds de la partie centrale de la Grand Vasière.

Sur la Grande Vasière, une relation linéaire croissante entre les taux de pélites et les teneurs en matière organique du sédiment est mise en évidence. La matière organique montre un profil d'appauvrissement des stations les plus vaseuses (zone B) aux stations les moins envasées et les plus au large (zone D). Cela reflète à la fois la quantité des apports issus de la sédimentation liée à l'influence des panaches fluviaux, plus importante à la côte qu'au large (Loyer, 2001), et les régimes hydrodynamiques de la Grande Vasière qui permettent la sédimentation des particules fines organiques et minérales. Les sédiments des stations de sables fins biogènes les plus au large possèdent des teneurs en matière organique relativement élevées en dépit de leur faible fraction pélitique et de leur éloignement de la côte. Ces fortes teneurs en matière organique peuvent s'expliquer par deux hypothèses qui ne s'excluent pas : soit la matière organique est moins utilisée par les organismes (mais cette hypothèse semble peu vraisemblable compte-tenu des fortes biomasses benthiques), soit plus probablement, ces fortes valeurs trahissent l'existence de phénomènes d'enrichissement en matière organique autres que ceux alimentant la partie centrale de la Grande Vasière. Cet enrichissement pourrait être lié à la sédimentation de blooms phytoplanctoniques produits au niveau de la pente du talus continental (Lampert *et al*., 2002).

2.3 6 2 Les entités biosédimentaires

Afin de décrire quantitativement les entités biosédimentaires décrites qualitativement sur le plateau continental Nord Gascogne dans la partie 2.2, les stations d'échantillonnage de la macrofaune benthique ont été replacées dans leur contexte biosédimentaire. Néanmoins, la comparaison directe des résultats entre ces deux études est rendue délicate par l'emploi d'engins et de mailles de tamisage différents. Nous avons ainsi défini cinq entités différentes parmi nos stations d'échantillonnage :

- **les sables fins envasés à *Nephtys caeca, Aponuphis fauveli* et *Lumbrineris impatiens*** au voisinage de l'isobathe des 100 m (zone A), avec de forts indices de Shannon-Weaver et de fortes équitabilités traduisant une représentation équilibrée des différentes espèces au sein de cette communauté. Les biomasses (biomasse moyenne 690 mg PSLC.m^{-2}) et les abondances (263 ind.m^{-2}) sont très hétérogènes entre les différentes stations et par rapport aux autres stations de sables fins envasés.

- **les vases sableuses à *Nucula sulcata* et *Dasybranchus gajolae*** (zone B), ces derniers étant très dominants, représentent le faciès le plus envasé des peuplements à *Terebellides*. La polychète endogée *Nephtys caeca* et le crustacé terricole *Callianassa subterranea* présentent également de forts coefficients de dominance. Ce peuplement connaît les plus faibles richesses spécifiques (16,5 espèces pour 0,25 m^{-2}), indices de diversité et abondance totales (188 ind.m^{-2}) alors que sa biomasse totale est dans la moyenne des autres peuplements de la Grande Vasière (1140 mg PSLC.m^{-2}).

- **les sables fins envasés à *Ampharete grubei* et *Nephtys caeca***, les plus profonds de la partie centrale de la Grande Vasière (114-129 m). Les sables fins envasés des zones C et D diffèrent de ceux de la zone A par la dominance moindre des polychètes *Lumbrineris impatiens* et *Aponuphis fauveli*. A l'inverse, une présence plus élevée d'animaux fouisseurs de plus grande taille est observée (*Callianassa subterannea* et *Brissopsis lyrifera*) ainsi que celle de l'amphipode suspensivore *Ampelisca spinipes*. Ce peuplement se distingue des deux peuplements précédents par sa plus forte richesse spécifique (27,7 taxons pour 0,25 m^{-2}) et son abondance (337 ind.m^{-2}), notamment pour la zone D. La biomasse y est très proche de 1 g PSLC.m^{-2}.

- la station E1 de **sables fins biogènes** qui se singularise par l'ultra dominance des **alènes** (*Ditrupa arietina* ; 40 % de l'abondance et 31 % de la biomasse) qui contraignent fortement les indices de diversité et l'équitabilité. Ceux-ci en dépit d'une richesse spécifique élevée, sont les plus faibles de toutes les stations échantillonnées. De plus, cette station est celle dont l'abondance (1204 ind.m^{-2}) et la biomasse (2862 mg PSLC.m^{-2}) sont les plus fortes de l'étage circalittoral du large.

- le peuplement de **sables fins biogènes de la marge externe à *Aponuphis bilineata*** (stations E2 et E3)**,** est le plus diversifié avec 46,5 espèces pour 0,25 m^{-2} et possède les plus forts indices de diversité de Shannon-Weaver (voisins de 5) en dépit d'une modeste équitabilité (0,76). Il se caractérise également par de fortes abondance (840 ind.m^{-2}) et biomasse (1827 mg PSLC.m^{-2}) totales.

2.3 6 3 Variabilité spatiale des peuplements benthiques

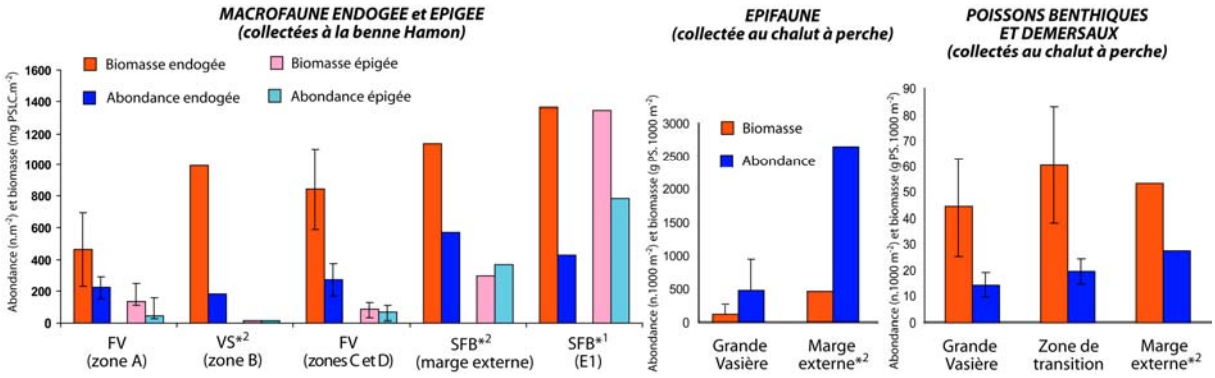
Macrofaune benthique

Sur la Grande Vasière, en dépit de différents types sédimentaires, un pool d'espèces est commun à toutes les stations. Cinq espèces montrent en effet des fortes dominances au sein des trois peuplements définis sur la partie centrale de la Grande Vasière : les polychètes carnivores *Nephtys*

caeca et *Glycera rouxii*, déposivores *Terebellides stroemi* et *Dasybranchus gajolae* ainsi que le crustacé terricole *Callianassa subterannea*. Toutefois, la distinction de ces peuplements est possible par leurs abondances et biomasses différentes ainsi que par la présence d'espèces associées différentes. La présence et la dominance de ces espèces dans plusieurs entités sédimentaires est le reflet d'une certaine homogénéité des peuplements à l'échelle de la Grande Vasière. Néanmoins, aucune comparaison avec des données quantitatives antérieures n'est possible, ce qui ne permet pas d'interpréter l'évolution temporelle du système.

La comparaison des abondances et des biomasses d'autres écosystèmes proches, soit en milieu côtier dans le Golfe de Gascogne, soit en Mer du Nord, révèle le caractère pauvre des peuplements du circalittoral du large du Golfe de Gascogne (tableau 2.3 10). En effet, pour un même type sédimentaire, les valeurs de biomasse et d'abondance de la macrofaune sont nettement plus faibles pour la Grande Vasière que pour les autres écosystèmes. Cependant, nos valeurs de biomasse sont dans la gamme de celles estimées par Chassé et Glémarec (1976) pour le circalittoral du large du Golfe de Gascogne. Ces auteurs associent la biomasse de la macrofaune benthique à la stabilité du sédiment, à son oxygénation (fonction de la taille des particules sédimentaires) et à la présence des producteurs primaires (dépendante de la profondeur).

Au sein de la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon, les individus appartenant à l'endofaune et ceux de l'épifaune ont été dissociés (figure 2.3 9). Sur la Grande Vasière, une contribution relativement faible de l'épifaune aux biomasses et abondances globales de la macrofaune est mesurée. A l'inverse, à la station E1, l'épifaune et l'endofaune ont des biomasses comparables et l'épifaune est plus abondante.



<u>Figure 2.3 9</u> : Synthèse des valeurs de biomasses et d'abondances (moyennes ± écarts types) des différentes communautés décrites sur la Grande Vasière et sa marge externe (*[1] une seule station, *[2] deux stations).

La richesse spécifique des peuplements benthiques de la marge externe est liée à la structure de leur habitat. La composition en débris coquilliers des sables fins biogènes du large permet la fixation de l'épifaune sessile notamment des bivalves fixés (Hily et Le Foll, 1990), des bryozoaires et de la faune qui leur est associée (amphipodes, nudibranches). Ceci est impossible sur les sables fins envasés de la Grande Vasière dépourvus de substrats durs autorisant la fixation. De plus, la complexité de ces structures biogènes, avec notamment la présence en grand nombre de tubes d'alènes morts et vivants, offre de nombreux micro-habitats. Une analogie peut être faite avec d'autres substrats biogènes très riches comme les fonds de maerl (Barbera *et al.*, 2003) ou les fonds coquilliers de la rade de Brest (fonds à crépidules - *Chlamys varia* ; Thouzeau *et al.*, 2000). Ainsi, la présence de substrats

de fixation et la complexité de l'habitat, toutes deux liées à la présence des débris coquilliers, augmentent le nombre de niches écologiques et la diversité spécifique rencontrée sur les sables fins biogènes du large.

Tableau 2.3 10 : Comparaison des abondances et biomasses de la macrofaune benthique d'écosystèmes côtiers du Golfe de Gascogne, de la Mer du Nord et d'écosystèmes proches. En gras, les valeurs mesurées au cours de cette étude ; *[1] : une seule station échantillonnée ; *[2] : tamisage sur 0,5 mm. VS : vases sableuses ; FV : sables fins envasés, SFB : sables fins biogènes.

Type sédimentaire	Profondeur (m)	Abondance (ind.m^{-2})	Biomasse (g PSLC.m^{-2})	Localisation	Référence
VS	2-4	1 530-3 250	7,6-16,4	Rade de Brest	Grall, 2002
VS	7	5 350	15	Rade de Brest	Guillou et Hily, 1983
VS	1-35	-	27	Pertuis	Hily, 1976
VS	5-20	3 500	3	Rade de Lorient	Le Bris, 1988
VS	5-30	1 300	15	Baie de Vilaine	Le Bris, 1988
VS	40	3 500	13,5	Frisian Front	Dauwe *et al.*, 1998*[2]
VS	80	800-1000	4,0	Northumberland	Buchanan et Warwick, 1974*[2]
VS	70-150	-	1-4	Golfe de Gascogne	Chassé et Glémarec, 1976
VS	110	**188**	**1,1**	Grande Vasière	Présente étude
VS-FV	120-160	471	9	Fladden Ground	De Wilde *et al.*, 1986
FV	5-20	3 500	20	Rade de Lorient	Le Bris, 1988
FV	2-33	-	11-23	Pertuis	Hily, 1976
FV	5-30	400	1	Baie de Vilaine	Le Bris, 1988
FV	4-50	-	6	Sud de Mer du Nord	Creutzberg *et al.*, 1984
FV	11-40	119	-	Mer d'Iroise	Raffin, 2003
FV	25-50	-	12	Mer du Nord	Duineveld *et al.*, 1991
FV	30-50	1 995	12	Sud de Mer du Nord	Künitzer *et al.*, 1992
FV	47-68	693-1 063	-	Dogger Bank	Wieking et Kröncke, 2003
FV	50-100	-	6	Mer du Nord	Duineveld *et al*., 1991
FV	70-100	1 224	7	Centre de Mer du Nord	Künitzer *et al*., 1992
FV	70-150	-	1-4	Golfe de Gascogne	Chassé et Glémarec, 1976
FV	100	**263**	**0,7**	Grande Vasière	Présente étude
FV	120	**337**	**1,0**	Grande Vasière	Présente étude
FV	100-200	2 863	3,5	Nord Mer du Nord	Künitzer *et al*., 1992
SHV	0-37	-	1-55	Pertuis	Hily, 1976
SHV	5-20	5 000	15	Rade de Lorient	Le Bris, 1988
SHV	5-30	850	5	Baie de Vilaine	Le Bris, 1988
SHV	116	**222*[1]**	**1,2*[1]**	Grande Vasière	Présente étude
SFB	145-150	**840–1 200**	**1,8-2,9**	Marge externe	Présente étude

La biomasse rencontrée sur la marge externe est également beaucoup plus grande que celle collectée sur la Grande Vasière, d'un facteur deux à trois. Cette forte biomasse alliée au fort taux relatif de matière organique par rapport au taux de pélites laisse supposer l'existence d'apports trophiques autres que ceux alimentant la Grande Vasière. Ces apports sont probablement liés à la production phytoplanctonique générée au niveau des accores, production qui viendrait alimenter la marge externe. En effet, la présence du talus le long du plateau continental engendre des phénomènes physico-chimiques particuliers. Le long de la côte cantabrique, le courant de pente entraîne des fronts de convergence à la limite des eaux stratifiées et de la zone homogène du plateau. Ces fronts peuvent

être à l'origine de blooms de petits flagellés (Varela, 1996). Le long du plateau continental atlantique, les ondes internes de marée induisent un flux vertical de sels nutritifs vers les couches de surface qui peut ponctuellement favoriser la production phytoplanctonique (Holligan et Groom, 1986). Dans le Golfe de Gascogne, Lampert *et al.* (2002) ont montré que les ondes internes au niveau du talus pouvaient apporter des quantités suffisantes de sels nutritifs pour favoriser un bloom de coccolithophoridés.

Epifaune et poissons associés

En général, les chaluts ont une efficacité de capture faible de l'ordre de 30 % (Edwards et Steele, 1968) limitant leur utilité dans les estimations quantitatives des communautés d'épifaune. Or, Rogers et Lockwood (1989) ont montré qu'un chalut à perche de 2 m modifié par l'ajout d'un tapis de chaînes présentait une efficacité d'échantillonnage très supérieure, approchant les 100 % pour certaines espèces. C'est ce type de chalut qui a été utilisé au cours de cette étude. Bien que le chalut à perche ne soit pas un échantillonneur quantitatif *sensu stricto*, il demeure le seul capable de collecter la mégafaune épigée mobile à large dispersion (commune sur la Grande Vasière) et d'intégrer l'hétérogénéité spatiale du sédiment à micro-échelle (Frauenheim *et al.*, 1989). Ainsi, le chalutage de l'épifaune a l'avantage de fournir un échantillonnage intégré sur une surface en adéquation avec la distribution de la mégafaune épigée rare, à la différence des échantillons ponctuels obtenus par benne (Mc Intyre, 1978). Le chalut à perche de faible ouverture horizontale a été utilisé pour déterminer la distribution, la composition et la diversité spécifique des assemblages de l'épifaune autour des îles britanniques (Rees *et al.*, 1999 ; Ellis *et al.*, 2000) et en Mer du Nord (Jennings *et al.*, 1999 ; Callaway *et al.*, 2002). De plus, les moyens techniques actuels permettent de connaître de manière relativement précise les surfaces de trait parcourues par le chalut (capteurs de tension sur la fune, positionnement GPS). En revanche, une incertitude inhérente à la performance du chalut sur le fond demeure.

Sur le plateau continental Nord Gascogne, deux peuplements différents de l'épifaune, tant du point de vue de la composition faunistique que des abondances et des biomasses, ont été mis en évidence. Le premier peuplement correspond aux sables envasés de la Grande Vasière, dominés par les crustacés mobiles (*Nephrops norvegicus*, *Munida rugosa* et *Liocarcinus depurator*). Le second, plus au large sur les sables fins biogènes, est dominé à la fois par un crustacé (*Pagurus pridauxi*), un échinoderme (*Ophiotrix fragilis*) et un mollusque gastéropode (*Scaphander lignarius*). L'épifaune s'enrichit en diversité spécifique, en abondance et en biomasse de la Grande Vasière vers le large (figure 2.3 9). Ces changements au sein de l'épifaune sont concomitants de ceux observés pour l'endofaune sur le plateau continental Nord Gascogne. Ces résultats sont en accord avec ceux observés par Ellis *et al*. (2000) autour des îles britanniques et Callaway *et al*. (2002) en Mer du Nord, qui relient ces changements à la nature sédimentaire. En effet, même si la relation est plus clairement établie entre l'endofaune et le sédiment, l'épifaune est également contrainte par la taille, l'hétérogénéité et la complexité du sédiment. Ainsi, Rogers *et al.* (1998) et Rees *et al*. (1999) rapportent une plus faible diversité spécifique de l'épifaune dans les sables uniformes du Sud-Est de la Mer du Nord, en comparaison de ceux de la Manche et ceux de la côte Ouest du Royaume-Uni, où la diversité plus importante est liée à un substrat plus grossier. Ce dernier facilite notamment la fixation des espèces sessiles (Thouzeau, 1989 ; Hily et Le Foll, 1990 ; Thouzeau *et al*., 1991 ; Rees *et al*., 1999). Cependant, seules deux communautés distinctes de l'épifaune, une sur les sables fins envasés de la

Grande Vasière et l'autre sur les sables fins biogènes du large, sont séparées par l'analyse statistique contre cinq pour l'endofaune.

Les chaluts à perche ont initialement été développés pour la capture des poissons plats (Ellis *et al.*, 2000). Les chaluts à perche de petite taille utilisés dans les études d'assemblages de l'épifaune et des poissons sont sujets à des biais dans l'échantillonnage des poissons. Ces erreurs sont liées aux spécifications techniques des engins (largeur de la perche, ouverture verticale du chalut, taille des mailles, présence de chaînes), aux capacités d'évitement des poissons, aux conditions hydrologiques et météorologiques pendant l'échantillonnage, à la nature du sédiment et à la vitesse de chalutage (revue dans Lindeboom et de Groot, 1998). Ainsi, l'efficacité réelle de capture d'un tel engin est difficile à évaluer. Les abondances et les biomasses des invertébrés les plus mobiles, de ceux pouvant s'enfouir et celles des poisons benthiques et démersaux sont ainsi souvent sous-estimées (Lindeboom et de Groot, 1998).

Les poissons échantillonnés avec ce chalut à perche sont des espèces de petite taille (*Lesueuriogobius friseii*, *Arnoglossus* sp., *Microchirus variegatus*) et des juvéniles (*Merluccius merluccius*, *Lophius piscatorius*). Par rapport à l'épifaune, les poissons échantillonnés représentent des biomasses du même ordre de grandeur mais des abondances bien inférieures (figure 2.3 9), induisant des coefficients d'Abondance x Biomasse moyens. Sur la Grande Vasière et sa marge externe, trois assemblages de la mégafaune épigée et des poissons associés sont mis en évidence.

Le premier assemblage, dans la partie centrale de la Grande Vasière, est largement dominé par les crustacés mobiles de l'épifaune. Cette dominance des crustacés décapodes de la mégafaune benthique a déjà été observée sur de nombreux plateaux continentaux en Atlantique dont le Golfe de Gascogne (Lagardère, 1977; Olaso, 1990; Farina *et al.*, 1997). Les poissons qui lui sont associés sont des poissons plats (*Microchirus variegatus*, *Arnoglossus laterna* et *Solea vulgaris*) ou démersaux (*Enchelyopsus cimbrius*, *Lesueuriogobius friseii* et *Merluccius merluccius*). Cet assemblage correspond à deux de ceux mis en évidence par Souissi *et al.* (2001) à partir de données issues de chaluts à panneaux. Un deuxième assemblage, sur la marge externe, se caractérise par la forte dominance de deux espèces seulement, *Arnoglossus imperialis* et *Callionymus maculatus*. Enfin, le dernier assemblage correspond à une transition entre les deux premiers et présente des espèces communes aux deux.

La vision de l'ichtyofaune benthique et démersale apportée par ce type d'engin n'est que parcellaire. Afin de connaître ce peuplement, il est nécessaire de coupler ces estimations de poissons avec celles obtenues à partir d'autres types de chalut à perche de grande ouverture et de chaluts à panneaux.

2.3 6 4 Structure trophique et fonctionnement

Les espèces collectées par les trois échantillonneurs ont été regroupées suivant leur appartenance à l'endofaune, l'épifaune ou l'ichtyofaune (figure 2.3 10). Sur la Grande Vasière, l'endofaune représente l'essentiel de la biomasse (83 % du total), elle est composée à 80 % de consommateurs primaires. L'épifaune (14 % de la biomasse totale) est dominée par les prédateurs, seulement 2 % de la biomasse totale collectée est composée de l'ichtyofaune. Sur la marge externe une organisation différente est mise en évidence, l'endofaune a une biomasse comparable à celle de la Grande Vasière mais elle ne constitue que 53 % de la biomasse totale (avec 30 % de prédateurs).

L'épifaune est très abondante sur la marge externe (46 % de la biomasse totale), les poissons ne représentent qu'environ 1 % de la biomasse totale collectée.

La macrofaune endogée de la Grande Vasière est relativement homogène au sein d'un peuplement. Elle est essentiellement constituée de trois groupes trophiques de consommateurs primaires : les déposivores sélectifs, les déposivores non-sélectifs et les suspensivores ainsi que du groupe des prédateurs qui ne représente généralement pas plus de 30 à 40 % de la biomasse totale. Les maxima de biomasse relative des déposivores sont mesurés sur les sédiments les plus riches en pélites, le taux de particules fines pouvant contrôler les peuplements de déposivores (Sanders, 1958 ; Fauchald et Jumars, 1979).

La structure trophique des peuplements de macrofaune de la marge externe est plus hétérogène puisque, en fonction des stations, les suspensivores (E1), les prédateurs (E2) ou les déposivores non-sélectifs (E3) représentent tour à tour plus de 60 % de la biomasse.

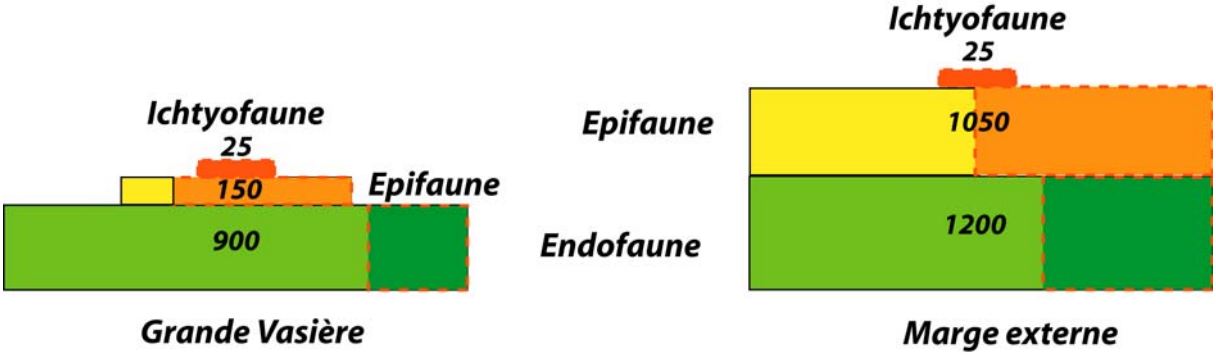


Figure 2.3 10 : Synthèse des biomasses (mg PSLC.m^{-2}) d'endofaune (vert), d'épifaune (jaune-orange) et d'ichtyofaune (rouge) sur la Grande Vasière et la marge externe (estimées pour les échantillons issus des chaluts à perche). Les zones plus foncées entourées de pointillés rouges indiquent les biomasses des prédateurs.

La structure trophique étant fonction de la taille des organismes, les organismes les plus grands (mégafaune épigée et poissons) sont très majoritairement des prédateurs, alors que les plus petits (macrofaune endogée) sont essentiellement des consommateurs primaires. Ce même motif est rencontré sur les sédiments vaso-sableux de la Mer du Nord (Jennings *et al*., 2002). La biomasse totale d'un groupe de taille (des poissons à la macrofaune) décroît inversement à l'augmentation de la taille individuelle des organismes au sein du groupe, traduisant l'efficacité du transfert trophique de la proie au prédateur (Thiebaux et Dickie, 1993).

Ainsi, la vision de la représentation de l'épifaune de la Grande Vasière collectée au chalut à perche par Le Danois (1948 ; figure 2.3 11) n'est plus celle qui caractérise la zone aujourd'hui. Elle apparaît actuellement beaucoup plus pauvre en espèces épigées (*Hyalinoecia bilineata, Virgularia mirabilis*, *Pennatula phosphorea*, *Hippoplodisia foliacea*) que dans les années 1930 avec mais les crustacés décapodes y sont maintenant plus nombreux. A l'inverse, les communautés des sables du large qui semblaient pauvres en richesse spécifique (figure 2.3 12) paraissent beaucoup plus riches, tant du point de vue du nombre d'espèces que de leurs abondances et biomasses.

Figure 2.3 11 : « Les faciès de la Grande Vasière » extrait de Le Danois (1948 ; planche I).

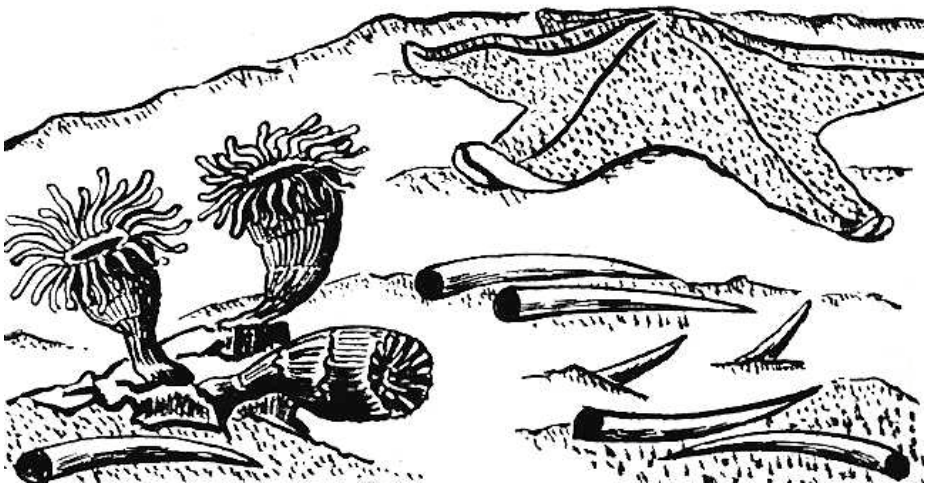


Figure 2.3 12 : « Le faciès à Caryophylles et à Dentales », extrait de Le Danois (1948 ; figure 23).

2.4 Variabilité saisonnière des facteurs édaphiques et des peuplements de la Grande Vasière et de sa marge externe

Afin d'appréhender l'amplitude de la variabilité des peuplements benthiques à différentes situations temporelles, deux situations saisonnières, la fin du printemps et la fin de l'été, ont été comparées. En effet, au printemps, l'écosystème benthique du plateau continental Nord Gascogne bénéficie d'apports trophiques par sédimentation de la production primaire (Loyer, 2001). D'autre part, les biomasses benthiques sont généralement les plus grandes à la fin de l'été et au début de l'automne, dans les écosystèmes côtiers tempérés (Maurer *et al.*, 1979 ; Dauvin, 1984 ; 1988a ; 1988b ; Dauvin et Ibanez, 1986 ; Thouzeau, 1989 ; Jean et Thouzeau, 1995 ; Wattimena et Thouzeau, 1995 ; Josefson et Conley, 1997). En plus des stations échantillonnées en juin 2001, l'échantillonnage a été complété par une station de vases pures soumise à un important effort de pêche (station G1 ; figure 2.1 1 page 36). Les données analysées au cours de cette partie proviennent d'échantillons récoltés lors de l'automne 2000 (*INTRIGAS I*), du printemps 2001 (*INTRIGAS II*) et du printemps (*GASPROD*), de l'été (*INTRIGAS IV* et *V*) et de l'automne 2002 (*TROPHAL II* ; tableau 2.4 1).

Tableau 2.4 1 : Dates d'échantillonnage à l'origine des comparaisons saisonnières des facteurs édaphiques et des peuplements benthiques.

	2000	2001	2002			
	INTRIGAS I **septembre**	***INTRIGAS II*** **juin**	***GASPROD*** **avril-mai**	***INTRIGAS IV*** **juin**	***INTRIGAS V*** **août**	***TROPHAL II*** **septembre**
Facteurs édaphiques			**X**	**X**	**X**	**X**
Macrofaune benthique	**X**	**X**	**X**			**X**
Epifaune		**X**		**X**		**X**
Ichtyofaune		**X**		**X**		**X**

2.4 1 Variabilité saisonnière des facteurs édaphiques

2.4. 1 1 La granulométrie

D'avril à septembre 2002, les taux de pélites des différentes stations échantillonnées dans chacune des zones de peuplement n'évoluent pas de façon similaire (figure 2.4 1). La station BB1 subit les plus larges variations avec un taux maximum au début de l'été (24 %) et minimum à la mi-août (deux fois inférieur). Les autres stations montrent une plus grande homogénéité saisonnière : une augmentation du taux de pélites est observée en AA1 à la fin de l'été (de 13,5 % à 15,5 %) alors que ce taux diminue sur cette même période dans les stations CC2 et DD1. Sur la marge externe, E1 présente une faible teneur en pélites (inférieure à 10 %) qui ne semble pas connaître de modification importante.

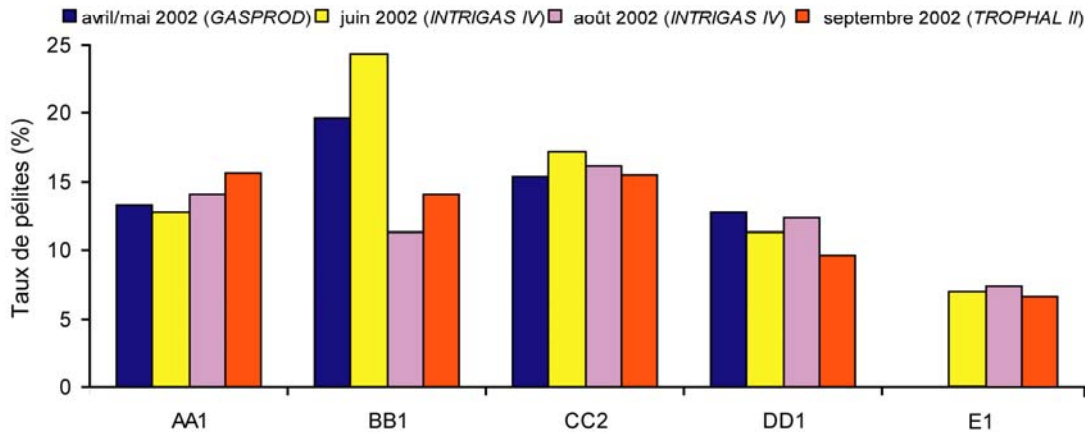


Figure 2.4 1 : Evolution saisonnière du taux de pélites (%) sur les stations échantillonnées au cours de l'année 2002.

Les médianes des courbes granulométriques des sédiments prélevés en E1 et DD1 sont constantes sur la période printemps-été 2002 traduisant une remarquable stabilité sédimentaire (figure 2.4 2). A l'inverse, la station BB1 connaît de fortes modifications sédimentaires révélées par les variations de la médiane du sédiment : celle-ci augmente de mi-avril à mi-août avant de chuter au mois de septembre. D'autre part, les médianes des sédiments des stations AA1 et CC1 connaissent les mêmes évolutions avec une relative stabilité printanière et estivale, avant d'augmenter au mois de septembre.

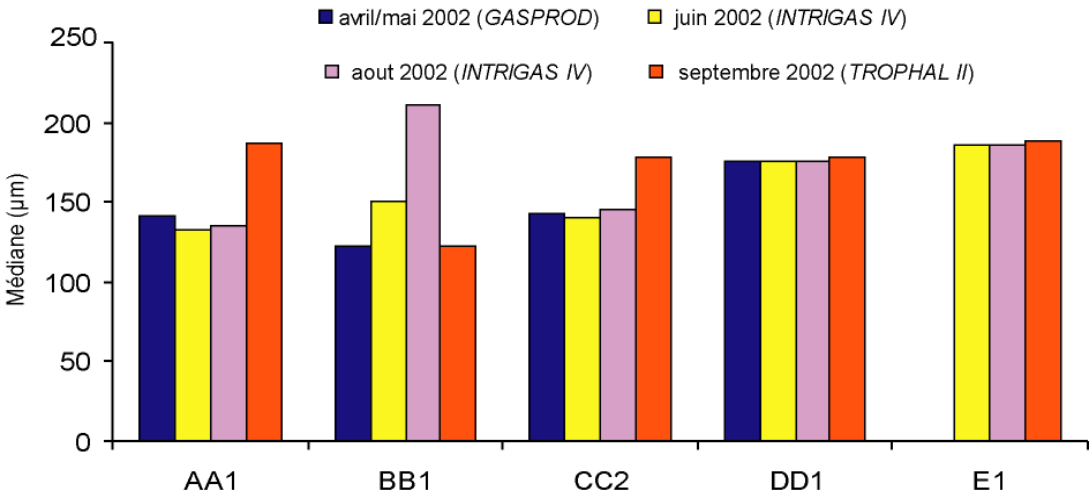


Figure 2.4 2 : Evolution de la médiane (µm) des courbes de granulométrie du sédiment sur les stations échantillonnées au cours de l'année 2002.

Les stations échantillonnées entre avril et septembre 2002 montrent des évolutions sédimentaires locales contrastées. En effet, sur la Grande Vasière, un léger envasement estival est constaté sur la station de sables fins envasés la moins profonde (AA1). A l'inverse, plus au large, sur cette même période, les sédiments des stations CC2 et DD1 subissent une perte modérée de leur fraction pélitique, mais le type sédimentaire (sables fins envasés) est conservé sur toute la période d'étude. Ces évolutions pélitiques peuvent influencer la valeur de la médiane comme en CC2. Sur la marge externe, la station la plus profonde (E1) recèle le sédiment le plus grossier et le moins envasé, et sa granulométrie est celle qui reste la plus stable.

Le sédiment de la station BB1 présente une forte diminution de son taux de pélites de juin à août (divisé par deux), puis, il montre une légère augmentation d'août à septembre mais reste à un niveau bien inférieur à celui d'avril et de juin. Cette modification granulométrique est également observée dans l'augmentation de la médiane qui passe de 150 µm en juin à 211 µm en août. Néanmoins sur toute la période, la station BB1 conserve le même type sédimentaire de sables fins envasés.

2.4 1 2 La matière organique

En avril-mai, sur les stations de la partie centrale de la Grande Vasière, le taux de matière organique est plus élevé et plus variable qu'en septembre au sein des premiers centimètres de la colonne sédimentaire (figure 2.4 3). Il traduit probablement l'incorporation au sédiment et l'accumulation des apports issus de la sédimentation de la production primaire pélagique. A l'inverse, en septembre, la teneur en matière organique est homogène (stations C1 et DD1) et relativement faible, comprise entre 1 et 2 %, dans les 18 premiers centimètres de sédiment à l'exception de maximums locaux (station AA1).

Au printemps, la présence relativement importante (2 à 3 %) de matière organique à des profondeurs de 10 cm (stations AA1 et BB1) suggère que l'activité de bioturbation est importante dans ces sédiments meubles. De plus, la nette diminution de ces teneurs dans les premiers centimètres (entre 1 et 4 cm ; station AA1, BB1 et G1) reflète probablement la consommation de la matière organique par les déposivores non-sélectifs.

La station CC1 montre les mêmes profils de teneurs en matière organique entre les printemps 2001 (figure 2.3 4 ; page 101) et 2002 (figure 2.4 3), avec une décroissance marquée au voisinage de 6 cm. Par contre, la station AA1 présente deux profils printaniers différents avec une décroissance de la matière organique continue en 2001, alors que le minimum est dans les quatre premiers centimètres, en 2002 et des valeurs maximales autour de 2 % sont plus en profondeur.

Aux deux périodes d'échantillonnage, les teneurs en matière organique les plus élevées sont rencontrées dans la zone la plus côtière et la plus envasée, la zone G (sédiment de vases pures), soulignant la relation existant entre les taux de pélites et de matière organique sur la Grande Vasière.

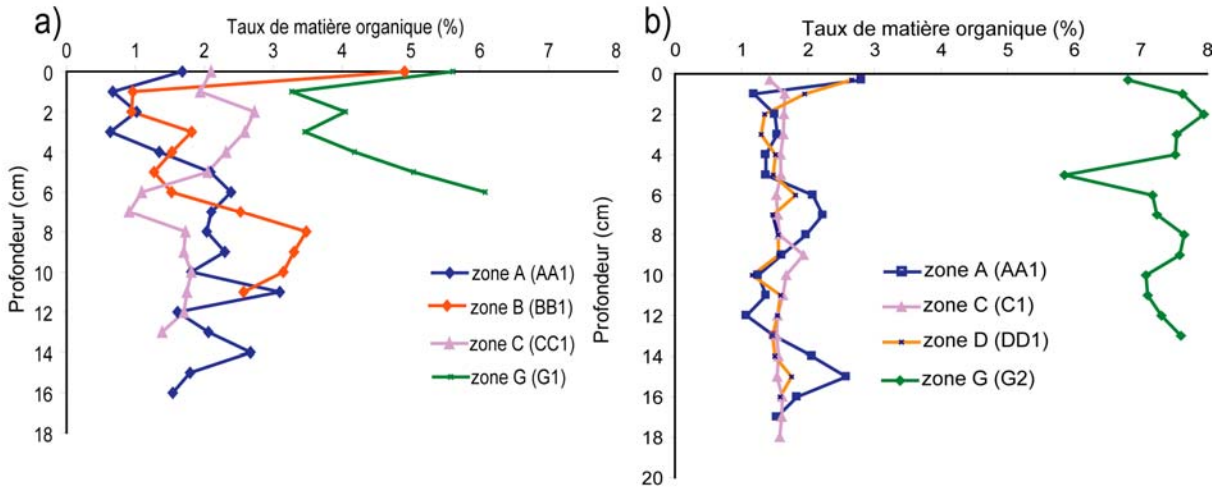


Figure 2.4 3 : Evolution du taux de matière organique en fonction de la profondeur sédimentaire en avril-mai (a) et en septembre 2002 (b) au sein des différentes zones échantillonnées.

2.4 2 Variabilité saisonnière de la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon

L'étude de la variabilité saisonnière des peuplements de la macrofaune benthique repose sur l'analyse comparée des descripteurs synthétiques : richesse spécifique, abondance, biomasse et structure taxonomique au printemps et à l'automne.

2.4 2 1 Descripteurs synthétiques

Richesse spécifique

Le nombre total d'espèces échantillonnées est de 256. Les richesses spécifiques moyennes et totales de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne montrent une remarquable stabilité au sein d'une même station (figure 2.4 4). En effet, à cette échelle, seuls les peuplements de AA1 en mai 2002 et de B2 en septembre 2001 sont significativement plus riches en nombre moyen d'espèces (respectivement $p < 0,05$ et $p < 0,01$, test H de Kruskal-Wallis). Un gradient croissant de la richesse spécifique de la côte vers le large apparaît : sur la partie centrale de la Grande Vasière, les richesses spécifiques moyennes par benne sont voisines de 30 ; elles sont plus élevées sur la marge externe (40 et 50) alors qu'elles sont très faibles (10) sur la station G1, la plus côtière.

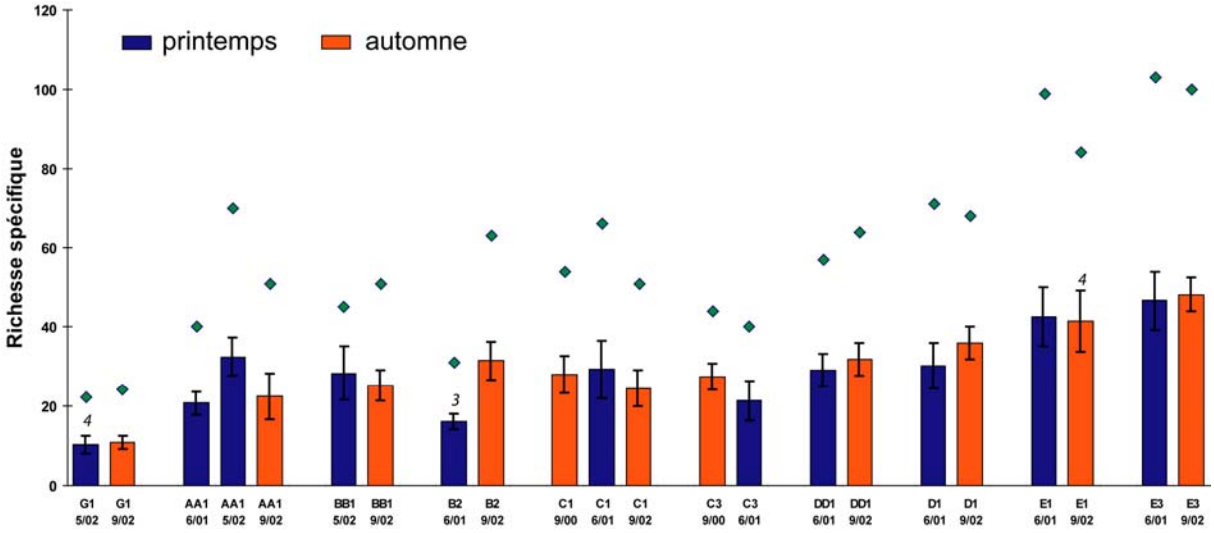


Figure 2.4 4 : Variations saisonnières de la richesse spécifique moyenne (histogramme) et totale (losange) de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne (moyenne ± écart type ; n = 5 sauf indication contraire).

Estimation de la diversité maximale

Afin de déterminer la richesse spécifique totale de la macrofaune benthique, les richesses spécifiques de chacun des échantillons collectés à la benne Hamon sur les six zones d'étude ont été cumulées pour toutes les périodes (figure 2.4 5). Aucune des courbes n'atteint le plateau indiquant que la diversité totale de la zone a été échantillonnée. La zone E est la plus riche avec 187 espèces pour 5,75 m^2 échantillonnés. A l'inverse, à surface échantillonnée égale, la zone G apparaît la plus pauvre (seulement 40 espèces sur une surface de 3,5 m^2). Les courbes cumulées de richesse spécifique des quatre zones de la partie centrale de la Grande Vasière sont dans la même gamme de variation. La zone D est la plus diversifiée en espèces pour son aire d'échantillonnage (132 espèces pour 6,25 m^2

échantillonnés) et sa courbe cumulative semble marquer une inflexion plus importante que celles des autres zones. La zone B est la moins riche en espèces (106 espèces pour 5,5 m^2 échantillonnés). Les zones A et C suivent une évolution parallèle en fonction de la surface échantillonnée et atteignent respectivement 146 espèces pour 9,75 m^2 et 140 espèces pour 10,25 m^2.

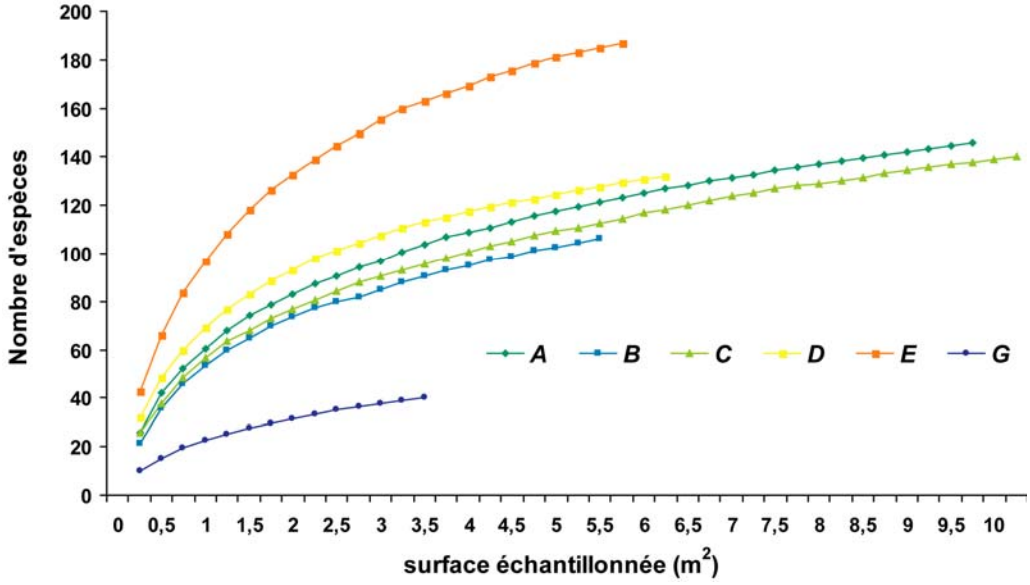


Figure 2.4 5 : Courbes de la richesse spécifique cumulée (nombre d'espèces) correspondant à la moyenne de 50 randomisations dans l'ordre d'accumulation des échantillons au sein des six zones pour toutes les périodes d'échantillonnage.

Lors des échantillonnages, toutes les espèces ne sont pas détectées. Pour compenser ce biais, la présence d'espèces non détectées au sein de chacune des grandes zones d'échantillonnage a été estimée à partir d'un estimateur statistique de la richesse spécifique réelle (« Jack-Knife ») (figure 2.4 6). Les tendances d'évolution sont les mêmes que précédemment, les richesses spécifiques réelles estimées sont plus élevées et les courbes montrent une inflexion plus grande indiquant la proximité du seuil de richesse spécifique maximale. La zone E demeure la plus riche avec 236 espèces, les zones A et C ont ensuite des richesses spécifiques proches, respectivement 188 et 185 espèces (tableau 2.4 2). Les stations D et G montrent le plus fort infléchissement de leur courbe de richesse spécifique réelle cumulée : la richesse spécifique maximale est presque atteinte (164 espèces pour D et 54 pour G). La proportion du nombre d'espèces échantillonnées par rapport à la richesse spécifique estimée varie de 74 % (stations B et G) à 81 % (station D ; tableau 2.4 2).

Tableau 2.4 2 : Résumé des richesses spécifiques observées et réelles estimées (écart type).

Zone	Surface totale échantillonnée (m^2)	Richesse spécifique observée	Richesse spécifique réelle estimée	Pourcentage de richesse spécifique échantillonnée (%)
A	**9,75**	**146**	**187,9 (7,5)**	**78**
B	**5,50**	**106**	**142,3 (8,1)**	**74**
C	**10,25**	**140**	**184,9 (8,1)**	**76**
D	**6,25**	**132**	**163,7 (6,7)**	**81**
E	**5,75**	**187**	**235,8 (9,4)**	**79**
G	**3,50**	**40**	**53,9 (3,7)**	**74**

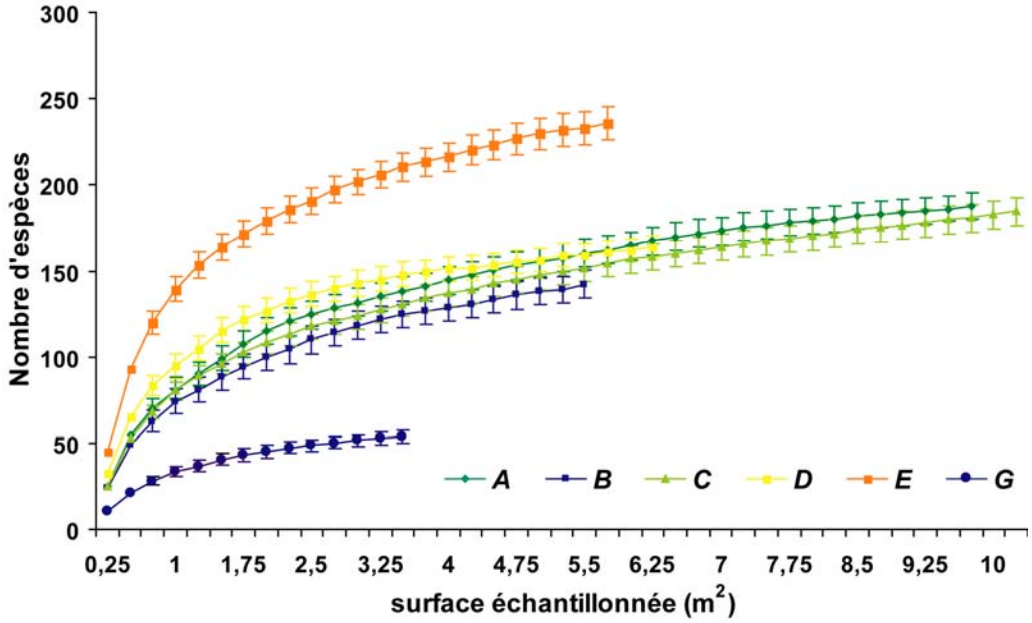


Figure 2.4 6 : Courbes de richesse spécifique réelle cumulée (nombre d'espèces) estimée statistiquement (« Jack-Knife ») et écarts types associés correspondant à la moyenne de 50 randomisations dans l'ordre d'accumulation des échantillons au sein des six zones pour toutes les périodes d'échantillonnage.

Indice de diversité et équitabilité

A l'échelle du Golfe de Gascogne, aucune tendance évolutive des indices de diversité de Shannon-Weaver n'est mise en évidence entre le printemps et l'automne (figure 2.4 7). Pour la partie centrale de la Grande Vasière et sa marge externe, les indices de diversité sont compris entre 4 et 5 aux deux saisons, alors qu'ils sont les plus faibles (voisins de 2) sur la station G1, traduisant la forte dominance de *Cirratulus* sp. et de *Ninoe armoricana*. Sur les dix stations échantillonnées, six présentent des indices de diversité plus élevés en automne, trois autres au printemps tandis que la station AA1 connaît les deux situations.

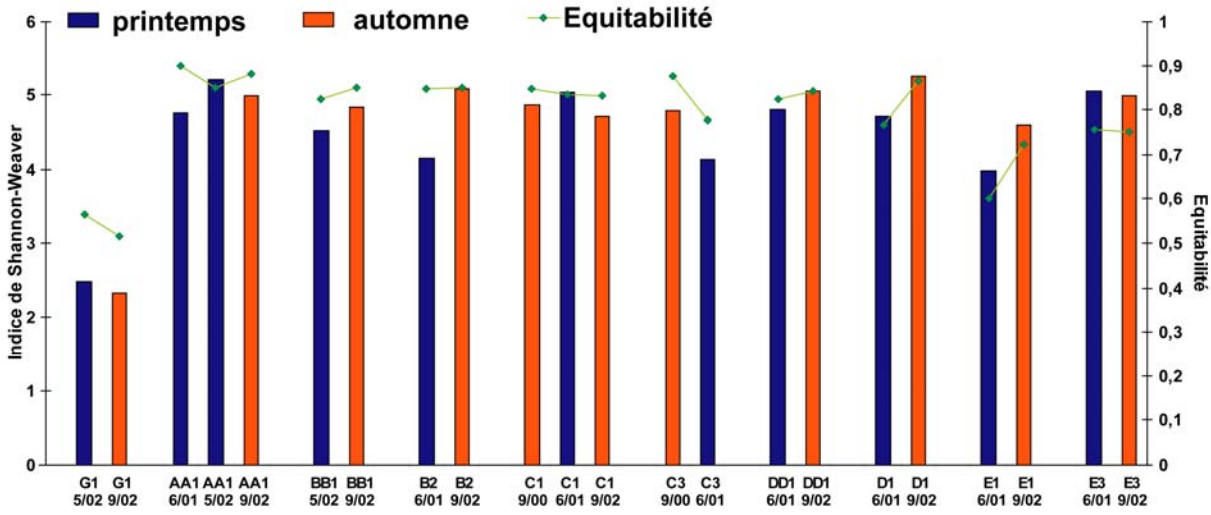


Figure 2.4 7 : Variations saisonnières de l'indice de Shannon-Weaver (histogramme) et de l'équitabilité (losange) de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne.

Sur la Grande Vasière, les équitabilités sont très élevées (0,75-0,85), reflétant une répartition équilibrée des individus au sein des espèces pour la macrofaune benthique. A l'inverse, elles sont un peu plus faibles sur la marge externe, avec la forte dominance de *Ditrupa arietina* en E1 au printemps. L'équitabilité est faible à la station G1 (0,50-0,60) traduisant, dans la composition de cette communauté, un déséquilibre lié à la dominance des deux espèces de polychètes endogées *Cirratulus* sp. et *Ninoe armoricana*, déséquilibre amplifié par le faible nombre d'espèces collectées sur cette station.

Abondance

Pour une même station, l'abondance de la macrofaune benthique demeure stable entre le printemps et l'automne : elle est voisine de 300 individus au mètre carré sur la Grande Vasière (figure 2.4 8). Une nouvelle fois, les stations AA1 et B2 font exception en juin 2001, où les abondances rencontrées sont significativement plus faibles par rapport aux autres peuplements échantillonnés sur ces stations (respectivement $p < 0,05$ et $p < 0,01$, test H de Kruskal-Wallis). Sur la marge externe, les abondances sont plus importantes au printemps et les grands écarts types traduisent une forte hétérogénéité dans la répartition des individus. En E1, elles varient de 1204 ind.m^{-2} en juin 2001 à 754 ind.m^{-2} en septembre 2002. En plus de la forte abondance de *Ditrupa arietina* en E1 au printemps 2001 (483 ind.m^{-2}), *Aponuphis bilineata* présente également de fortes abondances sur les stations E1 et E3 aux deux saisons (121 à 165 ind.m^{-2}). La station de vases G1 est caractérisée par des abondances voisines de celles des stations de la Grande Vasière (349 et 192 ind.m^{-2} au printemps et à l'automne). Le peuplement est dominé par *Cirratulus* sp. (175 et 120 ind.m^{-2} respectivement en mai et en septembre 2002).

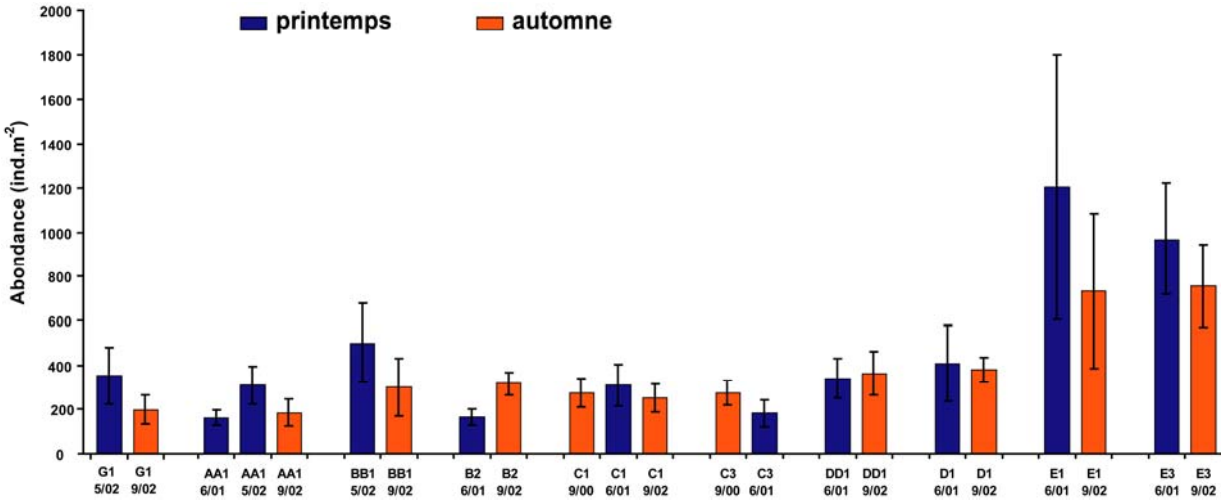


Figure 2.4 8 : Variations saisonnières de l'abondance (nombre d'individus.m^{-2}) de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne (moyenne ± écart type).

Sur la partie centrale de la Grande Vasière, il existe une corrélation positive significative entre l'abondance et la richesse spécifique ($p < 0,001$, test de corrélation de Pearson), alors que cette relation n'est pas établie sur la marge externe où la richesse spécifique est plus importante (figure 2.4 9). Cela traduit le fait que plus un peuplement équilibré est diversifié, plus il présente d'individus. Au sein de la Grande Vasière, la zone D (intermédiaire entre la Grande Vasière et la marge externe) se distingue par ses plus grandes richesses spécifiques et abondances.

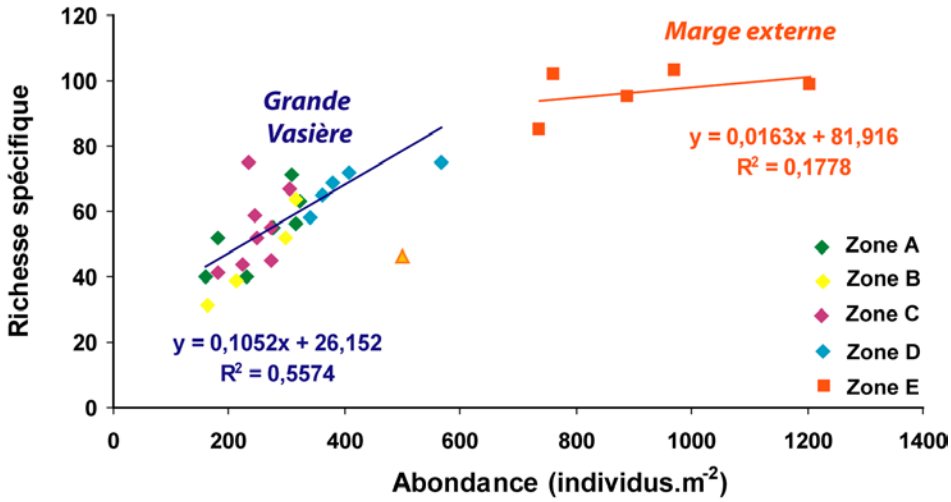


Figure 2.4 9 : Relation entre la richesse spécifique (nombre d'espèces) et l'abondance (nombre d'individus.m^{-2}) de la macrofaune au sein des stations d'échantillonnage sur la Grande Vasière (en bleu) et sa marge externe (en rouge). La station BB1 en mai 2002 (triangle) a été exclue de l'analyse car cette station ne comprend que trois bennes Hamon contre cinq pour les autres stations.

Biomasse

En dépit d'une très forte hétérogénéité des biomasses totales révélée par les grands écarts types, la biomasse moyenne de la macrofaune collectée à la benne Hamon demeure stable au sein d'une station sur les deux saisons d'étude (figure 2.4 10). Sur la partie centrale de la Grande Vasière, la biomasse moyenne est voisine de 1 g PSLC.m^{-2}, les espèces qui contribuent le plus à la biomasse sont *Dasybranchus gajolae*, *Callianassa subterranea*, *Nephtys caeca* et *Brissopsis lyrifera*. Sur les stations de la marge externe, elle est plus hétérogène, les valeurs moyennes étant comprises entre 1,5 et 3 g PSLC.m^{-2} et elle est dominée par *Sipunculus nudus*, *Astarte sulcata*, *Nephtys caeca*, *Aponuphis bilineata* et *Ditrupa arietina*. La station G1 est dans la même gamme de biomasses que les stations de la partie centrale de la Grande Vasière avec des espèces différentes, avec une forte contribution de *Cirratulus* sp., *Alpheus glaber*, *Lumbrineris fragilis*, *Ninoe armoricana* et *Glycera rouxii*. Aucune relation significative n'a été trouvée entre la biomasse et la richesse spécifique ni entre la biomasse et l'abondance.

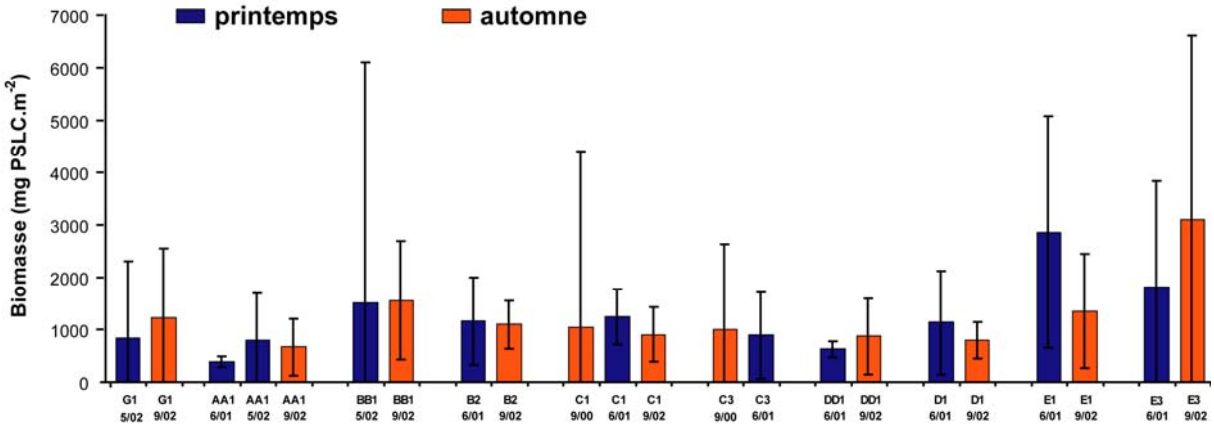


Figure 2.4 10 : Variations saisonnières de la biomasse totale (mg PSLC.m^{-2}) de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne (moyenne ± écart type).

Structure taxonomique

Les annélides polychètes dominent fortement la diversité taxonomique de toutes les stations, au printemps comme à l'automne (tableau 2.4 3 et 2.4 4). Cette dominance tend à diminuer vers le large où ce groupe taxonomique n'est plus majoritaire (stations DD1, E1 et E3). Amphipodes et pélécypodes constituent, après les polychètes, l'essentiel de la diversité taxonomique. Différents motifs d'évolution saisonnière apparaissent en fonction des stations d'échantillonnage, mais aucune tendance saisonnière générale commune n'est mise en évidence. Cependant, l'absence ou la faible part des gastéropodes au printemps, contrebalancée par une plus forte proportion de cumacés, est un motif particulièrement récurrent.

Tableau 2.4 3 : Evolution saisonnière de la richesse taxonomique (%) des différents groupes de la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne. Les valeurs en gras représentent les plus forts pourcentages.

Station	AA1	AA1	AA1	BB1	BB1	B2	B2	C1	C1	C1	C3	C3
Date	6/01	5/02	9/02	5/02	9/02	6/01	9/02	9/00	6/01	9/02	9/00	6/01
CNIDARIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,0	0	0
POLYCHAETA	**69,2**	**55,7**	**56,9**	**62,4**	**60,8**	**70,0**	**52,4**	**66,0**	**51,5**	**62,7**	**70,5**	**65,0**
SIPUNCULIDEA	0	2,9	2,0	2,2	3,9	3,3	1,6	0	1,5	2,0	2,3	2,5
CRUSTACEA	17,9	20,0	17,6	17,6	11,8	13,4	20,6	11,4	28,8	13,7	9,0	12,5
TANAIDACEA	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5	0	0	0
AMPHIPODA	10,2	11,3	11,7	4,4	9,8	6,7	12,7	5,7	12,1	5,8	4,5	5,0
CUMACEA	5,1	2,9	0	4,4	0	0	0	1,9	6,1	2,0	0	5,0
ISOPODA	0	2,9	2	4,4	0	0	1,6	1,9	3,0	2,0	0	0
DECAPODA	2,6	2,9	3,9	4,4	2,0	6,7	6,3	1,9	6,1	3,9	4,5	2,5
Autres	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOLLUSCA	7,7	12,9	15,7	11,1	15,7	10	14,3	17,0	7,6	7,8	13,6	12,5
GASTROPODA	0	2,9	2,0	0	2,0	0	1,6	3,8	0	2,0	2,3	0
PELECYPODA	7,7	10,0	13,7	11,1	13,7	10,0	12,7	13,2	7,6	5,9	11,4	12,5
ECHINODERMATA	2,6	7,1	3,9	4,4	3,9	3,3	6,3	5,7	7,6	5,9	4,5	5,0
ASTERIDEA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CRINOIDEA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
OPHIURIDEA	0	4,3	3,9	2,2	2,0	0	1,6	1,9	3,0	2,0	2,3	2,5
ECHINODEA	2,6	2,9	0	2,2	2,0	3,3	3,2	3,8	1,5	3,9	2,3	2,5
HOLOTHURIDEA	0	0	0	0	0	0	1,6	0	3,0	0	0	0
DIVERS	2,6	1,4	3,9	2,2	3,9	0	4,8	0	3,0	5,9	0	2,5

La structure taxonomique de la station AA1 change peu du printemps à l'automne 2002, si ce n'est la présence plus importante d'échinodermes au printemps. La structure taxonomique du printemps 2001 se distingue par l'importance relative des polychètes au détriment des mollusques.

Les peuplements des stations de vases sableuses de la zone B ont la même évolution saisonnière. Du printemps à l'automne, la proportion de polychètes diminue au profit des amphipodes

et des mollusques. Les stations C1 et C3 suivent globalement les mêmes tendances saisonnières avec une large dominance des polychètes à l'automne, tandis que les crustacés (amphipodes et cumacés) prennent une place plus importante au printemps. Les structures taxonomiques du peuplement de la station C1 en automne 2000 et 2002 sont très proches, à l'exception de la plus forte part des bivalves en 2000.

Du printemps à l'automne, la structure taxonomique des stations de la zone D montre une régression des crustacés. Par contre, l'évolution est inverse entre DD1 et D1 pour les polychètes et les échinodermes. De plus, du printemps à l'automne, la part des mollusques diminue en DD1 alors qu'elle augmente en D1.

La part des polychètes diminue du printemps à l'automne dans les peuplements des stations de la zone E et parallèlement, la part des gastéropodes augmente. Mais les évolutions saisonnières des crustacés sont opposées : du printemps à l'automne 2002, les proportions d'isopodes et de décapodes augmentent en E1 alors qu'en E3, décapodes et cumacés diminuent. Seul le peuplement de E3 possède un représentant de chaque groupe taxonomique utilisé ici.

La station G1 est la plus pauvre en diversité spécifique et présente la structure taxonomique la plus simple. Les principales évolutions de son peuplement consistent en l'augmentation de la part des polychètes de mai à septembre 2002 (52 à 70 %) au détriment des mollusques (24 à 9 %).

Tableau 2.4 4 : Evolution saisonnière de la richesse taxonomique (%) des différents groupes de la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne. Les valeurs en gras représentent les plus forts pourcentages.

Station	DD1	DD1	D1	D1	E1	E1	E3	E3	G1	G1
Date	6/01	9/02	6/01	9/02	6/01	9/02	6/01	9/02	5/02	9/02
CNIDARIA	0	0	0	0	1,0	1,2	1,0	1,0	0	0
POLYCHAETA	**45,7**	**59,3**	**57,8**	**54,4**	**44,3**	**41,5**	**46,1**	**42,9**	**52,3**	**69,8**
SIPUNCULIDEA	3,5	1,6	1,4	4,4	2,1	2,4	3,9	5,1	0	0
CRUSTACEA	24,5	15,6	21,1	8,9	20,5	26,9	27,4	20,5	23,9	17,2
TANAIDACEA	0	0	1,4	0	1,0	1,2	1,0	1,0	0	0
AMPHIPODA	10,5	7,8	8,5	4,4	8,2	8,5	7,8	8,2	9,5	4,3
CUMACEA	7,0	3,1	4,2	1,5	4,1	3,7	5,9	3,1	4,8	4,3
ISOPODA	3,5	1,6	2,8	1,5	2,1	3,7	2,9	3,1	4,8	4,3
DECAPODA	3,5	3,1	4,2	1,5	4,1	9,8	8,8	5,1	4,8	4,3
Autres	0	0	0	0	1,0	0	1,0	0	0	0
MOLLUSCA	21,0	14,1	14,1	19,1	22,7	20,8	12,7	18,3	23,8	8,7
GASTROPODA	3,5	1,6	1,4	1,5	4,1	9,8	2,9	7,1	9,5	0
PELECYPODA	17,5	12,5	12,7	17,6	18,6	11,0	9,8	11,2	14,3	8,7
ECHINODERMATA	5,3	4,7	1,4	8,8	7,2	4,8	7,9	9,1	0	4,3
ASTERIDEA	0	0	0	1,5	2,1	1,2	2,0	2,0	0	0
CRINOIDEA	0	0	0	0	0	0	0	1,0	0	0
OPHIURIDEA	1,8	3,1	0	2,9	4,1	2,4	2,9	4,1	0	4,3
ECHINODEA	3,5	1,6	1,4	2,9	0	1,2	1,0	1,0	0	0
HOLOTHURIDEA	0	0	0	1,5	1,0	0	2,0	1,0	0	0
DIVERS	0	4,7	4,2	4,4	2,1	2,4	1,0	3,1	0	0

2.4 2 2 Structures trophiques

La structure trophique en richesse spécifique montre une remarquable stabilité au sein d'une même station selon les saisons considérées. Elle est également homogène sur l'ensemble des stations de la partie centrale de la Grande Vasière avec 20 % de prédateurs, 10-20 % de suspensivores, 30-40 % de déposivores sélectifs et 20 % de déposivores non sélectifs (figure 2.4 11 a). La contribution relative des prédateurs est plus importante sur la marge externe et sur la station G de vases pures (30-40 %).

Tout comme pour la richesse spécifique, la structure trophique en abondance présente une grande stabilité à l'échelle de la saison (figure 2.4 11 b). Sur la partie centrale de la Grande Vasière, les structures trophiques en abondance et en richesse spécifique sont proches, avec toutefois une plus grande contribution apportée par les deux groupes de déposivores. Sur la marge externe, la structure trophique en abondance de la station E3 est stable, alors que celle de E1 est marquée par la diminution relative du nombre de suspensivores (*Ditrupa arietina*), au profit des déposivores sélectifs dont *Auchenoplax crinita*. Sur la station G1, la part des déposivores sélectifs s'explique par la forte présence des *Cirratulus* qui constituent 50 % de l'abondance totale au printemps et 60 % à l'automne.

L'hétérogénéité révélée par les écarts types au sein des biomasses moyennes (figure 2.4 10) est également remarquable dans la structure trophique en biomasse (figure 2.4 11 c). En effet, à l'exception de la station G1, aucune des structures trophiques des stations échantillonnées ne montre de stabilité entre les saisons. De même aucune tendance saisonnière n'est mise en évidence. Sur la Grande Vasière, ces variations peuvent n'affecter que deux groupes trophiques (suspensivores et déposivores sélectifs en B2 et D1 ou les deux groupes de déposivores en C1), ou tous les groupes (AA1, BB1, C3 et DD1). Sur la marge externe, la contribution des prédateurs à la biomasse augmente du printemps à l'automne et les biomasses des suspensivores et des déposivores non sélectifs subissent les plus grandes variations. A la station G1, la structure trophique en biomasse révèle un déséquilibre avec une dominance de deux groupes : les déposivores sélectifs et les prédateurs.

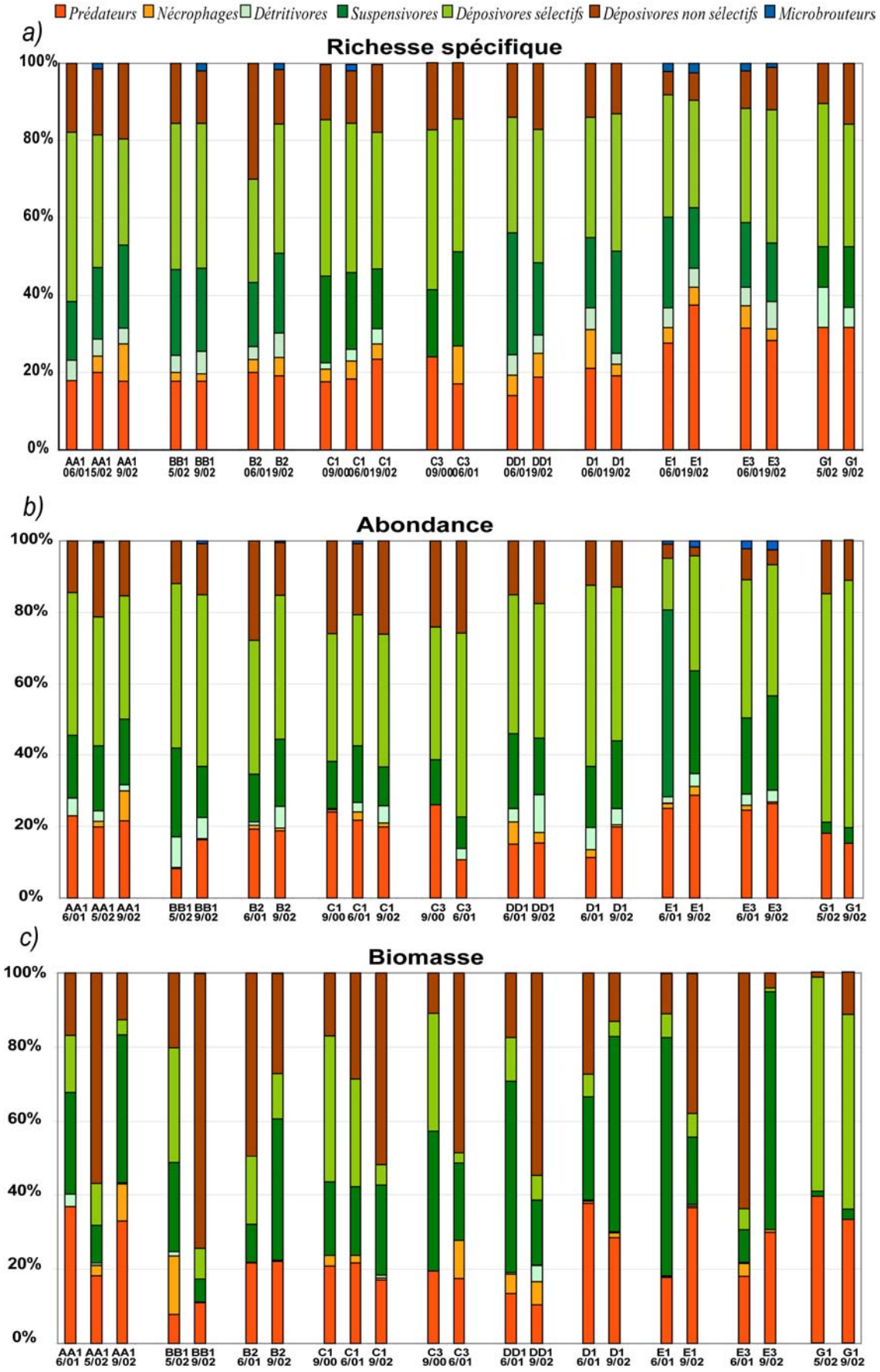


Figure 2.4 11 : Variations saisonnières de la structure trophique en richesse spécifique (a), abondance (b) et biomasse (c) de la macrofaune benthique sur le plateau continental Nord Gascogne.

2.4 3 Variabilité saisonnière de l'épifaune

2.4 3 1 Descripteurs synthétiques

Structure taxonomique

Au printemps et à l'automne, l'épifaune de la Grande Vasière collectée au chalut à perche (maillage de 4 mm) est largement dominée par les crustacés, essentiellement les décapodes (tableau 2.4 5). A l'exception de la station B3 qui présente un profil particulier, la tendance générale d'évolution de l'épifaune du printemps à l'automne est une augmentation des crustacés et une diminution des mollusques.

Tableau 2.4 5 : Evolution saisonnière de la richesse taxonomique (%) des différents groupes de l'épifaune du plateau continental Nord Gascogne. Les valeurs en gras représentent les plus fortes contributions.

Station	AA3	AA3	AA3	B3	B3	B3	C3	C3	DD1	DD1	DD1
Date	6/01	6/02	9/02	6/01	6/02	9/02	6/02	9/02	6/01	6/02	9/02
CNIDARIA	3,7	5,7	10,7	6,5	11,1	11,1	2,1	10,3	6,3	2,4	6,0
POLYCHAETA	7,4	2,9	0	3,2	0	2,8	0	0	2,1	2,4	2,0
CRUSTACEA	**59,3**	**57,1**	**60,7**	**54,8**	**61,1**	**52,7**	**57,5**	**75,9**	**52,2**	**47,7**	**60,0**
AMPHIPODA	0	5,7	3,6	0	0	5,6	12,8	6,9	0	0	8,0
ISOPODA	0	0	0	6,5	0	0	4,3	0	6,3	2,4	8,0
DECAPODA	**55,6**	**45,7**	**50,0**	**45,1**	**61,1**	**44,3**	**34,0**	**62,1**	**41,7**	**42,9**	**40,0**
Autres	3,7	5,7	7,1	3,2	0	2,8	6,4	6,9	4,2	2,4	4,0
MOLLUSCA	25,9	28,6	25,0	32,3	22,2	27,8	38,3	13,8	31,1	40,4	24,0
GASTROPODA	7,4	2,9	3,6	9,7	0	5,6	0	2,1	4,1	2,4	4
PELECYPODA	14,8	22,9	21,4	22,6	16,7	22,2	25,5	10,3	25,0	33,3	20,0
Autres	3,7	2,8	0	0	5,5	0	2,1	0	2	4,7	0
ECHINODERMATA	3,7	5,7	3,6	3,2	5,6	5,6	2,1	0	8,3	7,1	8,0
ASTERIDEA	3,7	2,9	0	3,2	5,6	2,8	0	0	2,1	2,4	4,0
CRINOIDEA	0	2,9	3,6	0	0	2,8	2,1	0	4,2	2,4	2,0
OPHIURIDEA	0	0	0	0	0	0	0	0	2,1	2,4	2,0

Abondance et richesse spécifique

Sur la partie centrale de la Grande Vasière, l'abondance de l'épifaune est plus élevée au printemps qu'à l'automne (figure 2.4 12). Au sein d'une même station, l'abondance est variable pour les mois de juin 2001 et 2002. Elle est plus élevée aux stations B3 et DD1 en juin 2001, alors que c'est en juin 2002 que l'abondance de l'épifaune est la plus forte en AA1, traduisant les dynamiques inter-annuelles des populations et la variabilité spatiale de celle-ci au sein de la partie centrale de la Grande Vasière.

En effet, en juin 2001 en B3, en plus des crevettes (*Crangon allmanni*), les juvéniles de *Munida rugosa*, *Turritella communis* et *Nucula sulcata* sont trouvés en grande abondance. En juin 2001 sur DD1, les crevettes (*C. allmanni* et *C. echinulatus*) dominent l'abondance avec les juvéniles de *Galathea dispersa*. L'année suivante, une abondance moindre de juvéniles et de crevettes a été

collectée. A l'automne, l'abondance apparaît homogène au sein des stations de la Grande Vasière et voisine de 200 ind.1000 m^{-2}.

Tout comme l'abondance, la richesse spécifique de l'épifaune est hétérogène entre les différentes stations et au sein d'une même station, aux différentes saisons échantillonnées (figure 2.4 12). Le gradient de richesse spécifique côte-large croissant observé pour l'année 2001 (sous chapitre 2.3), est également mis en évidence aux différentes saisons, avec des richesses spécifiques plus faibles aux stations AA3 et B3 (de 20 à 40 espèces par trait de chalut) et des valeurs plus élevées et homogènes en DD1 (entre 43 et 52 espèces).

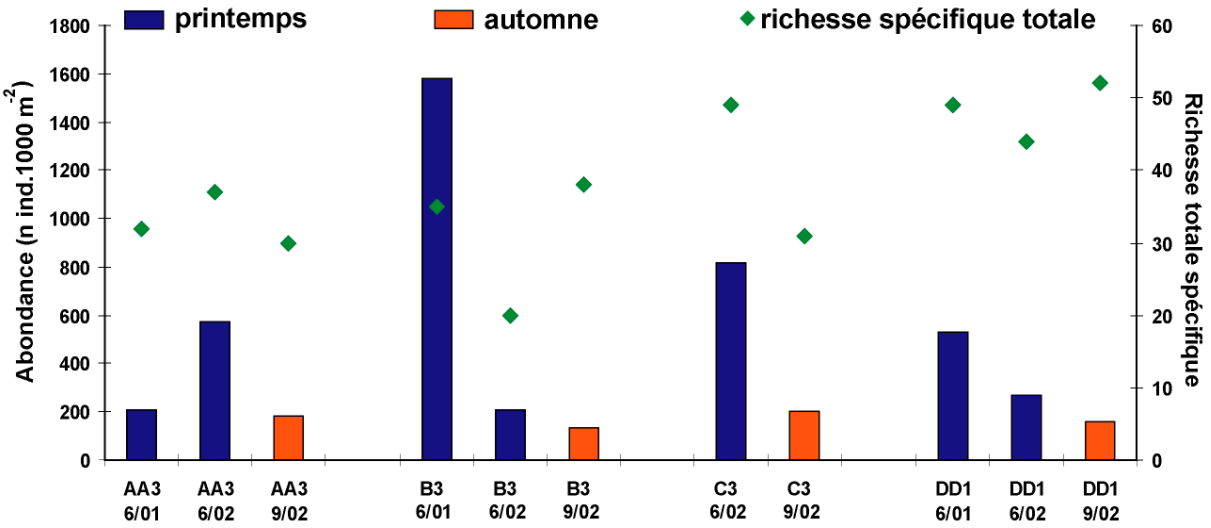


Figure 2.4 12 : Variations saisonnières de l'abondance (histogramme en nombre d'individus.1000 m^{-2}) et de la richesse spécifique totale (losange ; nombre d'espèces) au sein de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière collectée au chalut à perche (maillage de 4 mm).

Indice de diversité et équitabilité

Pour l'épifaune, à l'exception de la station B3, l'indice de diversité de Shannon-Weaver est plus élevé au printemps qu'à l'automne de la même année et au large qu'à la côte (figure 2.4 13). Il est inférieur à 3 en automne 2002 en AA3 et supérieur à 4 en DD1 au printemps de cette même année.

A l'exception de juin 2001 en AA3, pour une station donnée, l'équitabilité est plus grande au printemps (figure 2.4 13). Elle avoisine 0,75 aux printemps 2001 et 2002 aux stations B3 et DD1 et elle oscille entre 0,60 et 0,65 à l'automne 2002 aux stations AA3, B3 et C3.

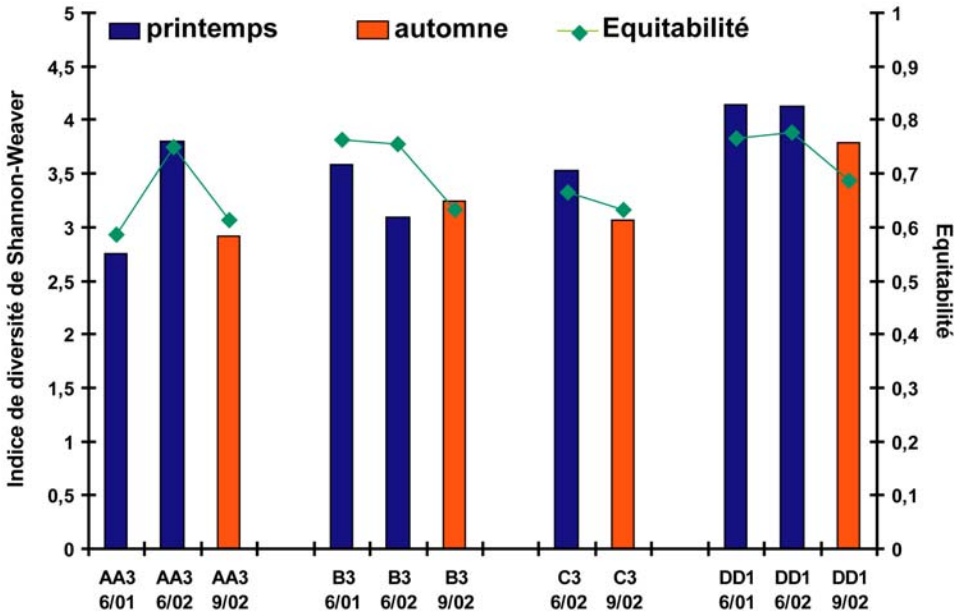


Figure 2.4 13 : Variations saisonnières de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (histogramme) et de l'équitabilité (losange) au sein de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière.

Biomasse

A l'exception de la station B3 dont la biomasse est dominée en juin 2001 par les juvéniles de *Munida rugosa*, *Nucula sulcata* et de *Nephrops norvegicus*, la biomasse de l'épifaune est maximale à l'automne (figure 2.2 14).

A l'automne 2002, les biomasses sont plus élevées sur les stations AA3 et C3 (voisine de 180 g PS.1000 m^{-2}), alors qu'en B3 et DD1 elles n'atteignent pas 150 g PS.1000 m^{-2}.

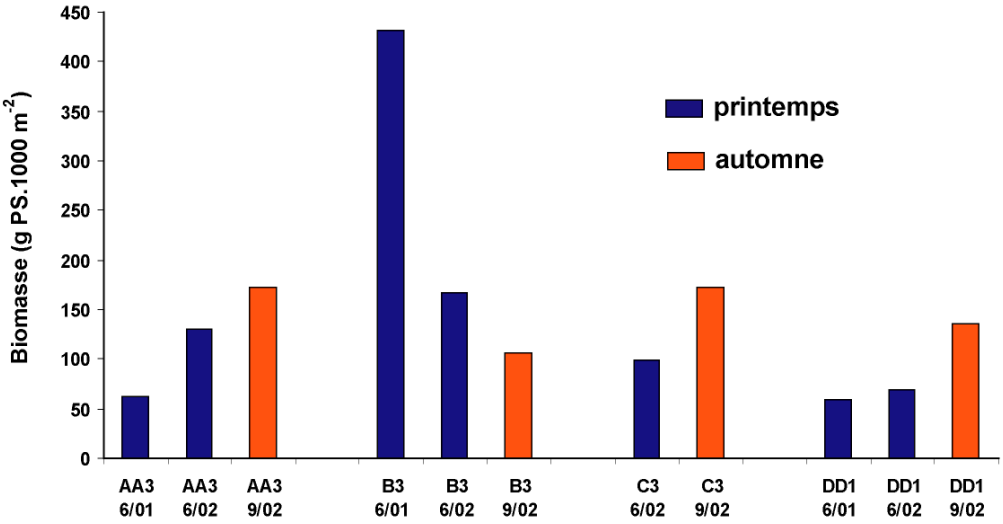


Figure 2.4 14 : Variations saisonnières de la biomasse (g PS.1000 m^{-2}) au sein de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière.

2.4 3 2 Coefficient de dominance (abondance x biomasse)

Les coefficients de dominance calculés sur les abondances et les biomasses de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière révèlent la forte dominance des crustacés décapodes (*Liocarcinus depurator*, *Nephrops norvegicus*, *Munida rugosa* et *Crangon allmanni*) et la présence régulière de bivalves (*Nucula sulcata* et *Timoclea ovata*) et du gastéropode *Turritella communis* (tableau 2.4 6). Au sein d'une même station, ce coefficient intégrateur traduit à la fois les variabilités inter-annuelles (liées au recrutement) et saisonnières (abondances plus élevées au printemps qu'à l'automne, et les biomasses plus élevées à l'automne). Ces variabilités peuvent être fortes : c'est le cas pour *L. depurator* et *N. norvegicus* en AA3, B3 et DD1. A l'inverse, le coefficient est stable pour *M. rugosa* en C3. A l'exception de la station B3, une tendance saisonnière se dessine avec la diminution de dominance de la crevette *Crangon allmanni* au sein du peuplement (stations AA3, C3 et DD1) et l'augmentation de celle des individus prédateurs de la mégafaune (*L. depurator* et *N. norvegicus*) en situation automnale. La station DD1 présente une originalité lors de l'échantillonnage de septembre 2002 avec une forte dominance des échinodermes *Astropecten irregularis* et *Ophiura texturata*.

Tableau 2.4 6 : Evolution saisonnière des coefficients de dominance (abondance x biomasse) de l'épifaune benthique. Les espèces « leaders » sont en rouge et encadrées, les espèces dominantes sont en rouge et les espèces importantes en jaune.

Embranchement	Espèces	AA3 6/01	AA3 6/02	AA3 9/02	B3 6/01	B3 6/02	B3 9/02	C3 6/02	C3 9/02	DD1 6/01	DD1 6/02	DD1 9/02
Crustacé	*Liocarcinus depurator*	**267,1**	**63,2**	**367,2**	**22,5**	5,1	**53,2**	14,0	**242,1**	**83,3**	18,1	**262,7**
Crustacé	*Crangon allmanni*	**165,1**	**45,5**	5,9	11,2	**21,3**	**63,9**	**234,5**	2,3	**47,7**	0,0	0,7
Crustacé	*Nephrops norvegicus*	**121,3**	**70,0**	**300,0**	**177,4**	**35,7**	**551,9**	2,2	**120,4**	0,1	11,0	0,5
Mollusque	*Turritella communis*	**75,1**	**295,4**	**28,4**	**80,1**	0	**96,8**	2,2	**9,8**	**64,4**	**1321,3**	**67,1**
Crustacé	*Munida rugosa*	**47,6**	**87,9**	**1018,4**	**146,2**	**616,3**	14,8	**1553,8**	**1116,7**	8,4	2,8	6,8
Mollusque	*Timoclea ovata*	14,6	**78,7**	**86,8**	4,5	0	12,0	0,4	**109,7**	2,5	**69,2**	13,1
Mollusque	*Nucula sulcata*	14,3	1,5	3,8	**311,0**	**759,1**	**146,0**	0,1	**66,7**	0	1,2	0
Crustacé	*Goneplax rhomboïdes*	14,1	0	**47,0**	1,9	**39,7**	7,7	3,6	9,1	0,6	12,7	0,8
Crustacé	*Macropodia deflexa*	0,4	0	0	0	0	0	1,7	0	**32,0**	3,4	1,8
Echinoderme	*Astropecten irregularis*	0,5	0	0	0	8,8	0	0	0	**25,8**	0	**371,2**
Echinoderme	*Ophiura texturata*	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0,2	**297,7**
Crustacé	*Macropipus tuberculatus*	0	0	0	0	0	0	0	0	1,3	0,4	**61,5**

Espèce « leader » **Espèce dominante** **Espèce importante**

2.4 4 Exemples de la variabilité saisonnière au sein de la mégafaune

2.4 4 1 La langoustine (*Nephrops norvegicus*)

Les langoustines collectées au chalut à perche de 6 m d'ouverture (maille 20 mm) lors des campagnes printanière *GASPROD* et automnale *TROPHAL II* ont été sexées et mesurées afin de connaître la dynamique de leur population entre ces deux périodes (figure 2.4 15). Cette dynamique se traduit par l'augmentation de la taille des individus d'avril à septembre et l'arrivée d'une nouvelle cohorte en septembre (flèche verte). De plus, l'absence dans les captures des langoustines femelles dont le cephalothorax mesure plus de 27 mm (taille de première maturité) est particulièrement sensible en septembre. En effet, alors qu'en avril les proportions de langoustines mâles et femelles de grande taille apparaissent similaires (zone grisée ; figure 2.4 15), seuls des mâles sont retrouvés en septembre.

Cette absence des femelles s'explique par le mode de reproduction de ces crustacés fouisseurs. Après l'accouplement (mars-avril), les femelles pondent (à partir d'avril). Ensuite de juillet à février, avec leurs œufs fécondés sur l'abdomen, elles passent la majeure partie de leur temps dans des terriers où elles se nourrissent moins et deviennent ainsi moins accessibles aux engins de pêche (Conan, 1978).

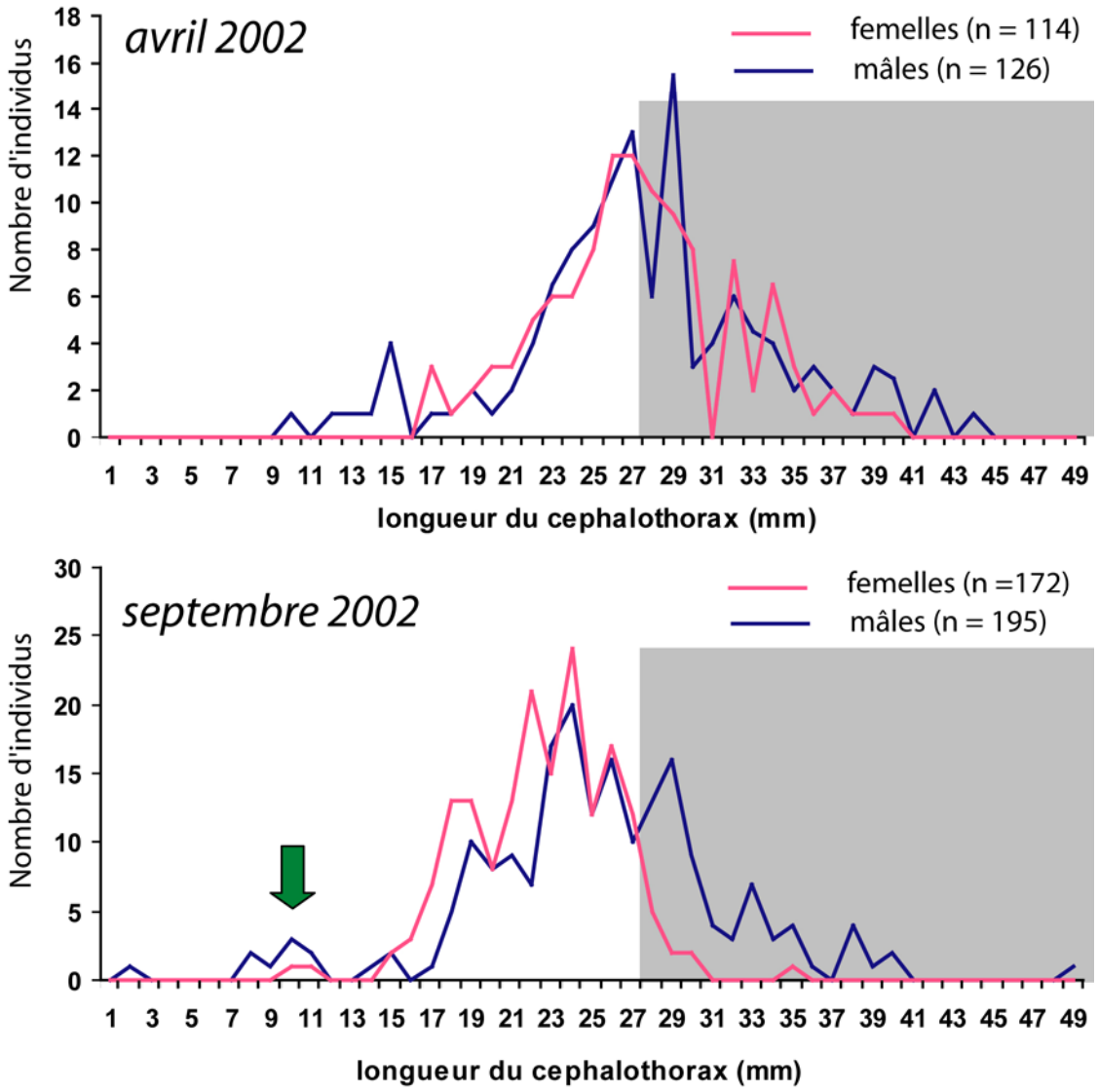


Figure 2.4 15 : Variations saisonnières de la longueur du cephalothorax des langoustines (*Nephrops norvegicus*) capturées au chalut à perche de 6 m d'ouverture (maille 20 mm) sur le plateau continental Nord Gascogne. La flèche verte indique une nouvelle cohorte en septembre. La zone grisée correspond à la longueur du cephalothorax pour la maturité sexuelle des langoustines femelles, n est le nombre d'individus mesurés.

2.4 4 2 La galathée (*Munida rugosa*)

L'augmentation de la taille des nouvelles recrues de galathées a également été suivie au cours de l'année 2002 à l'aide du chalut à perche de 2 m d'ouverture muni d'une maille de 4 mm (figure 2.4 16). La taille moyenne des céphalothorax de ces juvéniles est significativement différente entre les trois périodes d'échantillonnage (test H de Kruskal-Wallis, $p < 0{,}0001$). Elle passe de 2,9 mm en juin, à 4,4 mm en août et 5,8 mm en septembre.

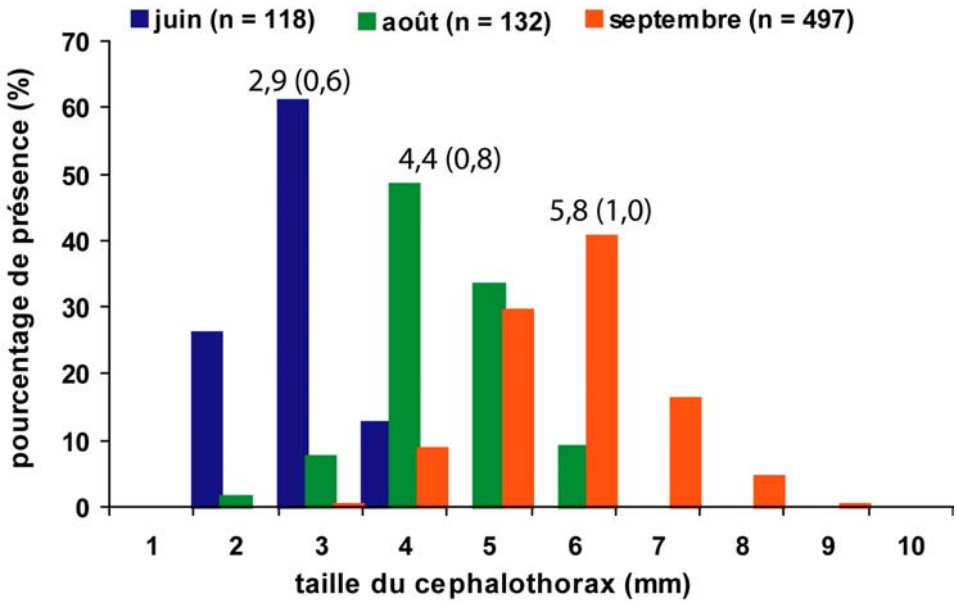


Figure 2.4 16 : Evolution saisonnière au cours de l'année 2002 de la taille du cephalothorax des galathées *Munida rugosa* capturées au chalut à perche de 2 m d'ouverture (4 mm de maille) sur la zone C. Les moyennes et les écarts types, entre parenthèses, sont indiqués sur le graphique, n est le nombre d'individus mesurés.

2.4 4 3 Le merlu (*Merluccius merluccius*)

La longueur totale des juvéniles de merlus (*Merluccius merluccius*) capturés au chalut à perche de 2 m d'ouverture (maille de 20 mm) lors des campagnes *INTRIGAS IV* (juin 2002), *V* (août 2002) et *TROPHAL II* (septembre 2002) a été mesurée. La figure 2.4 17 illustre à la fois la croissance et la variabilité de la répartition spatiale des juvéniles de merlus. Deux cohortes principales sont discernables en juin 2002 : la première mesure 6 cm (zones C et D) et la seconde 8 à 9 cm en B, C et D. En août, deux cohortes sont également mises en évidence sur les zones C et D (taille de 8 cm) et sur les zones A, B et C (taille de 11 cm). En septembre, deux cohortes apparaissent clairement, la première sur les zones les plus côtières (A et B) avec une taille moyenne de 9 cm et la seconde en zone A (taille de 12 cm).

En plus de cette croissance saisonnière, l'abondance moyenne par trait de chalut est variable en fonction de la zone et du mois d'échantillonnage. En effet, les plus grandes abondances moyennes de juvéniles de merlus sont trouvées en juin et en août dans les zones C et D, les plus profondes, tandis qu'en septembre elles sont rencontrées dans les stations les plus côtières (zones A et B). Ces observations traduisent les déplacements des juvéniles de merlus au sein de la Grande Vasière au cours de la période printemps-été.

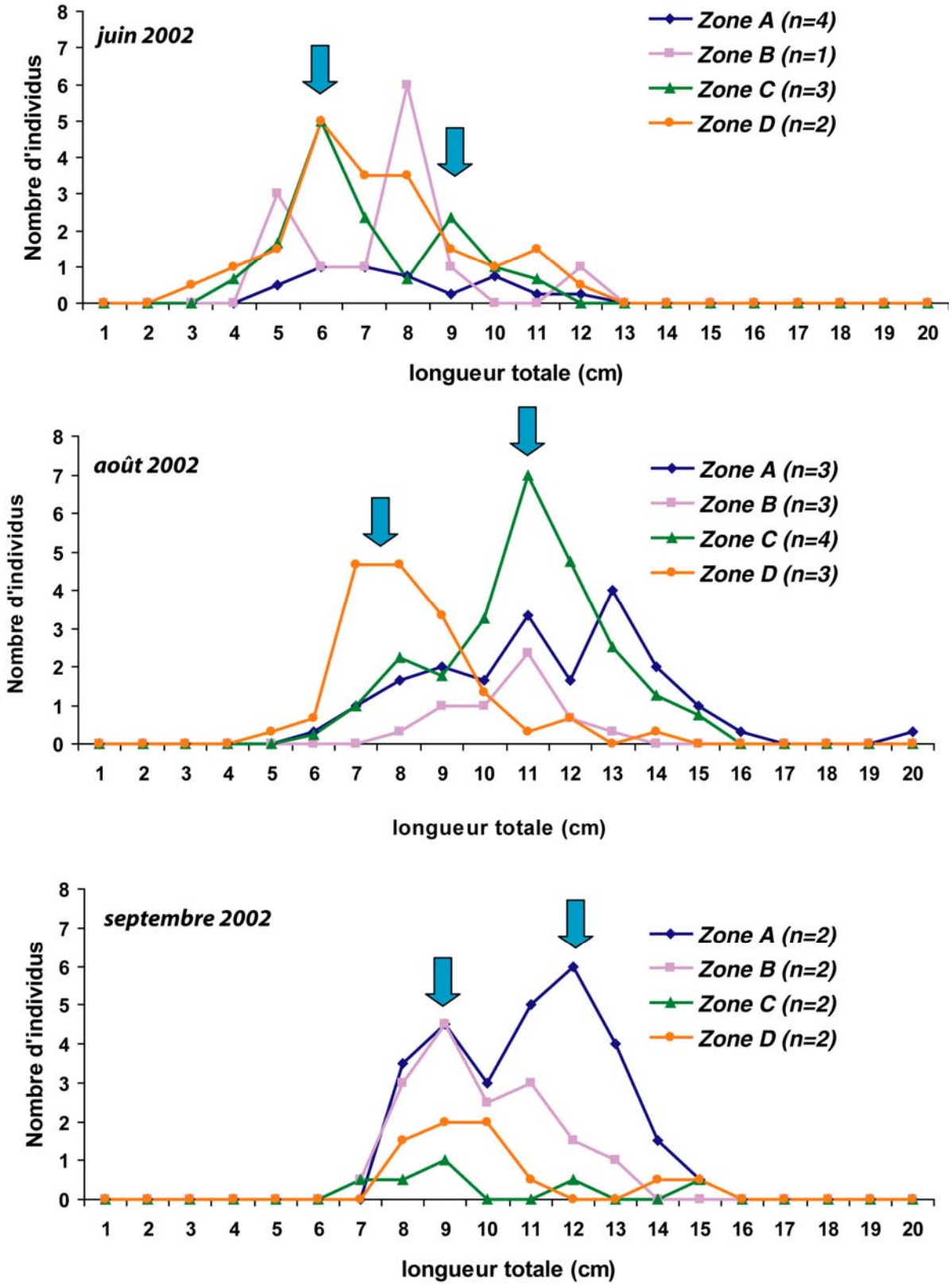


Figure 2.4 17 : Variabilité spatio-temporelle du nombre moyen de juvéniles de merlus (*Merluccius merluccius* ; 0-20 cm) par classe de taille (cm) et par trait de chalut sur la Grande Vasière. Les données ont été collectées avec un chalut à perche de 2 m d'ouverture (20 mm de maille) pour des durées de traits de 20 minutes. Les cohortes sont indiquées par des flèches, n est le nombre de traits de chalut réalisé pour calculer les moyennes.

2.4 5 Synthèse et discussion

2.4 5 1 Dynamique sédimentaire

Granulométrie

A l'exception d'une légère augmentation du taux de pélites en AA1, aucun envasement estival n'est constaté en 2002. Cette observation va à l'encontre de celles de Delanoë et Pinot (1980a) qui, sur la vasière externe (correspondant aux zones A, B, C et D), opposent un dévasement hivernal « toujours sensible » à un envasement estival superficiel (mesures à la benne Shipek sur les 1 à 2 premiers centimètres du sédiment). Il faut néanmoins rappeler qu'au cours de notre étude, les granulométries sont réalisées sur les 10 premiers centimètres du sédiment (lieu majoritaire de vie de l'endofaune benthique), les apports sédimentaires superficiels (premiers millimètres du sédiment) sont donc probablement plus difficilement détectables car dilués.

Au contraire, le taux de pélites diminue à la station BB1. Bien que l'existence d'une hétérogénéité à micro-échelle pouvant expliquer la différence de granulométrie sur la station BB1 entre juin et août ne puisse être exclue, cette même tendance vers une faible teneur en pélites est observée à nouveau en septembre. La dynamique sédimentaire de la station BB1 apparaît originale. La mesure du taux de pélites réalisée sur les échantillons de la campagne *INTRIGAS II* (juin 2001) indique un taux voisin de 15 %, c'est-à-dire proche de ceux d'août et de septembre 2002. Une hypothèse explicative peut être avancée : cette station aurait bénéficié de forts apports pélitiques ponctuels et aurait subi un dévasement au cours de l'été dont l'origine reste à déterminer (hydrologie locale, passage d'engins traînants,…).

A l'échelle de la période avril – septembre, les stations les plus au large sont les plus stables au regard de leurs caractéristiques granulométriques. Les stations de la marge externe sont également celles qui présentent le moins de variations à long terme (sous chapitre 2.2). Cette stabilité s'explique par leur profondeur (de 130 à 150 m) qui les rend moins sensibles à la houle, par une granulométrie plus grossière et donc moins mobilisable par les courants (de marée, de pente, ondes internes), et par la faible activité de pêche au chalut de fond qui règne dans la zone.

Il semble ainsi établi que des pélites « circulent » au sein de la Grande Vasière et que la dynamique sédimentaire est relativement active sur sa partie centrale à l'échelle de la période d'échantillonnage. Cela avait déjà été mis en évidence par Delanoë et Pinot (1980a). Néanmoins, la variabilité saisonnière des dynamiques sédimentaires à l'échelle de la partie centrale de la Grande Vasière demeure encore méconnue et des évolutions locales inverses ont été révélées au cours de cette étude. Ainsi, la dynamique hivernale, considérée comme propice au « dévasement » sous l'action des tempêtes (Pinot, 1974 ; Delanoë et Pinot, 1980a) reste à explorer. De plus, la variabilité spatio-temporelle des forçages, dont l'effort de pêche et la capacité potentielle du sédiment à être remis en suspension en fonction des différents types sédimentaires, doit encore être étudiée.

Matière organique

Le taux de matière organique du sédiment en fonction de la profondeur montre des profils différents aux deux saisons d'échantillonnage. Sur la partie centrale de la Grande Vasière, les teneurs en matière organique dans le sédiment sont plus élevées au printemps et la station BB1, la plus envasée, présente le plus fort taux superficiel de matière organique. Ces plus fortes teneurs en matière organique au printemps seraient la résultante des apports trophiques pélagiques par sédimentation sur le plateau continental Nord Gascogne. Ces apports sont maximaux de mars à avril et minimaux à partir de la fin du mois d'août jusqu'en février (Loyer, 2001). La station G, sur des vases côtières, montre la tendance inverse avec des valeurs de matière organique plus fortes à l'automne. Cette observation est liée d'une part à la teneur en pélites qui, sur la station G, est moins importante au printemps qu'à l'automne et d'autre part aux apports par sédimentation qui sont plus importants en milieu côtier (Loyer, 2001).

Les profils de matière organique illustrent le rôle de la bioturbation dans cet écosystème. Au printemps, la matière organique est incorporée en profondeur dans le sédiment (fortes teneurs en surface et entre 6 et 12 cm) et est consommée essentiellement dans les premiers centimètres (1 à 6 cm). A l'automne, les profils sont homogènes en fonction de la profondeur et les teneurs en matière organique sont faibles, traduisant le mélange de cette couche sédimentaire et la consommation de la matière organique par les organismes endogés (bactéries, meiofaune, macrofaune et mégafaune). Au cours de cette étude, nombre d'espèces bioturbatrices ont été échantillonnées : *Brissopsis lyrifera*, *Dasybranchus gajolae*, *Callianassa subterranea*, *Alpheus glaber*, *Nephrops norvegicus*, etc. L'importance de la couche de mélange rencontrée à l'automne peut être la résultante, outre de la bioturbation, de l'action des engins de pêche auxquels s'ajoutent localement les remaniements engendrés par la dynamique sédimentaire propre de l'écosystème.

2.4 5 2 Dynamique des communautés benthiques

Macrofaune benthique

Les communautés benthiques installées sur la Grande Vasière s'adaptent directement aux dynamiques sédimentaires et à la variabilité saisonnière des apports trophiques (Beukema et Cadée, 1997). Or, au cours de cette étude, peu de variations des descripteurs synthétiques du peuplement de la macrofaune benthique ont été détectées entre les prélèvements printaniers et automnaux au sein d'une même station. Ainsi, en dépit d'un important forçage saisonnier imposé par la sédimentation de la matière organique particulaire d'origine pélagique (Loyer, 2001), la richesse spécifique moyenne, l'abondance moyenne et la biomasse moyenne de la macrofaune benthique demeurent relativement stables entre mai, juin et septembre pour une station donnée. Néanmoins, une forte hétérogénéité existe pour la biomasse au sein des réplicats d'une station. Cette hétérogénéité provient de l'échantillonnage d'individus de grande taille à large dispersion. Sur la Grande Vasière, ce sont essentiellement les crustacés endogés *Alpheus glaber*, *Callianassa subterranea* et *Upogebia deltaura*, l'oursin *Brissopsis lyrifera* et le bivalve *Solecurtus chamasolen* et, sur la marge externe, l'oursin *Spatangus purpureus*, le bivalve *Astarte sulcata* et le gastéropode *Apporhais pespelicani*.

Pour l'écosystème benthique de Northumberland, en Mer du Nord aux caractéristiques proches (sables fins envasés - vases sableuses, 80 m de profondeur), Buchanan et Warwick (1974) constatent également peu d'évolution de la biomasse de la macrofaune benthique entre juin et

septembre (respectivement 4,5 et 4,2 g PSLC.m^{-2}) ; cependant, elle est légèrement plus faible en janvier (3,4 g PSLC.m^{-2}). De même, ils remarquent que les espèces les plus grandes (poids de plus de 100 mg PSLC) apparaissent sporadiquement en faibles abondances mais représentent 22 % de la biomasse totale, induisant une hétérogénéité entre les réplicats. Sur la Grande Vasière, les deux espèces correspondant à cette définition en juin 2001 (*Brissopsis lyrifera* et *Alpheus glaber*) représentaient 19 % de la biomasse totale. La large dispersion spatiale de la richesse spécifique de la macrofaune benthique permet également d'expliquer l'hétérogénéité des biomasses à l'échelle de la station.

La diversité spécifique réelle apparaît sous-estimée par rapport à celle échantillonnée, elle traduit la grande dispersion de la macrofaune benthique sur le plateau continental. Les zones d'échantillonnage se séparent en trois groupes distincts suivant un gradient côte-large croissant contrairement au taux de pélites. La zone G, la plus envasée à la côte, est la plus pauvre en espèces et les indices de diversité et d'équitabilité de ses peuplements sont les plus faibles aux deux saisons. Les quatre zones de la Grande Vasière ont des richesses spécifiques très proches et moyennes au regard de celle de la zone de la marge externe, qui présente les plus fortes richesses spécifiques. Aucune tendance saisonnière d'évolution de l'indice de Shannon-Weaver et de l'équitabilité des peuplements n'est mise en évidence.

Ainsi, la comparaison des situations de juin et de septembre n'a pas permis de mettre en évidence de différences saisonnières au sein des communautés de la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne.

Epifaune

Sur la Grande Vasière, les crustacés décapodes (*Nephrops norvegicus*, *Munida rugosa*, *Liocarcinus depurator*) constituent le groupe taxonomique dominant chez les invertébrés de la mégafaune benthique. Cette dominance est vérifiée pour de nombreux plateaux continentaux atlantiques européens (Lagardère, 1977 ; Basford *et al.*, 1989 , Farina *et al.*, 1997). A la différence de la macrofaune benthique collectée à la benne, des variations saisonnières plus marquées apparaissent pour l'épifaune collectée au chalut à perche. En effet, l'épifaune de la Grande Vasière montre une variabilité saisonnière avec une évolution printemps-automne inverse pour l'abondance (plus élevée au printemps) et la biomasse (plus élevée à l'automne). La plus forte abondance collectée en juin est liée d'une part à la présence d'espèces suprabenthiques (*Crangon allmanni*), qui profitent de l'enrichissement de la chaîne trophique pélagique au printemps et d'autre part au recrutement des organismes benthiques de grande taille dont *Munida rugosa* qui peut avoir des abondances élevées localement. Les plus fortes biomasses échantillonnées en septembre résultent à la fois de la croissance des individus et des migrations de certaines espèces.

2.4 5 3 Hypothèse d'évolutions saisonnières et de fonctionnement trophique

L'évolution de juin à septembre de la macrofaune benthique de la Grande Vasière et de la marge externe apparaît originale par sa stabilité par rapport aux écosystèmes côtiers où le fonctionnement, contraint par l'alternance saisonnière des forçages abiotiques (température, lumière) et biotiques (disponibilité de la ressource trophique), engendre une dynamique des communautés benthiques. A l'inverse, la grande épifaune collectée au chalut à perche montre une évolution avec des abondances plus fortes au printemps et des biomasses plus fortes à la fin de l'été.

Dans un écosystème sténotherme à l'échelle annuelle comme la Grande Vasière (variation de l'ordre de 1°C de la température de l'eau de fond), qui appartient à l'étage circalittoral du large, la variabilité saisonnière des forçages climatiques est faible. Ainsi, cette stabilité thermique n'engendre pas de modification métabolique majeure chez les organismes benthiques.

La production primaire et les apports trophiques d'origine pélagique par la sédimentation, qui constituent l'alimentation des consommateurs primaires benthiques du plateau continental Nord Gascogne, montrent une forte saisonnalité avec des maximums en fin d'hiver et au début du printemps (Lampert, 2001 ; Loyer, 2001 ; Lampert *et al.*, 2002 ; Gohin *et al.*, 2003). Ce signal trophique printanier correspond souvent à la période d'émission des larves de la faune d'invertébrés benthiques (polychètes et crustacés) et de poissons benthiques (sole ; Le Fèvre-Lehoërff *et al.*, 1997). Le recrutement succède à l'émission des larves après quelques semaines (Thouzeau, 1991 ; Thouzeau *et al.*, 1991 ; Chauvaud *et al.*, 1996). Pour la macrofaune benthique, aucune augmentation d'abondance traduisant le recrutement n'a été mise en évidence au cours de cette étude. Deux explications peuvent être évoquées : le pas de temps d'échantillonnage (juin et septembre) ne permet peut-être pas la détection des recrues et la taille du maillage utilisé (1 mm) peut avoir laissé échapper la majorité des post-larves. Par contre, chez les organismes de plus grande taille de l'épifaune, ces épisodes de recrutement ont été observés.

Sur la Grande Vasière, pour la période considérée, les consommateurs primaires de la macrofaune montrent une relative stabilité de leur biomasse alors que la mégafaune, composée majoritairement de prédateurs, augmente la sienne. Ces dynamiques de populations de prédateurs de la mégafaune ont des répercussions trophiques au sein des peuplements. En effet, ces espèces de la mégafaune benthique, comme *N. norvegicus* et *L. depurator*, se nourrissent d'organismes de l'épifaune et de l'endofaune (Lagardère, 1977 ; Freire, 1996). Ainsi, en plus des migrations spatio-temporelles constatées entre les zones de la Grande Vasière pour les poissons et de la réduction de l'activité alimentaire de certaines espèces (femelle de langoustines grainées), les prédateurs qui changent de régime alimentaire au cours de leur croissance, engendrent une variabilité saisonnière importante de la prédation (Le Loc'h et Hily, soumis). Une hypothèse explicative de la stabilité de la biomasse de la macrofaune est la régulation par les prédateurs de la mégafaune épigée. En effet, la stabilité des biomasses et des abondances de la macrofaune pourrait être la conséquence de la prédation exercée par la mégafaune épigée. La production secondaire des consommateurs primaires de la macrofaune serait consommée et contrôlée par les prédateurs (revue dans Jean, 1994). Dans les

écosystèmes côtiers tempérés, le schéma classique de fonctionnement des communautés benthiques est que l'augmentation de la température, de la photopériode ou de la disponibilité en nourriture engendre tout d'abord la gamétogénèse, la reproduction puis la croissance somatique. Les consommateurs primaires sont les premiers dont la biomasse augmente (d'abord les suspensivores ensuite les déposivores), puis la biomasse des prédateurs va augmenter aux dépens de celle des espèces proies (Christensen et Kanneworff, 1985). Sur la Grande Vasière, la température variant peu, la disponibilité en nourriture serait le signal déclencheur de cette dynamique.

2.4 6 Conclusion

L'objectif de ce sous-chapitre était de quantifier l'amplitude moyenne de la variabilité saisonnière des peuplements benthiques de la Grande Vasière. Les difficultés de cette étude résidaient d'une part dans la grande échelle spatiale à couvrir (si la Grande Vasière est apparemment homogène, des contrastes locaux peuvent exister), et d'autre part dans le pas de temps choisi, c'est-à-dire deux saisons le printemps et la fin de l'été, les prélèvements étant essentiellement réalisés en juin 2001 et septembre 2002.

La variabilité des peuplements de la macrofaune benthique de la Grande Vasière et de sa marge externe apparaît faible entre juin et septembre, tant au niveau de la richesse spécifique, de l'abondance, de la biomasse que de la composition en groupes trophiques. L'épifaune, essentiellement composée de prédateurs, montre au contraire une abondance plus élevée au printemps et une biomasse plus forte à la fin de l'été.

Pour appréhender la variabilité de ces peuplements dans la partie centrale de la Grande Vasière à l'échelle annuelle, l'échantillonnage réalisé au cours de cette étude doit être étendu d'une part aux autres périodes de faibles apports trophiques (fin de l'automne et hiver) limitant potentiellement les consommateurs primaires, et d'autre part aux périodes de forts apports trophiques (blooms post-hivernal et printanier). Le rôle des organismes à turn-over rapide (meiofaune et bactéries) doit également être considéré dans la réponse de l'écosystème benthique à la saisonnalité des apports saisonniers.

2.5 Impacts de la pêche sur les peuplements

La pêche au chalut de fond est une source de perturbation chronique sur les plateaux continentaux ; elle affecte les habitats benthiques à l'échelle de la planète (Kaiser *et al*., 2000). La pêche modifie la diversité, la structure trophique et la productivité des communautés d'invertébrés benthiques (Dayton *et al.*, 1995 ; Jennings et Kaiser, 1998 ; Lindeboom et de Groot, 1998 , Collie *et al.*, 2000 ; Kaiser et de Groot, 2000). Des études expérimentales et *in situ* ont mis en évidence des réductions d'abondance au sein des communautés de l'endo- et de l'épifaune après le passage des chaluts de fond et une vulnérabilité plus grande des espèces fragiles (à grande taille et à croissance lente) par rapport aux espèces de petite taille (Thrush *et al.*, 1998 ; Tuck *et al.*, 1998 ; Hall-Spencer *et al.*, 1999 ; Kaiser *et al.*, 2000). Ces impacts ne sont pas uniformes : ils sont fonction de la variabilité spatio-temporelle des efforts de pêche et varient selon le type d'habitat et d'environnement exploités (Kaiser *et al.*, 2003).

Le plateau continental Nord Gascogne, et tout particulièrement la Grande Vasière, est une importante zone de pêche au chalut de fond. Afin de déceler l'impact de cette pêche au sein des communautés benthiques, le stratificateur utilisé pour cette étude est l'effort de pêche au sein des rectangles statistiques CIEM. Les six zones d'échantillonnage se répartissent dans trois des quatre niveaux d'effort de pêche : les zones A, C sur la partie centrale de la Grande Vasière et G sur sa partie Nord correspondant aux zones les plus pêchées, B et D sur la partie centrale de la Grande Vasière dans des zones moyennement pêchées et la zone E sur la marge externe faiblement soumise à l'effort de pêche au chalut de fond (figure 2.5 1). Cependant, les quatre zones A, B, C et D de la partie centrale de la Grande Vasière qui appartiennent à la même entité sédimentaire et hydrologique, montrent des différences avec les zones E et G tant du point vue édaphique que de leur environnement hydrodynamique. Une grande prudence doit donc être employée lors de l'analyse de ces deux zones.

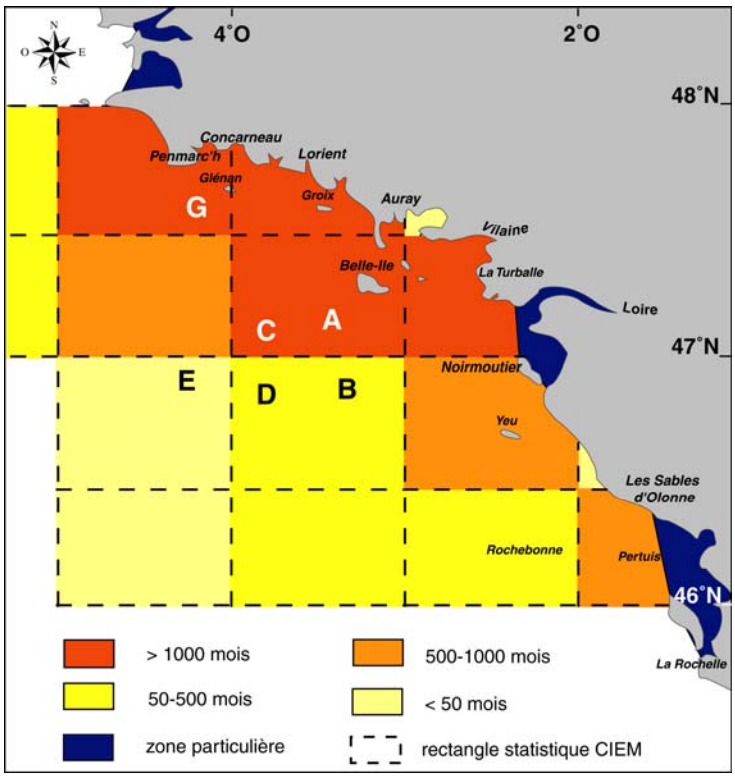


Figure 2.5 1 : Localisation des zones d'étude en fonction de l'effort de pêche (en nombre de mois) de la flotte de pêche aux engins traînants dans le Golfe de Gascogne, par rectangle statistique CIEM pour l'année 1996 (données IFREMER).

En fonction de ce gradient d'effort de pêche, différents descripteurs ont été analysés à l'échelle des communautés (richesse spécifique, indice de diversité, abondance, biomasse) ainsi que la répartition d'espèces de l'épifaune potentiellement les plus vulnérables (richesse spécifique, abondance, groupe trophique, mobilité, sensibilité). Les prélèvements utilisés (bennes Hamon et chalut à perche) sont issus des campagnes *INTRIGAS II* (juin 2001), *GASPROD* (mai 2002) et *TROPHAL II* (septembre 2002). Ces périodes ont été choisies pour tenir compte de la variabilité spatio-temporelle potentielle de l'effort de pêche et de celle des peuplements sur les zones étudiées.

2.5 1 Descripteurs des communautés

2.5 1 1 Modèle DIMO (« Diversity Monitoring »)

Le modèle DIMO permet la visualisation sur une seule représentation de la richesse spécifique, de l'indice de Shannon-Weaver et de l'équitabilité. Il a été proposé comme outil de surveillance des modifications au sein des communautés (Qinghong, 1995) et est utilisé ici pour l'analyse de la structure du peuplement.

Macrofaune benthique collectée à la benne Hamon

A l'exception des stations de la zone E (marge externe, zone la moins pêchée) qui présentent les plus fortes richesses spécifiques, aucune tendance sur la richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon-Weaver et l'équitabilité n'est observée en mai 2001 au sein de la macrofaune benthique de la partie centrale de la Grande Vasière bien que cette dernière soit soumise à différents efforts de pêche (figure 2.5 2).

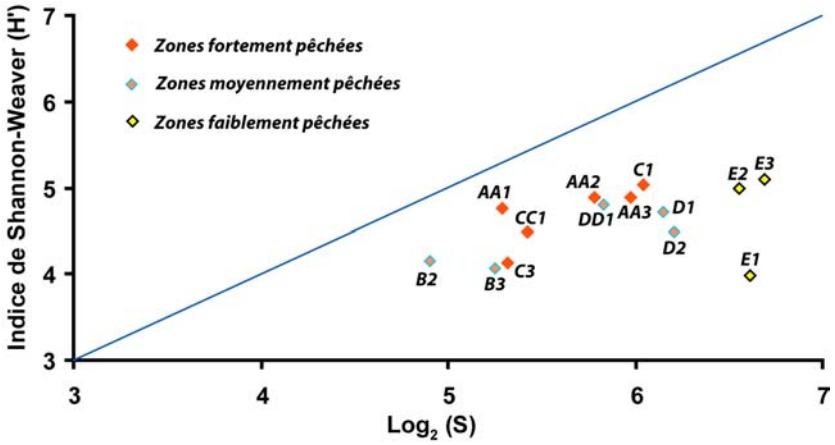


Figure 2.5 2 : Représentation du modèle DIMO appliqué à la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne collectée à la benne Hamon en mai 2001. S est la richesse spécifique.

En 2002, les stations de la partie centrale de la Grande Vasière et de sa marge montrent le même profil qu'en 2001. L'échantillonnage de 2002 intègre la zone G, la plus côtière et la plus envasée, qui n'avait pas été échantillonnée en 2001. Cette zone apparaît très différente des autres (figure 2.5 3). La macrofaune benthique échantillonnée au sein de cette zone possède, en effet, les plus faibles valeurs pour les trois paramètres considérés et ceci aux deux périodes d'échantillonnage.

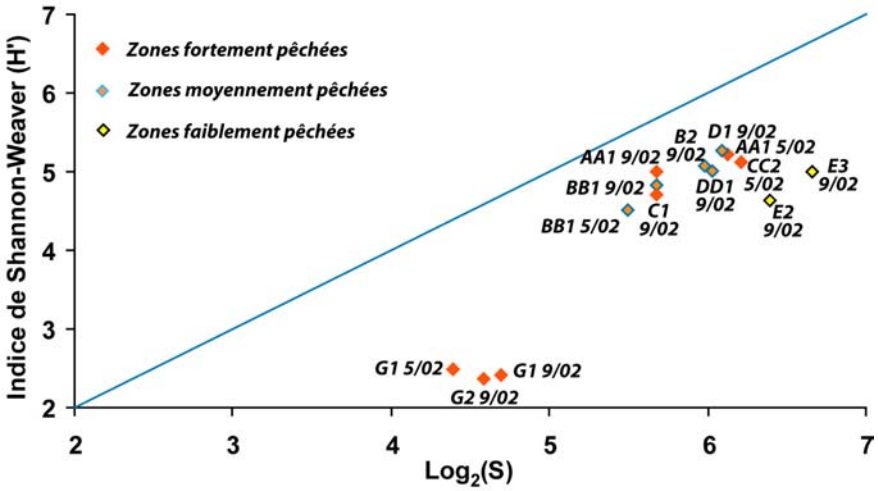


Figure 2.5 3 : Représentation du modèle DIMO pour la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne collectée à la benne Hamon en avril et septembre 2002. S est la richesse spécifique.

Epifaune collectée au chalut à perche (maille de 4 mm)

A l'exception de la station BB1 qui présente une faible richesse spécifique, les stations se classent suivant l'intensité croissante de l'effort de pêche du carré statistique auquel elles appartiennent (figure 2.5 4). Les stations des zones les plus exploitées ont les plus faibles richesses spécifiques et indices de diversité. Ainsi, pour des richesses spécifiques comparables, les stations C1 et D2 se distinguent par leurs indices de Shannon-Weaver, plus élevés dans les zones les moins pêchées. La situation particulière de la station BB1 s'explique par un faible nombre d'espèces échantillonnées et la dominance de deux espèces de crevettes (*Crangon allmanni* et *Processa nouveli*).

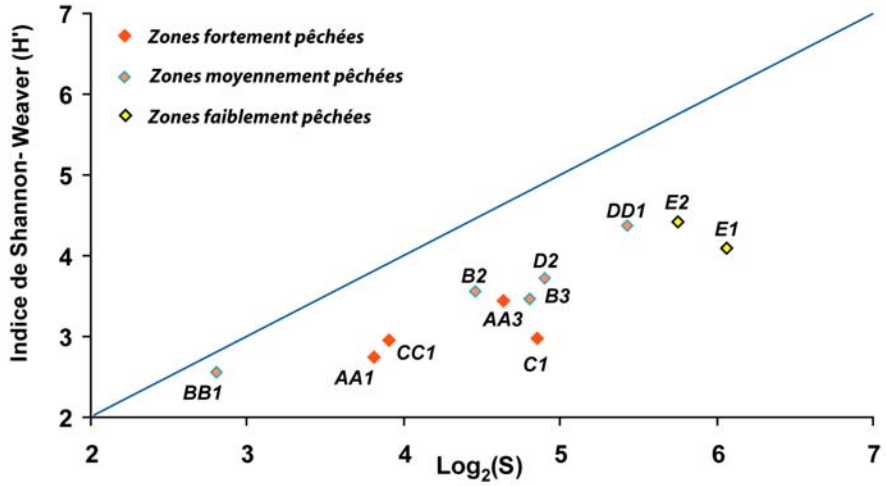


Figure 2.5 4 : Représentation du modèle DIMO pour l'épifaune du plateau continental Nord Gascogne collectée au chalut à perche (maille 4 mm) en mai 2001. S est la richesse spécifique.

Les stations sur lesquelles l'épifaune a été collectée en septembre 2002 s'individualisent nettement en deux groupes (figure 2.5 5) : d'une part, les stations des zones A et C, les plus pêchées et d'autre part, celles des zones B et D, les moins pêchées. La situation particulière de la station E2 à l'automne (faible richesse spécifique) par rapport au printemps résulte directement du temps de traîne raccourci (2 minutes au lieu de 5 pour toutes les autres stations) lors de l'échantillonnage spécifique de

cette station du aux contraintes liées au temps de tri de la faune collectée et au colmatage du chalut à perche. Sur la partie centrale de la Grande Vasière, la comparaison des deux situations saisonnières indique que les équitabilités saisonnières sont plus fortes au printemps.

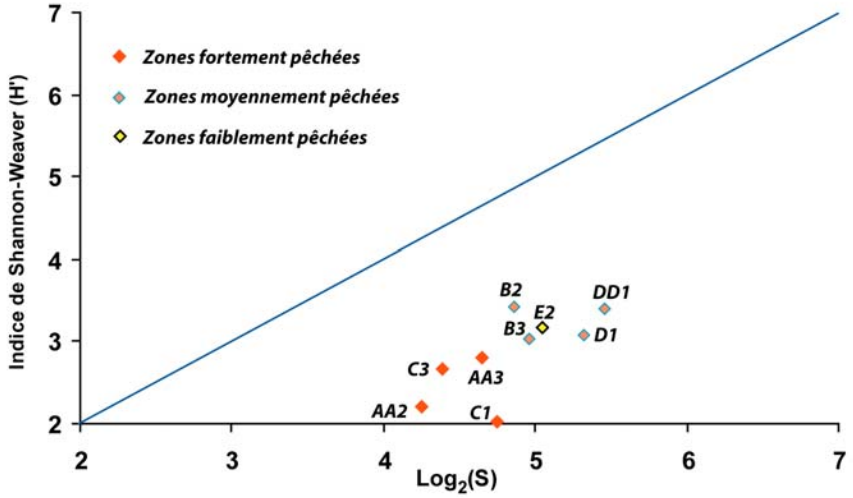


Figure 2.5 5 : Représentation du modèle DIMO pour l'épifaune du plateau continental Nord Gascogne collectée au chalut à perche (maille 4 mm) en septembre 2002. S est la richesse spécifique.

Mégafaune épigée et poissons associés collectés au chalut à perche (maille de 20 mm)

Les stations échantillonnées en mai 2001 montrent également un motif d'évolution inverse des richesses spécifiques et indices de diversité de la mégafaune épigée et des poissons associés et de l'effort de pêche (figure 2.5 6). Tout comme l'épifaune en mai 2001 (figure 2.5 4), les stations se répartissent suivant un continuum.

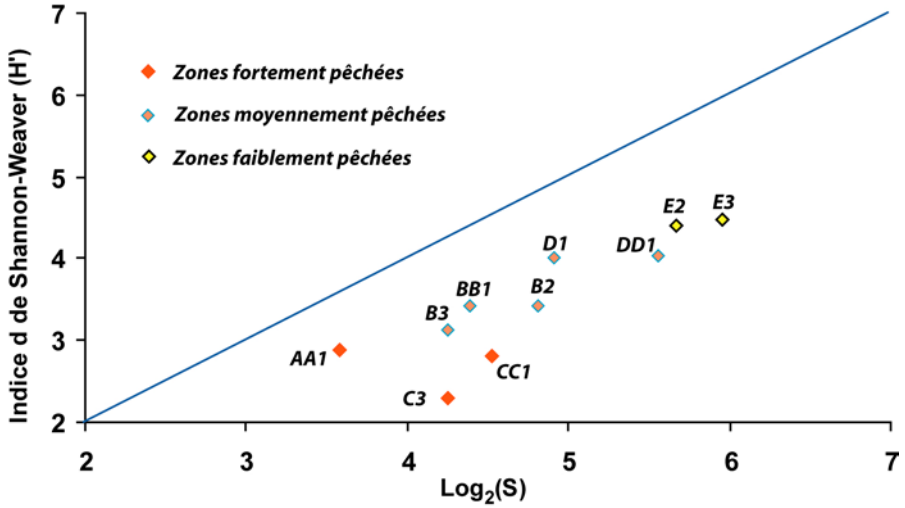


Figure 2.5 6 : Représentation du modèle DIMO pour la mégafaune épigée et les poissons associés collectés au chalut à perche (maille 20 mm) sur le plateau continental Nord Gascogne en mai 2001. S est la richesse spécifique.

En septembre 2002, la répartition des stations pour la mégafaune et les poissons associés présente un motif différent par rapport à mai 2001 (figure 2.5 7). La station G2, dans la zone la plus pêchée, est la moins riche en espèces et possède à la fois les plus faibles indices de Shannon-Weaver et

d'équitabilité. Comme lors de l'échantillonnage avec le maillage de 4 mm, le temps de traîne pour la station E2 sur la marge externe a été inférieur aux autres stations (5 minutes et 20 minutes pour les autres stations) expliquant sa faible richesse spécifique relative et limitant la comparaison avec les autres stations. Les faibles équitabilités et indices de diversité des stations B2, B3, D1, DD1 et E2 s'expliquent par la dominance en abondance des crevettes *Crangon allmanni* (36 % et 48 % de l'abondance pour respectivement B3 et B2), des échinodermes *Leptometra celtica* (36 % et 46 % de l'abondance respectivement en D1 et E2) et *Astropecten irregularis* (48 % de l'abondance en DD1). Ainsi, le gradient d'effort de pêche mis en évidence pour le printemps 2001 (figure 2.5 6) n'est pas visible sur la représentation graphique du modèle DIMO à l'automne sur la partie centrale de la Grande Vasière.

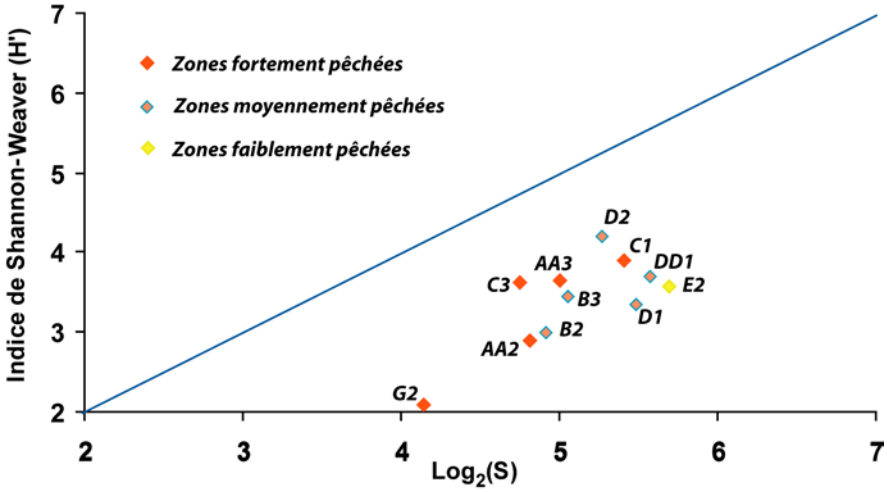


Figure 2.5 7 : Représentation du modèle DIMO pour la mégafaune épigée et les poissons associés collectés au chalut à perche (maille 20 mm) sur le plateau continental Nord Gascogne en septembre 2002. S est la richesse spécifique.

En résumé, le modèle DIMO met en évidence la singularité de la structure des stations de la zone G, appartenant à une des deux zones les plus pêchées mais sur un sédiment de vases pures. Ces différences apparaissent pour les trois compartiments faunistiques échantillonnés (macrofaune, épifaune et grande épifaune et poissons associés). Par contre, au sein des peuplements de macrofaune benthique de la partie centrale de la Grande Vasière collectée à la benne Hamon, aucune différence par rapport au gradient d'effort de pêche n'est mise en évidence. A l'inverse, la structure des communautés de l'épifaune ainsi que celle de la mégafaune épigée et des poissons associés montrent une répartition suivant le gradient d'effort de pêche, à l'exception de la mégafaune épigée et des poissons en septembre 2002.

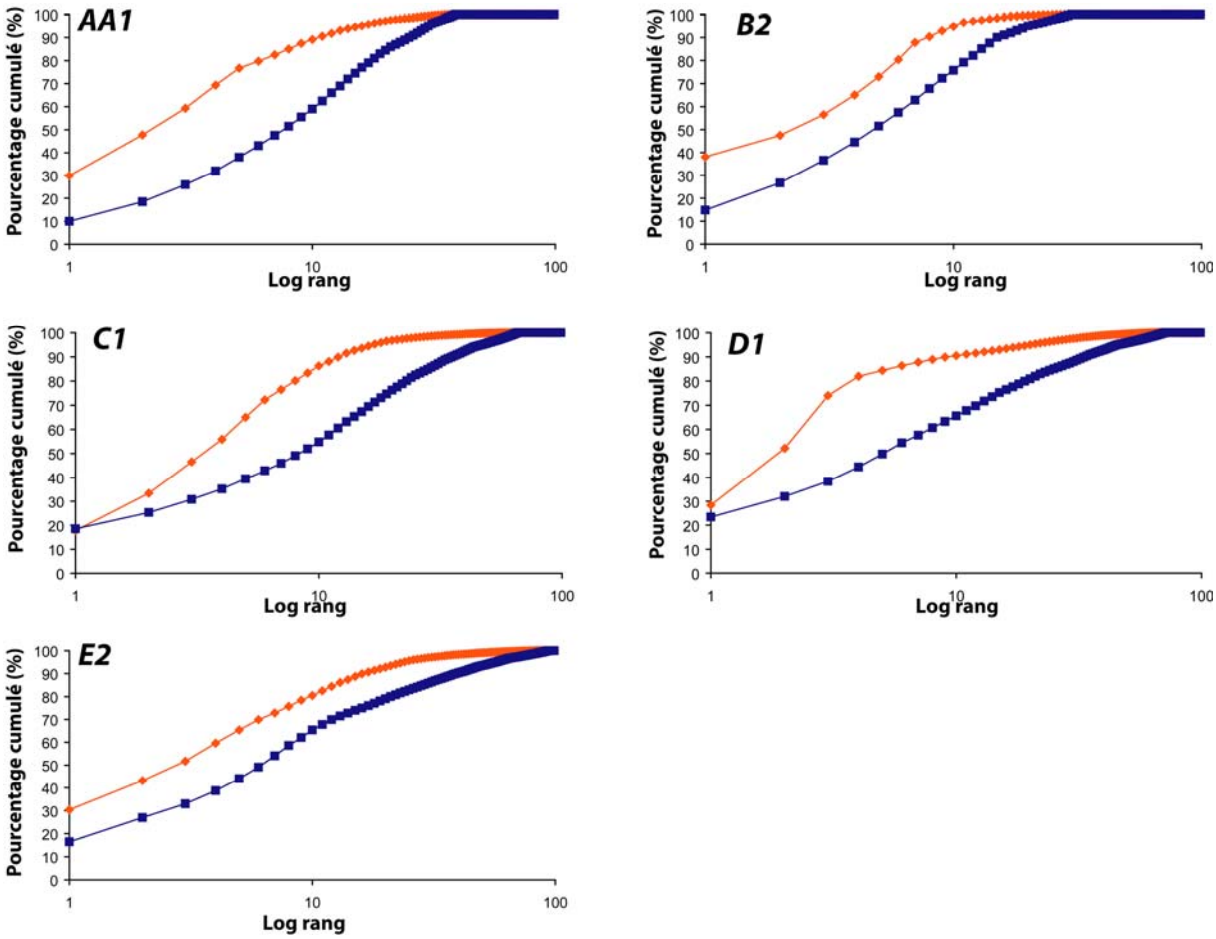
2.5 1 2 Comparaison des courbes Abondance/Biomasse

La méthode de la comparaison des courbes de rang en abondance cumulée et biomasse cumulée (« abundance/biomass comparison » : méthode ABC ; Warwick *et al.*, 1987) permet la détection de perturbations (naturelles, biologiques, physiques, chimiques) au sein de peuplements. En effet, lorsque la courbe en biomasse cumulée est au-dessus de celle en abondance cumulée, le milieu est dominé par une seule ou un petit nombre d'espèces de grande taille et en nombre relativement

faible. Il est considéré comme non perturbé. A l'inverse, lorsque la courbe en abondance cumulée est au-dessus de celle en biomasse cumulée, ce sont une ou un petit nombre d'espèces de petite taille mais en grand nombre qui dominent, et le milieu est considéré comme perturbé. La situation intermédiaire, pour laquelle les courbes se superposent ou se croisent, indique un milieu moyennement perturbé (Warwick *et al*., 1987). Dans cette étude, les données obtenues à la benne Hamon d'une part et au chalut à perche d'autre part ont été utilisées sans transformation pour détecter d'éventuelles différences dans la structure des communautés en relation avec l'effort de pêche (Kaiser*, et al.*, 2000 ; Blanchard *et al.*, soumis).

Macrofaune benthique collectée à la benne Hamon

Les courbes ABC réalisées sur la macrofaune collectée à la benne Hamon en mai 2001 sur la partie centrale de la Grande Vasière et sa marge externe, traduisent un milieu non perturbé, toutes les courbes de biomasse cumulée se situant toujours au-dessus des courbes en abondance cumulée (figure 2.5 8).



<u>Figure 2.5 8</u> : Courbes de pourcentage cumulé d'abondance (courbe bleue) et de biomasse (courbe rouge) en fonction du rang (méthode ABC) pour la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne collectée à la benne Hamon lors de l'échantillonnage de juin 2001.

L'échantillonnage de la macrofaune de la station G1 en septembre 2002 permet de mettre en évidence un croisement des courbes en abondance cumulée et en biomasse cumulée. Cette perturbation du peuplement se traduit par la forte abondance relative des polychètes endogées *Cirratulus* sp. (60 % de l'abondance totale ; figure 2.5 9). Comme en mai 2001, les stations de la partie centrale de la Grande Vasière et de la marge externe ne présentent pas de signes de perturbation.

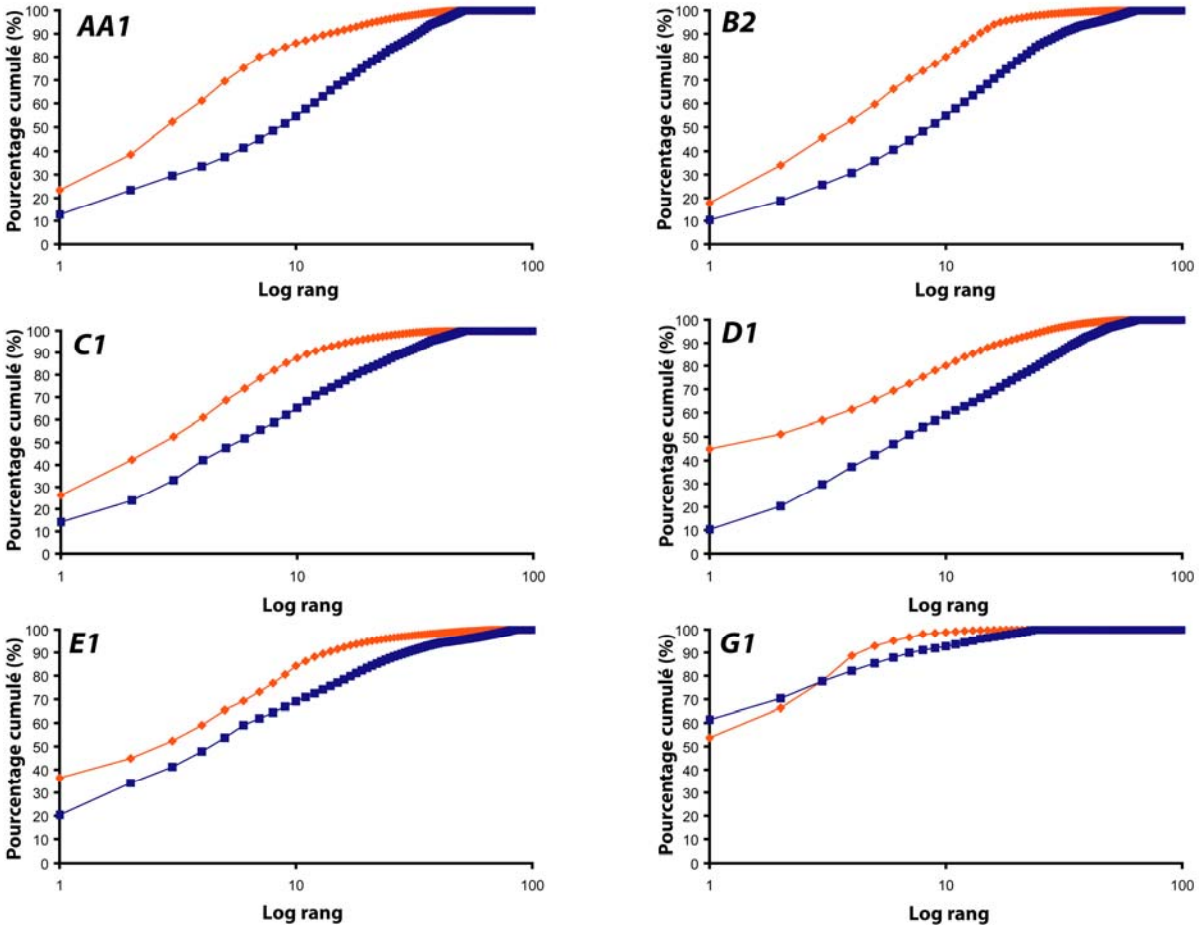
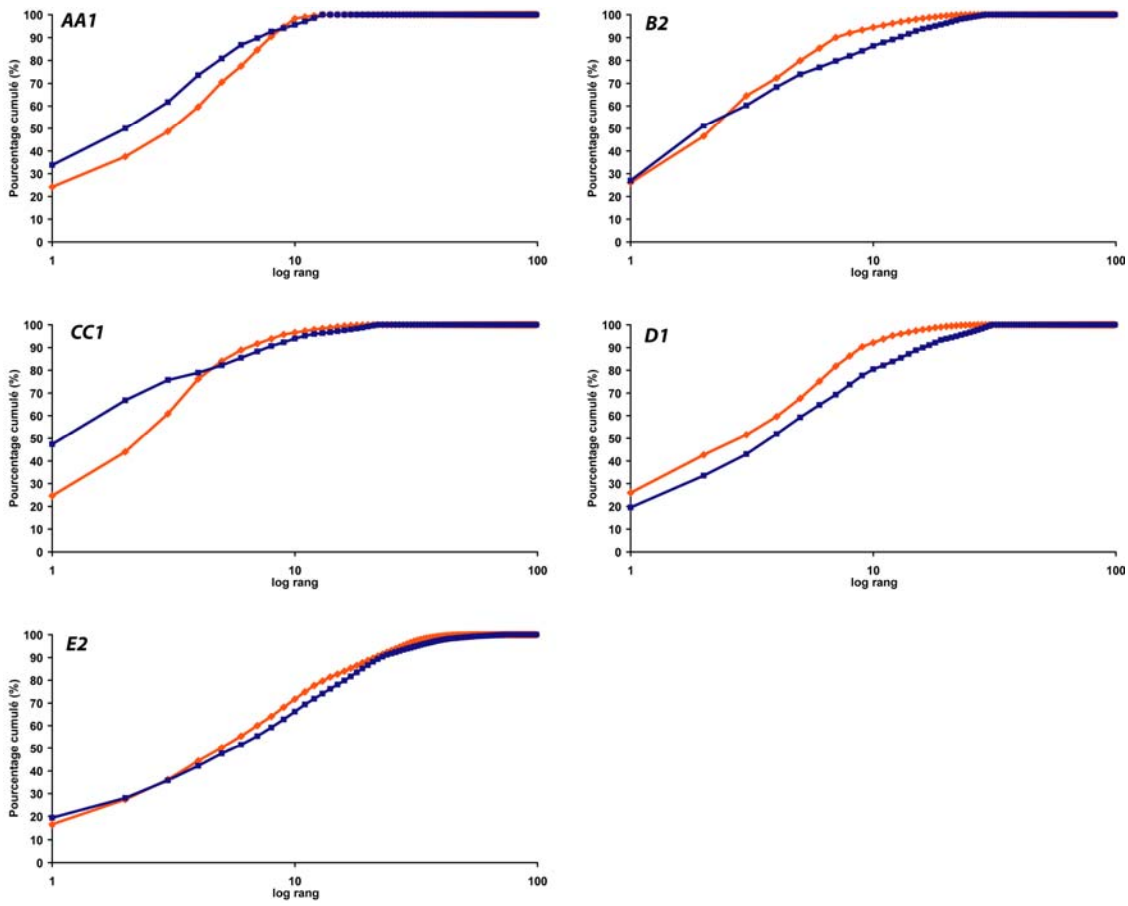


Figure 2.5 9 : Courbes de pourcentage cumulé d'abondance (courbe bleue) et de biomasse (courbe rouge) en fonction du rang (méthode ABC) pour la macrofaune benthique du plateau continental Nord Gascogne collectée à la benne Hamon en septembre 2002.

Mégafaune épigée et poissons associés échantillonnés au chalut à perche (maille 20 mm)

A la différence de la macrofaune collectée à la benne, la mégafaune épigée et les poissons associés présentent des différences au sein des évolutions de leurs courbes ABC (figure 2.5 10). Les stations AA1 et CC1, correspondant aux zones les plus pêchées, apparaissent perturbées avec une forte dominance de l'abondance par rapport à la biomasse en juin 2001. Ces deux stations sont dominées respectivement par deux crustacés carnivores opportunistes (*Liocarcinus depurator* et *Munida rugosa*). La station D1 n'apparaît pas perturbée, la courbe de biomasse cumulée étant au-dessus de celle en abondance. Cette station est dominée par l'étoile de mer *Astropecten irregularis*. La station B2 présente une situation intermédiaire avec un croisement des courbes, reflétant une perturbation moyenne. Cette station est co-dominée par les crustacés carnivores *Nephrops norvegicus* et *Munida rugosa*. Enfin, les courbes cumulées de la station E2, sur la marge externe, sont très proches, bien que

cette station soit soumise à un effort de pêche considéré comme faible. Elle est dominée par le crabe *Inachus dorsettensis*.



<u>Figure 2.5 10</u> : Courbes de pourcentage cumulé d'abondance (en bleu) et de biomasse (en rouge) en fonction du rang (méthode ABC) pour la mégafaune épigée et les poissons du plateau continental Nord Gascogne collectés au chalut à perche (maille de 20 mm) en juin 2001.

En septembre 2002, à la différence de juin 2001, les courbes d'abondance cumulée sont au-dessus de celles de biomasse cumulée pour toutes les stations échantillonnées à l'exception de la station D2 (figure 2.5 11). Les abondances au sein des peuplements sont fortement influencées par la présence d'une espèce (la crevette *Crangon allmanni* pour les stations AA2, B2 et C1 et le crinoïde *Leptometra celtica* pour E2). Ces dominances d'espèces grégaires ont des répercussions dans la distribution des abondances relatives, entraînant pour réponse une structure de peuplement perturbé. Une grande prudence s'impose donc dans l'analyse de ces courbes qui doit être menée en connaissant le contexte général des espèces concernées.

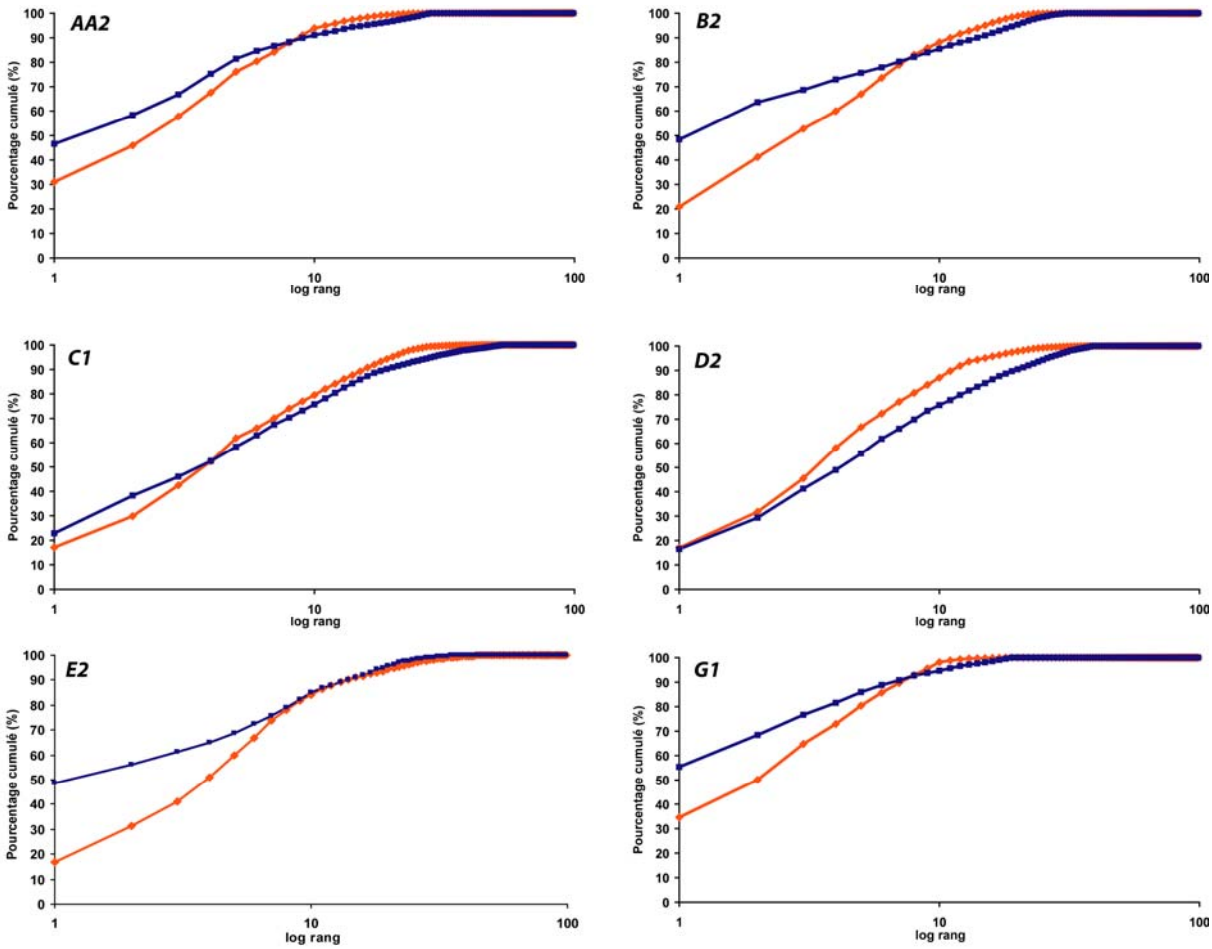


Figure 2.5 11 : Courbes de pourcentage cumulé d'abondance (en bleu) et de biomasse (en rouge) en fonction du rang (méthode ABC) pour la mégafaune épigée et les poissons associés du plateau continental Nord Gascogne collectés au chalut à perche (maille de 20 mm) en septembre 2002.

2.5 2 Cas particulier de l'épifaune

Les espèces de l'épifaune sont celles qui sont le plus directement soumises à l'impact du passage des engins de pêche sur le fond (Bergmann et Hup, 1992 ; Dayton*, et al.*, 1995 ; Freese *et al.*, 1999 ; Rumhor et Kujawski, 2000). Des études expérimentales ont montré que les pêcheries au chalut de fond augmentaient la mortalité des espèces cibles et des prises accessoires, et également des espèces benthiques non capturées par le chalut mais endommagées par le passage de l'engin (Bergmann et van Santbrinck, 1994). D'un autre côté, les pêcheries peuvent être bénéfiques pour les nécrophages, l'augmentation de leur mortalité par capture pouvant être compensée par les apports des rejets de pêche, la casse sur le fond ou la perturbation d'espèces benthiques facilitant leur prédation (Lindeboom et de Groot, 1998). L'épifaune apparaît donc comme un bon indicateur potentiel de la perturbation engendrée sur le fond par le passage des chaluts. Pour cette étude, 110 espèces appartenant à l'épifaune stricte (les crevettes en sont exclues) et collectées au chalut à perche de 4 mm de maillage ont donc été analysées en juin 2001 et septembre 2002 pour les stations correspondant aux quatre zones de la partie centrale de la Grande Vasière A, B, C, D et la zone E sur un sédiment de sables fins biogènes.

2.5 2 1 Richesse spécifique moyenne

La richesse spécifique moyenne de l'épifaune est plus forte sur la zone de la marge externe en juin 2001 (figure 2.5 12). Sur la Grande Vasière, les zones D et B présentent les plus fortes richesses spécifiques moyennes pour les deux situations temporelles considérées par rapport aux zones A et C (les plus pêchées). De plus les valeurs du printemps 2001 sont systématiquement supérieures à celles de septembre 2002.

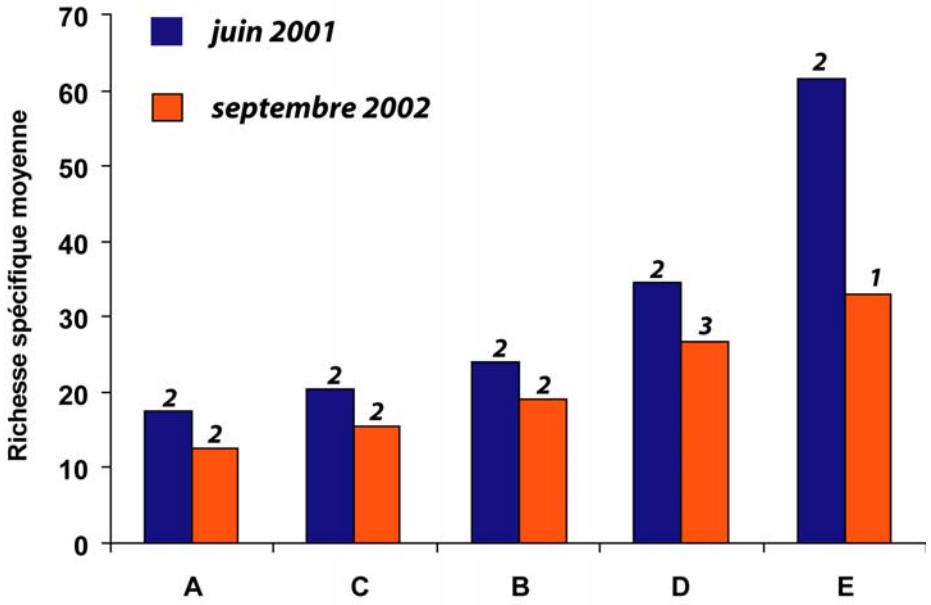


Figure 2.5 12 : Richesses spécifiques moyennes de l'épifaune sur les cinq zones d'étude en juin 2001 et septembre 2002. Le nombre de chaluts à perche (maille 4 mm) réalisé est indiqué au-dessus de chaque histogramme.

2.5 2 2 Abondance

L'abondance moyenne de l'épifaune montre un gradient croissant côte-large et une forte variabilité saisonnière au sein des zones (cf. sous-chapitre 2.4 ; figure 2.5 13). La zone E, la plus au large, connaît la plus forte abondance moyenne en juin 2001 avec la forte présence d'*Amphiura chajei*, *Ophiotrix fragilis*, *Leptometra celtica*, *Inachus dorsettensis*, *Pagurus pridauxi*, alors qu'elle est plus faible en septembre et dominée par *Leptometra celtica* mais une seule station a été échantillonnée. Sur la partie centrale de la Grande Vasière, les abondances sont plus élevées à l'automne qu'au printemps sur les zones B, C et D et relativement constantes en A. Les variations saisonnières s'expliquent d'une part par le recrutement de *Munida rugosa* en C et par la présence d'une espèce grégaire caractéristique de faciès en D (*Leptometra celtica*).

L'abondance totale de l'épifaune est donc soumise à une variabilité saisonnière et zonale. Afin de permettre une comparaison directe entre les stations, des coefficients et des ratios sont utilisés dans la suite de cette étude sur l'épifaune.

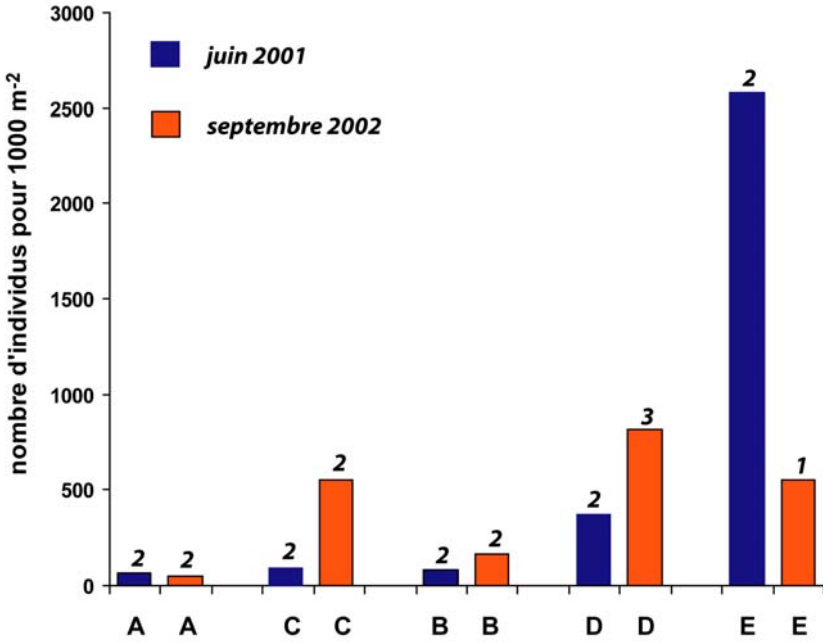


Figure 2.5 13 : Abondances totales moyennes de l'épifaune (ind. 1000 m^{-2}) sur les cinq zones d'étude en juin 2001 et septembre 2002. Le nombre de chaluts à perche (maille 4 mm) utilisé est indiqué au-dessus de chaque histogramme.

2.5 2 3 Coefficients de dominance en Abondance x Biomasse

Les coefficients moyens de dominance en Abondance x Biomasse au sein de chaque zone permettent de mettre en évidence les espèces structurant le peuplement. Les quatre zones de la partie centrale de la Grande Vasière possède le même « pool » d'espèces communes, essentiellement des crustacés décapodes prédateurs, mais les espèces dominantes diffèrent. En A, il s'agit du crabe *Liocarcinus depurator*, en B de la langoustine, *Nephrops norvegicus*, et en C de la galathée *Munida rugosa*. La zone D se présente comme une zone de transition partageant des espèces « leaders » et dominantes avec les zones A, B et C (*Munida rugosa* et *Nephrops norvegicus*) et avec la zone E (le suspensivore *Leptometra celtica*).

Tableau 2.5 1 : Coefficients moyens de dominance Abondance x Biomasse au sein de l'épifaune pour les échantillonnages de juin 2001 et de septembre 2002. Les espèces dominantes sont indiquées en gras.

Embranchement	Espèces	A	B	C	D	E
Crustacé	*Liocarcinus depurator*	**906**	**300**	**140**	32	12
Crustacé	*Nephrops norvegicus*	**490**	**960**	**303**	**67**	0
Crustacé	*Munida rugosa*	**472**	**115**	**2 887**	**145**	0
Mollusque	*Turritella communis*	**100**	**188**	3	**137**	8
Echinoderme	*Leptometra celtica*	0	0	0	**139**	**527**
Echinoderme	*Astropecten irregularis*	0	1	1	**98**	4
Echinoderme	*Ophiura texturata*	0	1	0	**44**	5
Crustacé	*Macropodia deflexa*	0	5	0	6	0
Crustacé	*Pagurus pridauxi*	0	1	0	1	**46**
Echinoderme	*Henricia sanguinolata*	0	0	0	0	21
Echinoderme	*Ophiothrix fragilis*	0	0	0	0	19
Mollusque	*Scaphander lignarius*	0	0	0	0	19
Crustacé	*Inachus dorsettensis*	0	1	0	0	14
Echinoderme	*Amphiura chajei*	0	0	0	0	14

Espèce « leader » **Espèce importante**

2.5 2 4 Ratio espèces sessiles/espèces vagiles

Les espèces de l'épifaune ont été classées selon leur mobilité : les espèces sessiles sont essentiellement des cnidaires, des bivalves fixés et des ascidies alors que les espèces vagiles sont surtout des crustacés décapodes. Le ratio d'abondance espèces sessiles/espèces vagiles laisse apparaître des différences au sein des cinq zones d'étude et ceci pour les deux périodes considérées (figure 2.5 14). Ce ratio est beaucoup moins élevé dans les stations soumises au passage les plus fréquents d'engins traînants révélant l'impact négatif des chaluts de fond sur les espèces non-mobiles.

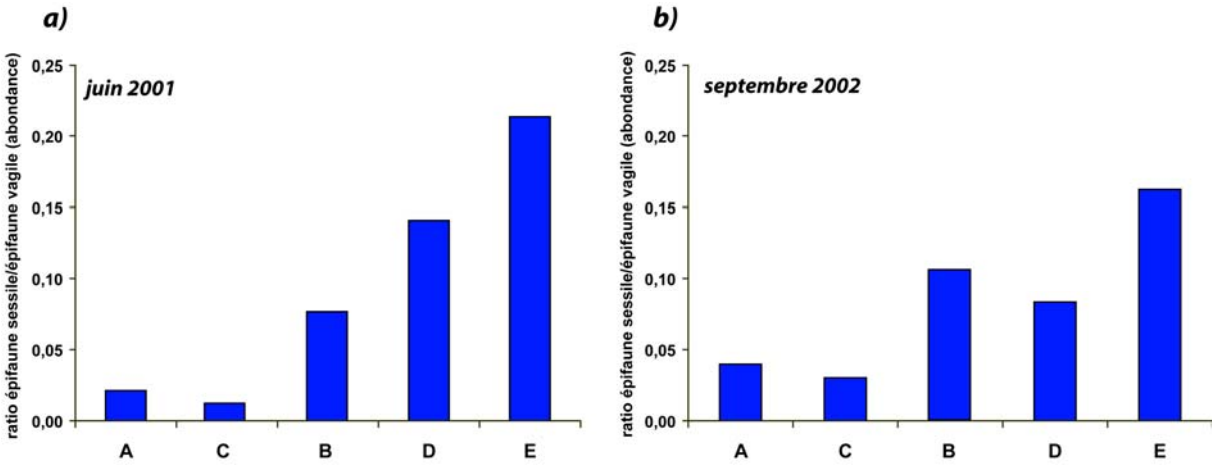


Figure 2.5 14 : Ratios moyens d'abondance espèces sessiles/espèces vagiles au sein de l'épifaune collectée au chalut à perche (maille 4 mm) dans les cinq zones d'étude en juin 2001 (a) et septembre 2002 (b).

2.5 2 5 Ratio carnivores/consommateurs primaires

Les espèces de l'épifaune ont ensuite été classées en fonction de leur groupe trophique : les carnivores ont été regroupés d'un côté et les consommateurs primaires de l'autre. Le ratio de biomasse carnivores/consommateurs primaires fait apparaître une plus grande biomasse relative de carnivores dans les zones les plus pêchées (figure 2.5 15). Ce ratio est plus élevé en septembre, traduisant l'augmentation automnale de la biomasse des carnivores (cf. sous-chapitre 2.4).

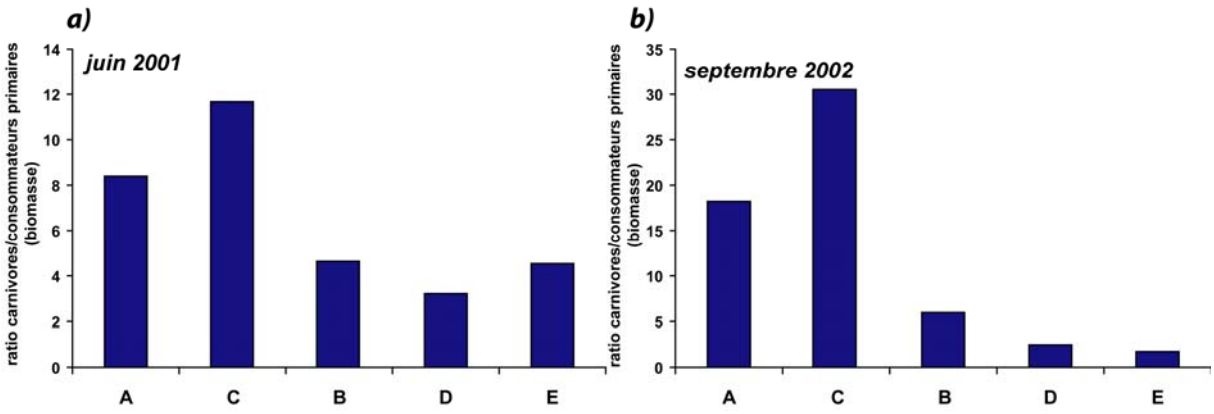


Figure 2.5 15 : Ratios moyens de biomasse carnivores/consommateurs primaires au sein de l'épifaune collectée au chalut à perche (maille 4 mm) des cinq zones d'étude en juin 2001 (a) et septembre 2002 (b).

2.5 2 6 Sensibilité des espèces de l'épifaune au passage des chaluts de fond

Cinq catégories de sensibilité des espèces de l'épifaune au passage des engins traînants ont été définies au cours de cette étude (tableau 2.5 2). Les espèces très fragiles sont cassées par l'engin de pêche et ne survivent pas ou peu ; les espèces fragiles sont endommagées mais peuvent survivre ; les espèces sensibles sont peu endommagées mais leur prédation est facilitée par la perturbation ; celles qui sont apparemment indifférentes, du fait de leur taille et de leur mobilité, échappent à l'impact de l'engin ; et enfin les espèces opportunistes, par le jeu des interactions trophiques, profitent des conséquences du passage des engins de pêche.

Tableau 2.5 2 : Catégories de sensibilité des organismes de l'épifaune au passage de chaluts de fond, impact de l'engin et conséquences sur l'épifaune, et exemples d'espèces du Golfe de Gascogne.

Sensibilité au passage du chalut de fond	Impact de l'engin pêche et conséquences sur la faune	Exemples d'espèces du Golfe de Gascogne
Très fragile	**Casse, peu ou pas de survie**	**Echinodermes : *Leptometra celtica*** **Cnidaires : *Pennatula phosphorea, Virgularia mirabilis***
Fragile	**Casse, survie probable** **Prédation facilitée**	**Polychètes tubicoles : *Hyalinoecia tubicola, Aponuphis fauveli*** **Echinodermes : *Amphiura filiformis*** **Bivalves à coquille fine : *Pandora pinna***
Sensible	**Peu de casse** **Prédation facilité**	**Gastéropodes : *Calliostoma granulatum*, *Turritella communis*, *Scaphander lignarius*** **Echinodermes : *Porania pulvillus***
Indifférent	**Echappement**	**Amphipodes : *Eusirus longipes***
Opportuniste	**Peu ou pas de casse** **Effets bénéfiques**	**Crustacés décapodes : *Liocarcinus depurator*, *Munida rugosa, Nephrops norvegicus, Pagurus pridauxi***

Les abondances relatives des groupes de sensibilité montrent un motif de répartition calqué sur les efforts de pêche (figure 2.5 16). En effet, les zones les plus pêchées (A et C) ont les plus faibles abondances relatives d'espèces très fragiles et des abondances élevées d'opportunistes et ce, pour les deux périodes considérées. La zone E, au large, est celle dont l'abondance relative d'espèces très fragiles est la plus élevée. Les zones D et E ont le moins d'espèces opportunistes. La zone B présente une situation intermédiaire entre les zones A et C et les zones D et E, avec des abondances relatives faibles d'espèces fragiles et très fragiles et également une abondance relativement faible des espèces opportunistes.

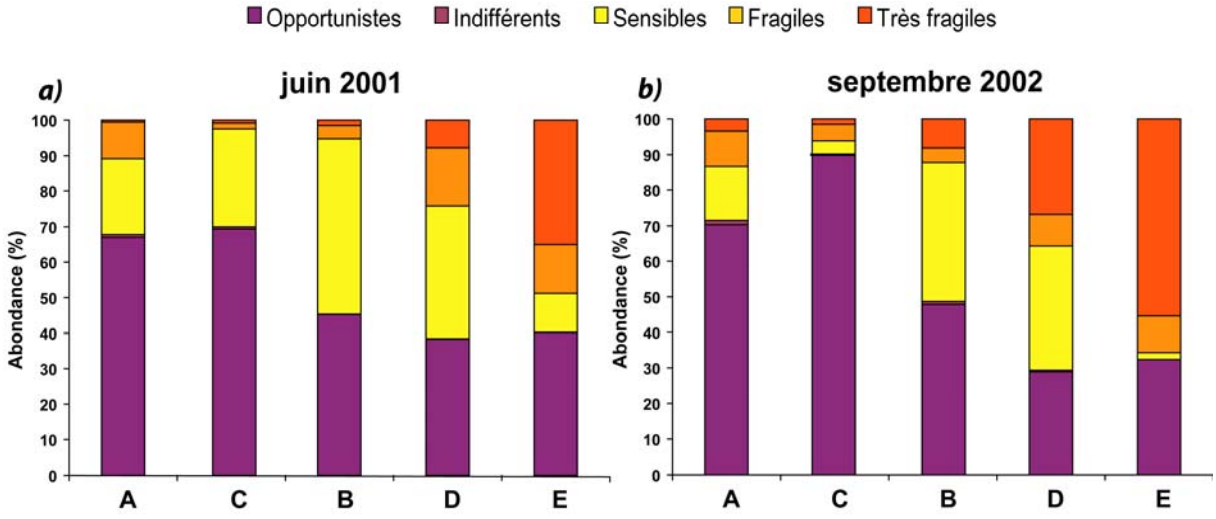


Figure 2.5 16 : Abondances relatives des différents groupes de sensibilité au sein de l'épifaune collectée au chalut à perche (maille de 4 mm) du plateau continental Nord Gascogne en juin 2001 (a) et en septembre 2002 (b).

Alors que les zones B, D et E présentent une stabilité saisonnière des abondances relatives des espèces opportunistes, les zones A et C montrent des abondances relatives plus fortes d'opportunistes et plus faibles d'espèces fragiles en septembre. Ces observations pourraient traduire un impact de la pêche entre les deux échantillonnages.

2.5 3 Discussion-Conclusion

2.5 3 1 Difficulté de l'étude

La difficulté, dans les études *in situ*, de la mise en évidence des impacts de la pêche au sein d'un écosystème provient du fait de pouvoir comparer des communautés de même nature soumises aux mêmes contraintes environnementales mais à différents efforts de pêche, voire des communautés non-exploitées. Sur le plateau continental Nord Gascogne, différents efforts de pêche sont recensés, divisant la partie centrale de la Grande Vasière en deux zones distinctes orientées Nord-Sud et laissant les communautés de la marge externe peu impactées. Les communautés benthiques de la marge externe, moins envasée, ne recèlent pas de langoustine ni de sole, principales espèces cibles de la pêche au chalut de fond dans le Golfe de Gascogne. De plus, cette zone est la plus éloignée des ports de pêche, ces deux facteurs conjugués expliquent ainsi la plus faible exploitation de cette zone.

Les quatre zones A, B, C et D de la partie centrale de la Grande Vasière appartenant à la même entité sédimentaire et hydrologique présentent des différences avec les zones E et G à la fois du point vue édaphique et hydrodynamique. Sur le plateau continental Nord Gascogne, aucune comparaison n'est possible avec des zones ayant un environnement comparable aux zones G et E mais soumises à des efforts de pêche différents. Une grande prudence doit donc être employée lors de l'analyse de ces deux zones.

2.5 3 2 Impact de la pêche au sein du peuplement

La méthode ABC a été initialement développée pour détecter les effets des perturbations liées à la pollution au sein des peuplements d'invertébrés benthiques (Warwick, 1986). Cette méthode a ensuite été généralisée à d'autres types de perturbations (physiques et biologiques ; Warwick*, et al.*, 1987) et appliquée aux perturbations liées à la pêche (Lindeboom et de Groot, 1998 ; Kaiser*, et al.*, 2000 ; Blanchard*, et al.*, soumis). Cette méthode est basée sur la théorie des successions écologiques. Après une forte perturbation, les espèces opportunistes colonisent en premier l'habitat puis les espèces climaciques les remplacent progressivement. Cette théorie inclut l'hypothèse d'une différence de taille entre les opportunistes (petite taille à stratégie *r*) et les espèces climaciques (grande taille, stratégie *K*).

Les résultats de cette méthode appliquée aux invertébrés de la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon indiquent que seule la station G semble présenter des signes de perturbations. Cette station est dominée par la polychète *Cirratulus* sp. considérée comme opportuniste (Hily, 1984). Cette même méthode appliquée à la mégafaune collectée au chalut à perche (invertébrés et poissons) sur la Grande Vasière (zone E exclue) en juin 2001 sépare les stations en trois groupes : celles qui montrent une perturbation (zones A et C) correspondant aux stations les plus pêchées, celles où aucun signe de perturbation n'est détecté et qui appartiennent à une zone moins pêchée (zone D) et celles connaissant une perturbation moyenne dans une zone modérément pêchée (zone B). En septembre 2002, la

méthode ABC indique que toutes les stations sont perturbées à l'exception d'une seule dans une zone modérément pêchée. Ce résultat peut paraître surprenant mais il est à relier avec la forte présence locale d'espèces grégaires formant des faciès (crevettes, crinoïdes) ne constituant pas le peuplement de base des stations. Ainsi, comme le soulignent Warwick et Clarke (1994), les indications de perturbations détectées par cette méthode doivent être analysées avec une grande attention lorsque les communautés ne sont pas des polychètes. En effet, dans certaines situations, l'interprétation de la méthode ABC peut donner de fausses impressions de perturbation au sein des communautés. Cette méthode doit être utilisée comme une aide complémentaire à d'autres analyses de peuplements (Warwick et Clarke, 1994). Cette observation a également été faite récemment pour l'effet de la pêche sur les communautés de poissons (Rochet et Trenkel, 2003).

L'application du modèle DIMO à la macrofaune benthique collectée à la benne Hamon ne permet pas, tout comme la méthode ABC, de mettre en évidence des différences au sein des peuplements de la partie centrale de la Grande Vasière. Seule la zone G, la plus côtière, apparaît nettement différente des autres, mais sa structure édaphique, physique et biotique est également différente de celles de la partie centrale de la Grande Vasière, ce qui limite nos interprétations et conclusions.

L'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière présente généralement des indices de diversité de Shannon-Weaver et/ou des richesses spécifiques plus élevés sur les zones les moins pêchées, permettant leur distinction sur la représentation graphique du modèle DIMO. Cette constatation n'est pas vérifiée pour les peuplements de la mégafaune (poissons et invertébrés) en septembre 2002 du fait de la forte abondance d'une espèce induisant une diminution relative de l'indice de Shannon-Weaver.

Ainsi, comme pour les courbes ABC, le modèle DIMO doit être utilisé avec une grande prudence lors de la mise en évidence de perturbations au sein de peuplements de la mégafaune.

Seule la zone G montre des signes de perturbations au sein de sa communauté de macrofaune benthique, à la fois avec le modèle DIMO et les courbes ABC. Cette zone côtière envasée subit une influence des apports terrigènes comme en témoignent ses forts taux de pélites de 60 à 90 % et de matière organique (de 4 à 8 % ; cf. sous-chapitre 2.4). Cela pourrait résulter d'une circulation tourbillonnaire dans cette zone, qui favoriserait la sédimentation de particules fines. De plus, c'est la zone la plus impactée en terme de chalutage de fond car elle est située à proximité des principaux ports langoustiniers français (Saint-Guénolé, Le Guilvinec, Loctudy et Concarneau). Cette perturbation des peuplements sur la zone G, traduit probablement un fort impact de la pêche au chalut de fond. En effet, son sédiment très envasé permet la pénétration du chalut à une plus grande profondeur que sur les sédiments de sables fins envasés de la partie centrale de la Grande Vasière, induisant une plus grande perturbation que pour les communautés des autres zones, notamment pour l'endofaune. Néanmoins, d'autres facteurs engendrant des perturbations au sein des communautés benthiques, telle l'augmentation des apports trophiques par sédimentation de la production primaire provoquée par les apports croissants de sels nutritifs, ne sont pas à exclure. Ainsi, l'hypothèse de l'eutrophisation sensible en G pourrait être envisagée.

2.5 3 3 Impact de la pêche sur l'épifaune

L'étude comparative des zones de la partie centrale de la Grande Vasière soumises à deux efforts de pêche différents a permis de mettre en évidence des différences au sein de la structure de l'épifaune de la Grande Vasière, différences liées à l'effort de pêche enregistré sur la zone. En effet, l'analyse des coefficients de dominance en Abondance x Biomasse révèle la dominance de carnivores opportunistes mobiles dans les zones les plus pêchées, alors que dans les zones les moins pêchées, ce sont soit une espèce cible pour la pêche (la langoustine), soit des suspensivores qui dominent.

De plus, la richesse spécifique de l'épifaune, les abondances relatives des espèces sessiles et des espèces considérées comme fragiles, ainsi que les biomasses des consommateurs primaires sont supérieures dans les zones les moins pêchées par rapport à celles des zones les plus pêchées pour les deux périodes considérées. L'ensemble de ces indicateurs met en évidence des différences réelles dans la structure des écosystèmes benthiques de ces différents secteurs.

Comme l'ont mentionné Jennings et Kaiser (1998) en Mer du Nord, la pêche au chalut de fond engendre des changements dans la structure des communautés benthiques et influence la richesse spécifique, la composition spécifique et la biomasse de la faune benthique du plateau continental du Golfe de Gascogne.

Les conséquences de ces observations au niveau de l'épifaune peuvent affecter différents niveaux d'organisation des communautés benthiques, de l'organisme à l'écosystème. Les modifications du rôle fonctionnel de l'épifaune, engendrées par la pêche, sont énumérées ci-dessous et seront plus longuement discutées dans le chapitre 4 (synthèse).

Tout d'abord, le changement structurel au sein de l'épifaune, notamment par retrait de l'épifaune sessile, entraîne une réduction de la complexité de l'habitat benthique (Kaiser *et al.*, 2003). En effet, les organismes vivant à la surface du sédiment (espèces sessiles, tubicoles…) participent à l'architecture de l'habitat benthique. Cette altération de l'habitat a des répercutions sur le fonctionnement du système tant d'un point de vue biogéochimique et sédimentaire (présence de structures de rétention, flux à l'interface eau-sédiment), que du point de vue biologique (modification de l'habitat des poissons, des substrats disponibles pour le recrutement…). Enfin, les modifications de l'habitat benthique peuvent avoir d'importantes conséquences sur les communautés de poissons (Auster et Langton, 1999 ; Kaiser *et al.*, 1999).

Ensuite, l'impact de la pêche sur l'épifaune se manifeste également sur la richesse spécifique par la diminution du nombre total d'espèces et par les changements des différentes espèces en présence (revue dans Thrush et Dayton, 2002). L'hétérogénéité engendrée dans la topographie du sédiment par la présence de l'épifaune sessile est positivement corrélée à la diversité benthique (Thrush *et al.*, 2001). Des perturbations répétées, causées par le passage des engins traînants, favorisent les stades juvéniles, les espèces mobiles et les colonisateurs rapides (Thrush et Dayton, 2002). Dans les zones fortement pêchées, les communautés benthiques tendent à être dominées par une faune résistante aux dommages physiques, soit par des adaptations de leur cycle naturel, soit par des capacités à régénérer certaines parties de leur organisme (Bergmann et Moore, 2001).

Enfin, l'effet du chalutage est également perceptible au niveau de la structure trophique et de la chaîne alimentaire qui en découle. En effet, le passage du chalut endommage ou détruit les espèces épigées ayant souvent un régime alimentaire de consommateur primaire. La prédation sur ces organismes est ainsi facilitée, favorisant les espèces carnivores (prédateurs et nécrophages ; Ramsay et Kaiser, 1998 ; Hall-Spencer*, et al.*, 1999 ; Rumhor et Kujawski, 2000).

Un simple calcul permet d'estimer la surface chalutée de la Grande Vasière. En effet, sur les 12 000 à 18 000 km^2 de la Grande Vasière (Chassé et Glémarec, 1976a), 230 navires pêchaient la langoustine au chalut de fond en 2001 (Biseau *et al.*, 2002). La surface annuelle chalutée par ces langoustiniers peut être estimée en se basant sur 8 heures de chalutage quotidien, à la vitesse moyenne de 3 nœuds, avec un chalut de 10 m d'ouverture horizontale et une moyenne de 200 jours de travail par an. La surface chalutée est ainsi estimée à 20 500 km^2 soit une surface de 1,1 à 1,7 fois supérieure à celle de la Grande Vasière. Or, au sein des carrés statistiques CIEM, la répartition des efforts de pêche n'est pas homogène ; de plus une variabilité intra-zone existe (Jennings *et al.*, 2000), toute la surface d'un carré statistique n'étant pas forcement chalutable. D'autre part, la pêche des espèces benthiques et démersales dans le Golfe de Gascogne est multi-métiers, d'autres métiers de chalut de fond, notamment pour la pêche de divers poissons (baudroies, soles…) y sont mis en œuvre. Ce calcul brut des surfaces chalutées permet de dire que les zones les plus fréquentées sont raclées plusieurs fois par an, ce qui conduit à maintenir certaines zones de pêche dans des états permanents de perturbations comme en Mer du Nord (Collie *et al.*, 2000).

Comme le souligne Kaiser (2003), il apparaît crucial, dans le but de détecter les effets de la pêche, de tenir compte des différentes échelles d'organisation de la faune benthique mais aussi des échelles spatio-temporelles, notamment celles liées à une variabilité de l'effort de pêche. Dans le Golfe de Gascogne, la pêche à la langoustine se pratique principalement d'avril à août, ce qui peut conditionner la restauration des écosystèmes ce qui pourrait expliquer les plus faibles valeurs de la richesse spécifique en automne, à l'inverse des schémas classiques en écologie benthique où la période fin d'été-début d'automne est plus riche en richesse spécifique, abondance et biomasse qu'en fin d'hiver et début du printemps.

Chapitre 3

Fonctionnement du réseau trophique de la Grande Vasière

La détermination du réseau trophique de l'écosystème benthique de la Grande Vasière et la quantification des échanges entre les différentes espèces en interaction ont été réalisées en plusieurs étapes (figure 3.1 1). La première étape consiste en la mesure de la sédimentation de la matière organique particulaire d'origine pélagique et des processus de déposition-remise en suspension, à l'aide de pièges à particules instrumentés. La deuxième étape est la définition du réseau d'interactions entre les espèces. Pour cela, trois méthodes ont été utilisées : la détermination des espèces potentiellement nécrophages, l'analyse du régime alimentaire des poissons par détermination des contenus stomacaux et la définition du réseau trophique avec l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote. Enfin, la modélisation des flux trophiques à l'aide d'un modèle à l'état stable (ECOPATH) a permis de quantifier les flux trophiques au sein de l'écosystème à l'échelle annuelle.

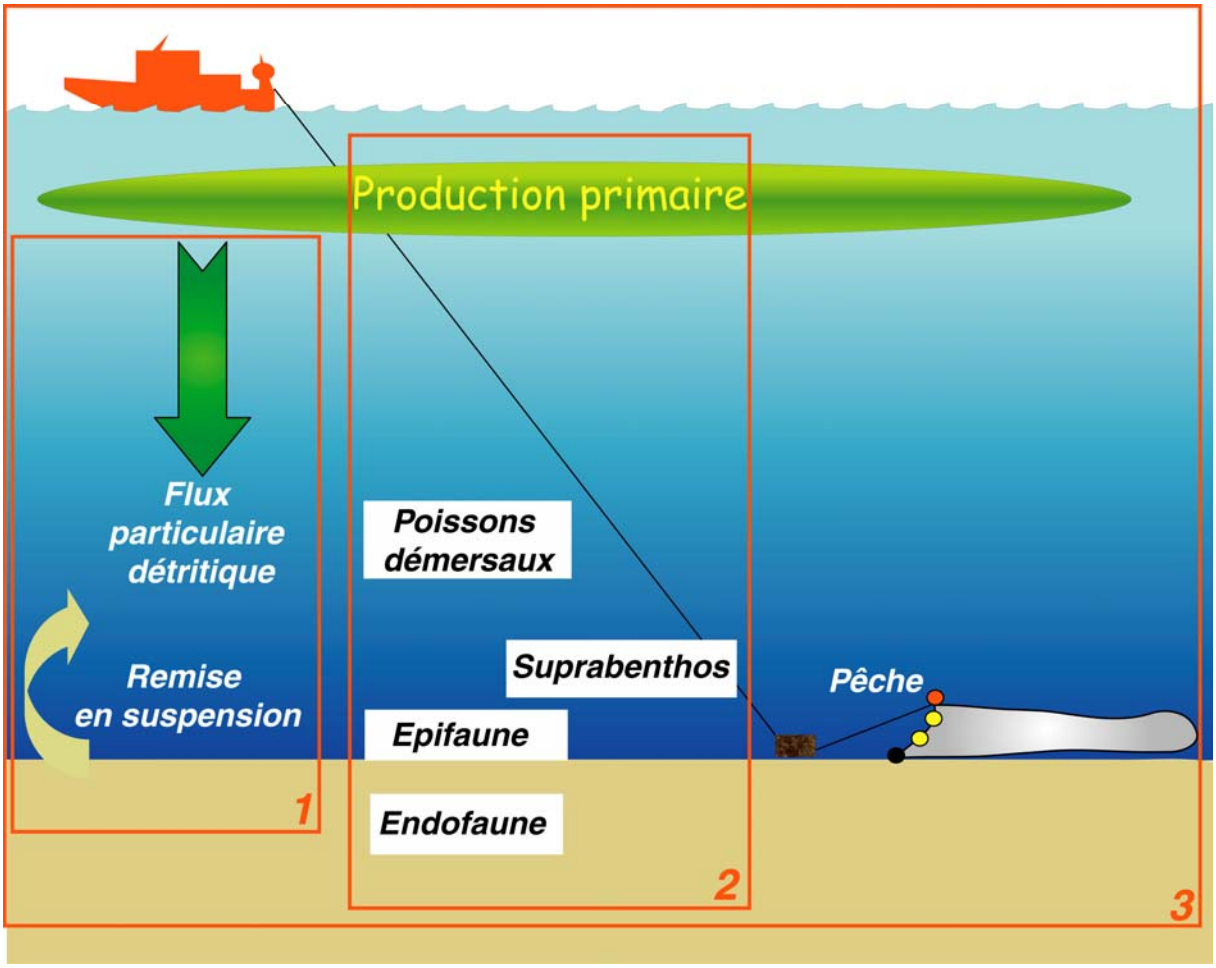


Figure 3.1 1 : Illustration des différents paramètres analysés dans cette étude du fonctionnement trophique des communautés benthiques de la Grande Vasière. 1- mesure du flux particulaire détritique, 2- interactions entre les espèces par la détermination des nécrophages potentiels, l'analyse des contenus stomacaux et des ratios isotopiques stables du carbone et de l'azote, 3- modélisation du réseau trophique à l'état stable avec prise en compte de l'impact de la pêche.

3.1 Flux particulaire détritique

La partie suivante est un article en préparation pour publication dans le journal « Marine Ecology Progress Series » par Le Loc'h F., Thouzeau G., Lunven M., Lazure P., Andrieux-Loyer F., Philippon X. et Richard M. Il est intitulé : « *Vertical export of particulate matter on the continental shelf of the Bay of Biscay (NE Atlantic): spatial and seasonal patterns»*. Ce travail est présenté dans la suite de cette partie en anglais sous le format d'une publication mais il fait partie intégrante du manuscrit de thèse.

Vertical export of particulate matter on the continental shelf of the Bay of Biscay (NE Atlantic): spatial and seasonal patterns

François Le Loc'h[1], Gérard Thouzeau[1*], Michel Lunven[2], Pascal Lazure[2], Françoise Andrieux-Loyer[2], Xavier Philippon[2] and Marion Richard[1,3]

[1] Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR 6539 CNRS, Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Place N. Copernic, 29280 Plouzané, France

[2] Direction de l'Environnement Littoral, IFREMER, Pointe du Diable, 29280 Plouzané, France

[3] Institut Maurice-Lamontagne, 850 Route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli, Québec, Canada G5H 3Z4

*** Corresponding author: gerard.thouzeau@univ-brest.fr**

ABSTRACT

Sequential sediment traps, electromagnetic current meters and a profiler composed of a particle size analyser, a CTD probe, a video-system and a carousel water sampler were deployed on the continental shelf of the Bay of Biscay to characterise hydrology and measure the total downward particulate matter fluxes. Both spatial and temporal variability were observed in the bottom-water SPM concentrations and sedimentation patterns, highlighting tide- and wind-driven processes, the influence of river plumes and physical properties of the shelf break. Overall, the occurrence of a decreasing gradient for particulate organic matter from coast to open sea was underlined by bottom-water pigment, POC and PON concentrations, and by POC, PON and pigment fluxes. However, the offshore station located near the shelf slope, exhibited higher pigment fluxes than the central 'Grande Vasière' stations, which could be related with a high phytoplankton production area on the shelf break and possibly advection onto the shelf. The distribution of total particle load in the water column during a tidal cycle clearly showed sediment re-suspension up to 50-60 m off the bottom in all the 'Grande Vasière' stations. This study allowed to determine critical erosion thresholds from near-bottom current velocity. The influence of solitary internal waves on particles re-suspension and particle fluxes was shown on the outer margin of the shelf. High frequency temporal variability of the sedimentation process was emphasised by 2- to 4-fold variations in the hourly TPM fluxes, whatever the station. The role of benthic-pelagic coupling on ecosystem functioning was shown by the distribution of benthic macrofauna total biomass: the latter was 2.5 times higher on the outer margin of the shelf than the one recorded in the northern part of the muddy bank, and 3.7 times higher than the one recorded on the central 'Grande Vasière'.

KEY WORDS

Bay of Biscay, benthic-pelagic coupling, particulate matter, vertical export, sediment traps

INTRODUCTION

The Bay of Biscay (NE Atlantic) extends from 48°50 to 43°50 N and 1° to 6° W, representing ca. 2.10^6 km^2. The continental shelf of the Bay is classified as a meso- to macro-tidal (4-5 m tide range) and storm wave-dominated environment (Arbouille, 1987). On the northern part of the shelf, the main open-shelf field of fine-grained deposits is known as the 'Grande Vasière' (Allen and Castaing, 1977). This large sedimentary area represents nearly 75% of the total surface of fine deposits in the Bay of Biscay (Jouanneau et al., 1999). This mud Bank, situated between 80 and 130 m depth, extends on 150 nautical miles from south to north and 30 to 40 n.m. from east to west. It consists of a mosaic of various sediments mostly composed of mud, sandy mud and muddy sand, in which the entrapped fine-grained material may account for up to 25% of the total dry weight of the sediment (reviewed in Lesueur et al., 2001). The 'Grande Vasière' sustains important french demersal and benthic fisheries, mainly for sole (*Solea solea*), Atlantic hake (*Merluccius merluccius*), Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) and anglerfish (*Lophius* sp.; Dardignac, 1988).

The present study is part of the french National Program in Coastal Environment (NPCE), which main goals in the Bay of Biscay are: *(i)* to relate the distribution of the main pelagic and benthic fish species with environment variability, and *(ii)* to evaluate the impacts of fishing activities (mainly pelagic- and bottom-trawling) on the pelagic and benthic communities.

The specific objectives of this study are to characterize hydrological parameters and vertical export of particulate matter within the muddy bank, the sedimented materials constituting potential food sources for benthic suspension and deposit feeders. Both spatial and temporal variability of sedimentation processes are considered; in particular, high frequency (daily) patterns linked to hydrodynamical conditions and seasonal (spring vs. late summer) variations were studied. Spring and late summer conditions were selected due to the occurrence of major phytoplankton blooms at these periods in the Bay of Biscay (Lampert, 2001; Loyer, 2001; Lampert et al., 2002). Re-suspension was also estimated, in order to determine the net particle fluxes originating from the water column and sedimenting on the muddy bank. The results obtained in this study will be used later on to determine if pelagic compartments may constitute significant food sources for the benthos living on the continental shelf of the Bay of Biscay (food web modelling; coll. O. Le Pape, IFREMER Nantes).

At the european scale, major studies have been conducted in the North Sea, in the English Channel, in the Skagerrak and in the Baltic Sea to quantify the role of benthic-pelagic coupling in food web structure and long-term changes (Reise, 1982; Kroncke, 1995; Lindeboom and de Groot, 1998; Frid and Clark, 2000), as well as in carbon export (Van Haren et al., 1998; Van Raaphorst et al., 1998). This study is the first one addressing vertical export of particulate matter on the continental shelf of the Bay of Biscay in relation to benthic macrofauna biomass. Multiple sample programmable sediment traps and electromagnetic current meters were deployed at each site to measure the total downward sediment flux. Over the past three decades, the use of sediment traps to measure coastal and oceanic particle fluxes and composition has proliferated. The sediment trap is currently the main existing tool for the direct measurement of settling particles (see Knauer and Asper, 1989). Various studies of the vertical transport of material using sediment traps have provided results which agree

with data obtained using different scientific approaches (reviewed in Knauer and Asper, 1989; see also Pedersen et al., 1995; Pejrup et al., 1996). There is evidence that sediment traps provide reasonable flux information for specific particles, chemical compounds, time periods or ecosystems. In particular, an obvious relationship exists between estimates of total primary production and POC sedimentation out of the euphotic zone, both spatially and seasonally (eg. Suess, 1980; Deuser et al., 1981; Ittekkot et al., 1984a, b; Betzer et al., 1984a, b; Lee and Cronin, 1984; Deuser, 1986a, b; Pace et al., 1987; Wassmann, 1988; Bathmann et al., 1991). However, the relationship between the size and settling rate of large particles contains considerable scatter and particle distribution cannot be always converted into sedimentation rates (see Knauer and Asper, 1989). In particular, this relationship may be all the more complex in coastal zones facing macrotidal regime and high turbulence, such as the Bay of Biscay. The present study investigates deposition and re-suspension of particulate matter on the "Grande Vasière" by using two complementary approaches: *in situ* measurements of sedimentation rate and theoretical calculation of re-suspension.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area extends from 46°10 to 47°50 N and 1° to 6°W, representing ca. 50 000 km^2. Mean depth ranges from 0 to 170 m. In the central part of the Bay of Biscay, the muddy sediments lie on sands and shell gravels derived from river deposits, reworked during the Holocene transgression (Allen and Castaing, 1977). These fine-grained deposits do not generally exceed a few decimetres in thickness, and the extent of this cover varies according to the season (Pinot, 1974) and to the hydrodynamical conditions. The 'Grande Vasière' is parallel to a coastal area composed of pre-littoral depressions, gravel plains and hydraulic dunes. To the west, at ca. 130 m depth, hard bottoms separate the mud bank from the outer edge of the continental shelf constituted by *Ditrupa arietina* sands down to 160 m (Glémarec, 1969). Rivers are the main sources of fine sediments that enter the Bay of Biscay (Jouanneau et al., 1999). At present, 2.5 x 10^6 $t.yr^{-1}$ of continental-born fine sediments are delivered by rivers onto the Bay of Biscay. Eighty-five percent of this input is originating from the two main rivers (Gironde and Loire). About 65% of this sediment flux is 'stored' onto the continental shelf (Jouanneau et al., 1999).

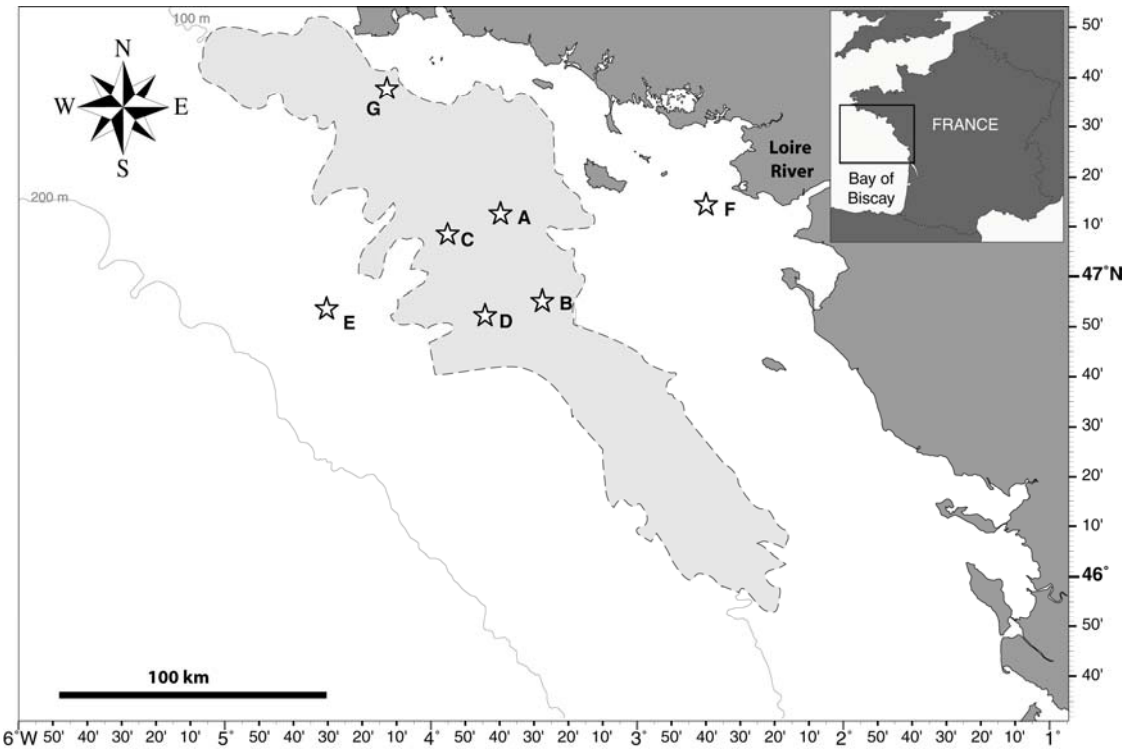


Figure 1. Geographical location of the study sites sampled on the continental shelf of the Bay of Biscay in April-May and September 2002 (R.V. Thalassa).

Sampling sites and strategy

Seven stations were sampled, in order to characterise water column and to estimate particulate matter sedimentation on the northern part of the Bay of Biscay continental shelf (Fig. 1). A stratified sampling scheme was applied to select these stations along an inshore/offshore gradient (including the river plumes influence) representing *(i)* the sediment type and faunal assemblage successions as described by Glémarec (1969), and *(ii)* the bottom-trawling fishing effort (Table 1). Four study sites (A, B, C, D) were selected on the central part of the 'Grande Vasière' (thus taking small scale spatial heterogeneity into account), plus one in the river plumes (F; Vilaine, Loire and sometimes Gironde influences), one on the shelf slope (E), and one in the pure mud area located north of the 'Grande Vasière' (G). Station depth ranged from 45 to 143 m from coast to large.

Spring sampling occurred from 26 April to 3 May 2002 (GASPROD cruise), while late summer samples were collected between 13 and 19 September 2002 (TROPHAL cruise; R.V. Thalassa).

Table 1. Bay of Biscay– Sampling sites location, depth (m), benthic community assemblages and sediment type (according to Chassé and Glémarec, 1976), benthic fishing effort (IFREMER quote) and sediment characteristics (mean grain size and silt percent).

Station	Geographical coordinates	Distance from Loire estuary (St-Nazaire; km)	Depth (m)	Benthic community (Chassé and Glémarec, 1976)	Trawling effort (IFREMER quote, months of trawling activity in ICES statistical	Mean grain size (µm)		Silt fraction (%)		Sediment type (Chassé and Glémarec, 1976)
						spring	Sum.	spring	Sum.	
A	47°13.800 N 3°40.200 W	110	106	*Nucula sulcata* *Brissopsis lyrifera*	High (> 1000)	142	187	13.34	15.52	Muddy sand
B	46°56.400 N 3°28.800 W	125	112	*Nucula sulcata* *Brissopsis lyrifera*	Medium (50–500)	123	123	19.63	14.02	Muddy sand
C	47°09.000 N 3°49.800 W	130	118	*Onuphis lepta* *Auchenoplax crinita*	High (> 1000)	143	168	15.33	15.54	Muddy sand
D	46°52.800 N 3°42.000 W	145	121	*Onuphis lepta* *Auchenoplax crinita*	Medium (50–500)	176	178	12.72	9.60	Muddy sand
E	46°55.000 N 4°30.000 W	190	143	*Ditrupa arietina*	low (<50)	-	179	-	8.52	Medium biogenic sand
F	47° 13.500 N 02°40.300 W	55	45	*Venus gallina* *Dosinia lupinus*	high (> 1000)	176	122	1.51	1.26	Fine sand
G	47°35.000 N 04°08.000 W	180	101	*Ninoe armoricana* *Sternaspis scutata*	high (> 1000)	<63	<63	56.40	91.35	Sandy mud to pure mud

Particulate matter sedimentation

Mooring components and operation. Multiple sample programmable Pro-Trap sediment traps (Thouzeau and Gros, 1993; Bale, 1998) were deployed on the study sites (moored traps). The Pro-Trap allows for sequential sampling of particles settling out of the water column over pre-determined time intervals. There is also the capability to log other selected parameters (temperature, pressure, angle of the frame, and light scattering) and interface to electromagnetic current meters (Thouzeau et al., submitted). Each system consists of four PVC cylindrical funnels, each of 0.0184 sq.m. exposed area (aspect ratio 5.3), mounted in a stainless steel frame. Carousels mounted underneath two of the funnels are each fitted with 11 sample jars which are advanced by rotation of the carousels at pre-set intervals to take 2 x 11 samples. No sample jars are fitted in the first sample positions, i.e. the two apertures (one on each carousel) open to the sediment tubes when the trap is deployed. This is to avoid capture of sediment possibly stirred up during deployment and, if there is to be a long delay before the first advance, to prevent a sample jar being over-loaded with sediment with consequent carry-over to the next one. The other two funnels take a single pair of samples over the entire deployment. The two full-term sample jars are located in pivoting holders beneath the base plate. At the end of sampling, when the carousels move from the final sampling position to the Start/Stop position, the pivoting holders are moved out of line allowing the water to drain freely out of the tubes on recovery.

Depth (Druck 35 bar pressure transducer PDCR 810) and angle (Spectron systems Technology SP5003) sensors allow to define the position of the traps in the water column. A 500 m depth-rated VALEPORT 800-0 series electromagnetic current meter is also fitted to each PRO-TRAP system. A solid state 5.5 cm spherical sensor provides 2-axis flow velocity measurements. Finally, a light scattering sensor (Sea-Tech LS sensor) allows to measure water turbidity at the trap aperture.

Sampling strategy. Bottom-moored traps were used to assess the total downward flux and particulate organic matter (POM) sedimentation. The moorings were deployed during the GASPROD and TROPHAL cruises. The mooring consisted of a subsurface spherical float (425 liter buoyancy), 5 22-liter VINYFLOAT buoys at a nominal depth of 15-30 m, and one (April-May cruise) or two (September cruise) Pro-Trap/Valeport systems positioned under or just over the thermocline and 1.6 m off the bottom. The bottom system was located within a 2.5 m high steel benthic frame. Bottle advances occurred every 66 min during each experiment (total sampling duration of 12 h 6 min; 70 scans per sample, 6 sensor readings per scan). Sampling duration and partitioning were chosen to record short-term variations in sedimentation events in relation to water mass advection. Thus, particulate matter sedimentation was measured during one tidal cycle. Given the sampling durations, poison or preservative were not added to the sample jars.

Trap samples were treated on board in order to measure mass flux and POM content (PTC, POC, PON, chlorophyll pigments, and stable carbon and nitrogen isotopic ratios, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of sedimented material at the laboratory.

Hydrology

For each sediment trap deployment, a specific profiler was used 5 times a day to measure hydrological parameters and vertical particle size distribution and quantities. This profiler is composed of a CILAS (Marcoussis, France) particle size analyser (PSA; Gentien et al., 1995), a SBE25 CTD probe (Sea-Bird Electronics, Washington, USA), a video-system (Lunven et al., 2003) and a SBE32 carousel water sampler (Sea-Bird Electronics, Washington, USA). Operated in real time, this system is adapted to the characterisation of the water column. From the detected layers, finest measurements are performed at depth steps when the probe is raised. Video observations on marine particles are displayed and recorded on deck. Water samples are therefore performed for biological or chemical laboratory analyses.

For each profile, water samples were taken in the fluorescence maximum and near bottom (1 to 3 m above). In addition, 5 water depths were sampled once a day, according to the position of the thermocline (surface and bottom water plus 3 water depths located within the thermocline). Temperature, salinity, fluorescence, total particle load and particle size were measured directly. Suspended Particulate Matter (SPM), Particulate Total Carbon (PTC), Particulate Organic Carbon (POC), Particulate Organic Nitrogen (PON), stable carbon and nitrogen isotopic ratios ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$), and chlorophyll *a* (Chl *a*) and pheophytin *a* (Pheo) were measured on the water samples collected.

Sediment and macrofauna

Sediment samples were collected using a Bowers and Connelly Mini Corer Special (BCMID-SP). Core diameter was 9 cm, representing a 0.0064 m^2 surface area per sample. Sediment samples were frozen at –20°C, except for grain size analysis. Parameters to be measured on the core samples were sediment grain size,% organic matter, POC, and PON.

Benthic macrofauna samples were collected during the trap experiments with a 0.25 m^2 Hamon grab (5 replicates per station, except for F not sampled). Once onboard, samples were washed, sorted on a 1 mm mesh size and preserved in 7% formaldehyde solution.

Data analyses

The material collected in each cup of the sediment traps was re-suspended and homogenised before subsamples were taken for various analyses. The samples collected either by sediment traps or Niskin bottles have undergone the same kinds of treatments.

SPM and TPM were filtered on pre-combusted and pre-weighted (Whatmann GF/F) filters (47 mm diameter) and stored at –20°C prior to analysis. The filters were rinsed with demineralised water to remove salt and dried at 60°C for 48 h before weighting. Then, the samples were analysed for PTC content by using a Carlo Erba NC 2500 Element Analyser (Majeed, 1987).

Sediment organic carbon and nitrogen analyses were performed on a LECO 800 CHN gas chromatography analyzer after removal of carbonates according to Cauwet (1995).

For isotopic analysis, SPM and TPM were filtered on pre-combusted Whatman GF/F filters before storage at –20°C. Subsequently, the filters were exposed to HCl fume for 4 h in order to remove carbonates before being placed in tin cups. The samples were analysed for isotope ratios using a Finnigan Delta S isotope ratio mass spectrometer coupled to a Carlo Erba NA 2100 Element Analyzer to allow POC and PON measures. Stable isotope ratios were expressed in conventional δ notation as parts per mil (‰) according to the following equation:

$$\delta X = [\,(R_{sample}/R_{standard}) - 1\,] \times 1{,}000 \qquad (1)$$

where X is ^{13}C or ^{15}N and R is the corresponding $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$ ratio.

Pigments were extracted in 90% acetone, chlorophyll *a* and phaeopigments were measured on a Turner 112 fluorometer according to Lorenzen (1967).

Benthic macrofauna organisms were identified to species level for most taxonomic groups (except for nematods, nemerteans, phoronids and chelicerates), counted and weighed (ash-free dry weight) after burning at 450°C for 4 hours. Benthic macrofaunal biomasses were then displayed in three major trophic groups, i.e. suspension feeders, deposit feeders and carnivores, according to Fauchald and Jumars (1979) and Bonsdorff and Pearson (1999).

In order to characterise the degree of water column stability, a stratification index (SI) based on the water volumic mass (σ_t) differences by 5-m water cross-sections (Bustillos-Guzman et al., 1995 modified by Lampert et al., 2002) was computed, using the following equation:

$$SI = \frac{\sum_{i=1}^{n} \frac{\Delta\sigma_t}{\Delta z}}{n} \times 10^4 \qquad (2)$$

where i = number of 5 m cross-sections in the water column and z = depth.

Re-suspension estimate

Re-suspension of bottom sediments may influence the sedimentation rates of particulate matter measured by traps in macrotidal environments. To estimate the amount of particles re-suspended and re-sedimented into the traps, three different methods were used. The first one was a ratio method taking the chemical composition of particulate matter in the water column, in the traps and in the sediment into account (Gasith, 1975; Tagushi, 1982; Clavier et al., 1995). The concentration of any chemical compound in the trapped material can be expressed as a function of its value in the sediment and in the suspended material:

$$C_t = XC_s + (1-X)C_r \qquad (3)$$

Where C_t, C_s and C_r are the percentages of the given element in trap, SPM and sediment, respectively and X is the proportion of sedimented material in the trap. In this study, percent organic carbon has been used to calculated X, following Bhaskar et al. (2000).

Inconsistent results with this method led us to estimate re-suspension from SPM concentrations in the water column according to the tidal cycle. This second ratio method was based on SPM concentrations increasing with the tidal current in the last 50-60 meters off the seabed, while particles were mainly concentrated near bottom at slack water. Subsurface-to-bottom differences in SPM concentrations were generally calculated at mid tide and at slack waters. The subsurface mean concentrations were calculated from the first 3 metres under the pycnocline; the bottom values were the concentrations recorded at the trap depth (1.6 m off the seabed).

Finally, a third attempt was made from the total particulate matter and POC fluxes measured in September in the mid-depth and bottom-moored traps. Re-suspension was calculated as the difference in fluxes recorded at the two depths, assuming settling particles all originating from the 'Grande Vasière' surface waters (no current-driven alien inputs under the upper traps) and after checking that *(i)* the upper trap was not influenced by re-suspension, and *(ii)* the chlorophyll maximum biomass was situated over this trap.

Statistical analyses

Temporal and spatial fluctuations were assessed by a two-way analysis of variance (ANOVA) with season (spring or summer) and station as fixed factors, after the homogeneity of variances was tested (Cochran test). When the homogeneity hypothesis was rejected by ANOVA, Newman and Keuls *a posteriori* multiple-comparison tests were used to separate possible sets of homogeneous means (Clavier et al., 1995).

RESULTS

1- Water column

Physical parameters

Between-site comparisons are sometimes irrelevant since sampling may have occurred in different tide regimes, depending on the station and season, particularly in spring (e.g. during spring-tides at A, B and F in April 2002, but during neap tides at G; see Table 2). Mean bottom-water current on the 'Grande Vasière' varied according to tide coefficient, ranging from 6.01 $cm.s^{-1}$ during neap tides (coeff. 38; TROPHAL, station B) to 12.46 $cm.s^{-1}$ during spring-tides (coeff. 111-109; GASPROD, station B). However, general trends were observed: *(i)* bottom-water salinity and temperature appeared consistently higher in summer at all stations, except for G (Table 2); *(ii)* station F, under the river plumes influence, exhibited the lowest bottom-water salinity and the highest stratification index (SI) for both seasons, i.e. the highest water column stratification (either in temperature and/or salinity). The freshwater inputs in F were also underlined by colder surface-water temperature in early spring but warmer temperature in late summer, compared to the 'Grande Vasière' stations; and *(iii)* water column stratification appeared quite similar in A, B, C, D and G and was higher in late summer than in spring for all the central 'Grande Vasière' stations (Fig. 2). The lack of spring data for the deepest station (E) does not allow to make any seasonal comparison between the

muddy bank and the offshore station, but the SI value in September was in the range of the values calculated for the central 'Grande Vasière' stations. Two different seasonal patterns were observed: except for F, the water column stratification appeared to be weak in late April-early May, surface-to-bottom temperature differences were less than 1°C, with a thermocline at ca. 20 m in A, B and G, versus 40 m in C and D (Fig. 2). In September, the water column stratification was well established (ΔT ranging from 4°C in G to 7°C in D, but only 3°C in F); the thermocline depth varied from 30 to 50 m depending on the stations.

Table 2. Tide coefficient, mean (± SD) bottom-water daily temperature (°C), salinity, current velocity (cm.s^{-1}; 1.6 m off bottom) and stratification index (according to Tagushi, 1982) of the water column in April-May (Sp) and September (Su) 2002.

Station	A		B		C		D		E	F		G	
Season	Sp	Su	Sp	Su	Sp	Su	Sp	Su	Su	Sp	Su	Sp	Su
Tide coefficient	110-112	46-52	111-109	38	64-56	38-41	80-72	48-41	64-55	103-107	69-73	49-43	58-63
Temperature (°C)	10.59 (0.01)	11.42 (0.01)	10.91 (0.10)	11.19 (0.05)	10.85 (0.05)	11.48 (0.02)	11.21 (0.05)	11.50 (0.04)	11.81 (0.03)	10.39 (0.02)	12.87 (0.15)	11.31 (0.01)	12.21 (0.04)
Salinity	35.23 (0.01)	35.43 (0.00)	35.33 (0.04)	35.37 (0.02)	35.28 (0.03)	35.44 (0.00)	35.41 (0.02)	35.46 (0.01)	35.48 (0.00)	34.97 (0.02)	35.15 (0.02)	35.48 (0.00)	35.46 (0.00)
Mean current velocity (cm.s^{-1})	11.75 (3.71)	7.15 (3.64)	12.46 (3.97)	6.01 (2.32)	9.21 (3.50)	8.17 (5.27)	8.32 (4.28)	11.20 (5.32)	11.97 (5.00)	12.20 (6.67)	13.30 (4.60)	5.40 (2.58)	7.80 (2.63)
Stratification index (SI)	81.5	109.3	102.0	146.2	66.5	150.8	80.3	159.5	128.7	198.8	197.7	89.7	144.6

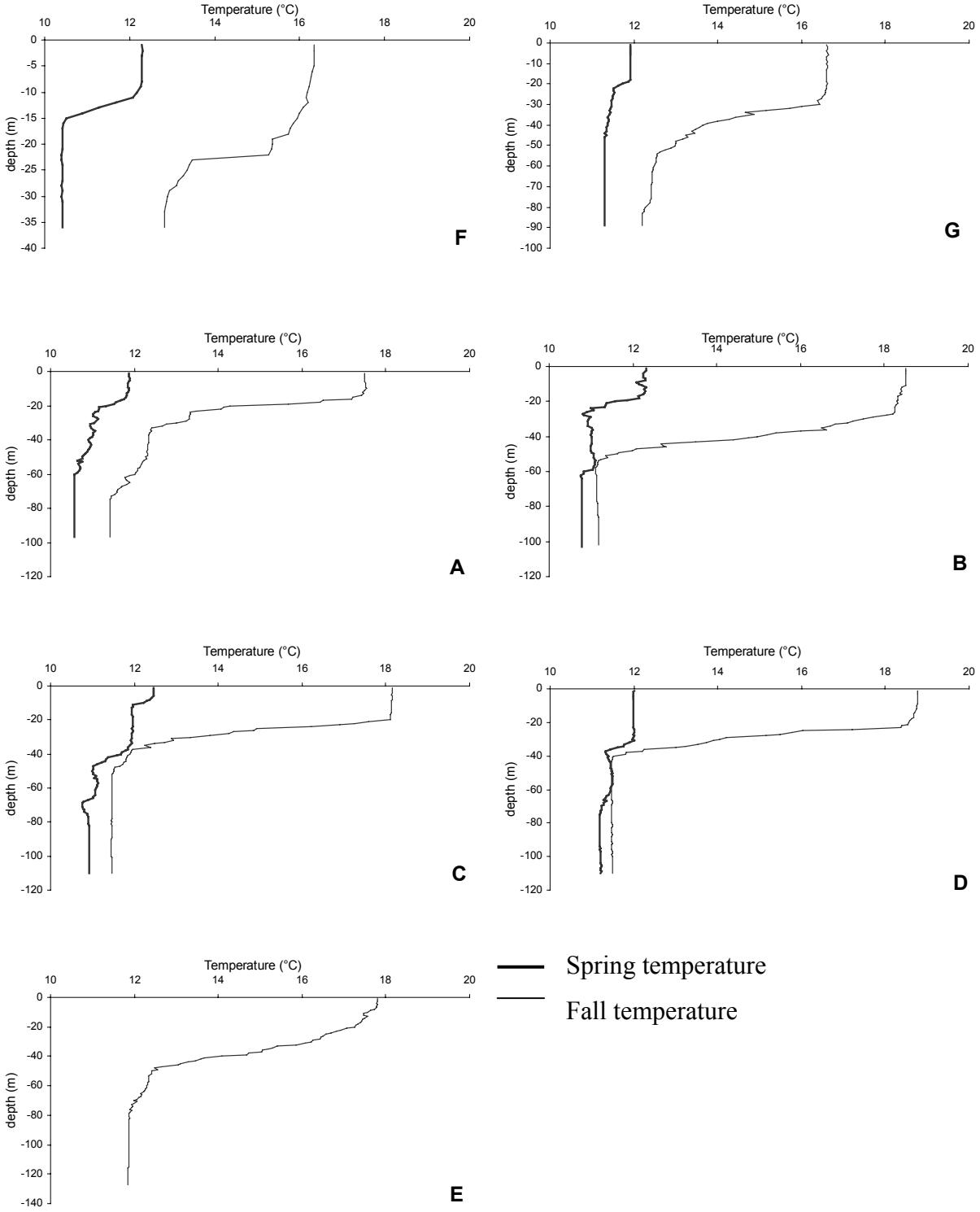


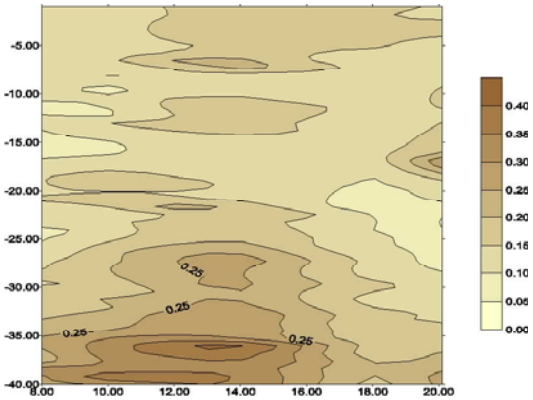
Figure 2. Water column temperature in April-May and September 2002. Data were recorded with a SBE25 CTD profiler on April 26th (Stn F), April 27 th (A), April 28 th (B), May 1st (D), May 2nd (C), May 3rd (G), and September 13 th, 14 th, 15 th, 16 th, 17 th, 18 th and 19 th (Stns E, D, B, C, A, G and F, respectively).

Bottom-water suspended particulate matter

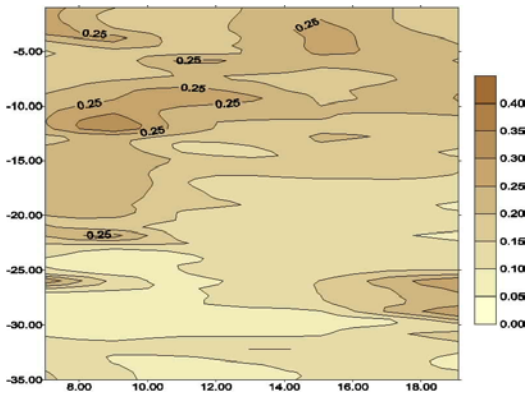
Parameter ranges

The amount of bottom-water suspended particles is relevant to sediment characteristics and composition (Clavier et al., 1995). The null hypothesis of mean global homogeneity was rejected in all cases (ANOVA, $p<0.001$), highlighting significant spatial and temporal variations. The daily means of bottom-water SPM concentrations ranged from 7.24 (Stn. D) to 14.24 g DW.m^{-3} (Stn. A) in spring, vs. 4.46 (Stn. E) to 9.35 g DW.m^{-3} (Stn. A) in late summer (Table 3). Except for F, particle load (expressed as volume units; see Gentien et al., 1995) showed a good correlation with SPM in spring ($r^2 = 0.94$ $p < 0.01$, Pearson test) and late summer ($r^2 = 0.77$ $p< 0.01$, Pearson test; all stations). The distribution of total particle load in the water column during a tidal cycle (Fig. 3) clearly showed sediment re-suspension up to 50-60 m off the bottom in all stations, except for F, and even up to 80 m in station D in September.

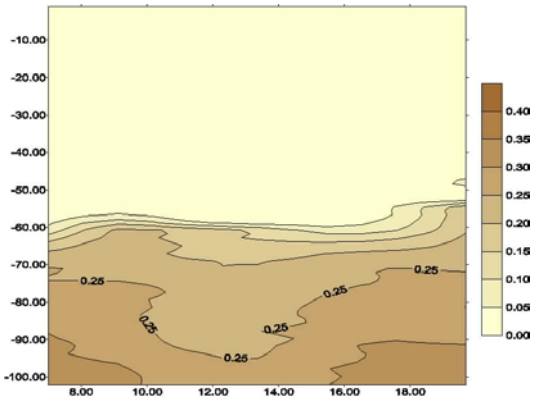
The daily means of bottom-water PTC concentrations ranged from 88.89 (Stn. D) to 217.70 mg C.m^{-3} (Stn. F) in spring vs. 67.96 (Stn. D) to 155.39 mg C.m^{-3} (Stn. G) in late summer (Table 3). The daily means of bottom-water POC concentrations ranged from 70.17 (Stn. D) to 202.10 mg C.m^{-3} (Stn. F) in spring and from 49.41 (Stn C) to 104.77 mg C.m^{-3} (Stn. G) in summer. The POC:PTC ratios did not exhibit any significant seasonal variation, whatever the station to be considered, and ranged from 64% (G) to 94% (B). The daily means of bottom-water PON concentrations ranged from 11.90 (Stn. D) to 26.64 mg N.m^{-3} (Stn. F) in spring and from 6.58 (Stn E) to 17.56 mg C.m^{-3} (Stn. G) in late summer. Thus, bottom-water carbon contents were in the same order of magnitude in spring and summer, overall (only F exhibited a seasonal 2-fold difference).



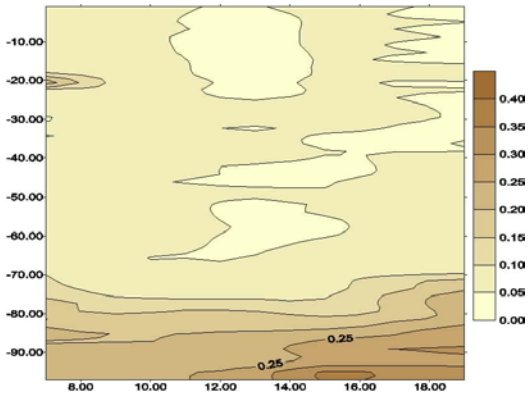
Station F spring



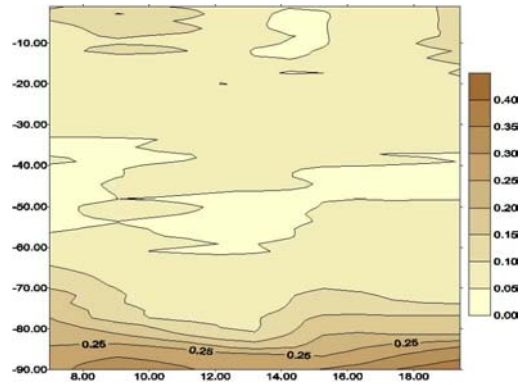
Station F summer



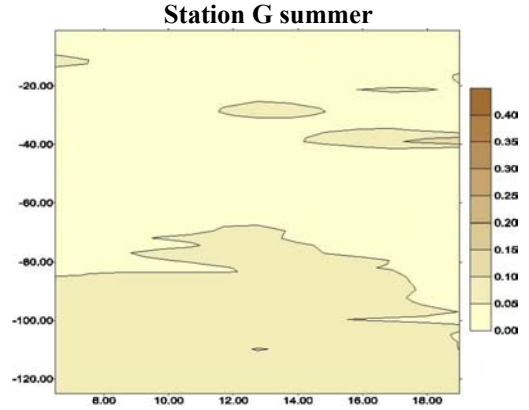
Station A spring



Station A summer



Station G summer



Station E summer

Figure 3. Total particle load (volume) measured by the in situ particle size analyser (Gentien et al., 1995) in the water column in stations F, A, G and E.

Table 3. Composition and mean daily concentrations of bottom-water suspended particulate matter in April-May (Sp) and September (Su) 2002.

Station	A		B		C		D		E	F		G	
Season	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**
SPM ($g\ DW.m^{-3}$)	14.24 (1.68)	9.35 (1.22)	8.01 (0.30)	7.28 (0.33)	11.50 (2.90)	7.65 (0.10)	7.24 (0.39)	6.91 (0.35)	4.46 (1.36)	10.58 (1.02)	6.55 (0.07)	8.72 (0.90)	9.95 (1.00)
Load	0.31 (0.03)	0.28 (0.06)	0.10 (0.02)	0.13 (0.01)	0.26 (0.11)	0.15 (0.02)	0.07 (0.04)	0.14 (0.04)	0.07 (0.03)	0.36 (0.11)	0.12 (0.05)	0.32 (0.05)	0.21 (0.01)
PTC ($mg\ C.m^{-3}$)	191.26 (29.27)	120.29 (14.82)	106.42 (8.41)	67.96 (4.62)	147.38 (29.84)	72.35 (5.87)	88.89 (13.62)	74.92 (7.15)	73.63 (18.42)	217.70 (57.93)	92.49 (6.14)	121.34 (18.94)	155.39 (15.83)
POC ($mg\ C.m^{-3}$)	141.86 (29.43)	87.73 (16.91)	95.89 (15.81)	63.94 (25.12)	97.30 (22.53)	49.41 (3.56)	70.17 (6.21)	56.33 (16.17)	50.50 (10.57)	202.10 (81.05)	85.88 (9.38)	77.84 (10.44)	104.77 (7.60)
POC:PTC (%)	74.17	72.93	90.11	94.09	66.02	68.29	78.94	75.19	68.59	92.83	92.85	64.15	67.42
PON ($mg\ N.m^{-3}$)	21.52 (3.92)	12.12 (1.54)	15.01 (3.75)	6.91 (0.58)	15.71 (3.39)	7.08 (0.30)	11.90 (2.63)	7.06 (0.92)	6.58 (0.62)	26.64 (5.98)	15.38 (1.38)	12.18 (1.46)	17.56 (1.17)
Chl *a* ($mg.m^{-3}$)	0.04 (0.00)	0.11 (0.02)	0.04 (0.01)	0.10 (0.03)	0.04 (0.00)	0.07 (0.00)	0.04 (0.00)	0.18 (0.02)	0.05 (0.01)	0.98 (0.14)	0.60 (0.06)	0.08 (0.02)	0.13 (0.02)
Phaeo-pigments ($mg.m^{-3}$)	0.10 (0.01)	0.18 (0.02)	0.07 (0.01)	0.10 (0.02)	0.09 (0.02)	0.09 (0.01)	0.06 (0.01)	0.12 (0.02)	0.09 (0.01)	0.47 (0.04)	0.34 (0.08)	0.15 (0.02)	0.19 (0.01)
$\delta^{13}C$ (‰)	-22.20	-22.20	-23.00	-23.20	-23.15	-22.90	-23.00	-23.50	-23.25	-19.70	-21.55	-22.85	-20.90
$\delta^{15}N$ (‰)	5.75	5.35	6.10	4.05	5.45	4.00	5.70	3.50	6.90	4.50	5.70	4.60	3.80
POC:PON (W:W)	5.58 (0.56)	6.70 (0.24)	6.64 (1.63)	6.84 (0.98)	7.28 (1.21)	6.97 (0.80)	6.10 (0.46)	7.39 (0.71)	7.25 (1.21)	7.58 -	5.55 (0.16)	6.08 (0.30)	5.91 (0.46)
Chl *a*:Pheo (W:W)	0.41 (0.07)	0.62 (0.14)	0.57 (0.07)	1.03 (0.17)	0.46 (0.09)	0.79 (0.12)	0.65 (0.14)	1.51 (0.23)	0.55 (0.10)	2.10 (0.47)	1.83 (0.38)	0.50 (0.12)	0.70 (0.06)
POC:SPM (W:W%)	1.00 (0.17)	0.91 (0.25)	1.21 (0.22)	0.75 (0.22)	1.14 (0.27)	0.65 (0.05)	0.97 (0.05)	0.70 (0.08)	1.37 (0.47)	1.93 (1.00)	1.35 (0.27)	0.94 (0.10)	1.01 (0.10)

Low pigment concentrations were measured in bottom waters: the daily means of bottom-water Chl *a* concentrations ranged from 0.04 (central 'Grande Vasière' stations: A, B, C and D) to 0.98 $mg.m^{-3}$ (Stn F) in spring, vs. 0.05 (Stn E) to 0.60 $mg.m^{-3}$ (Stn F) in summer (Table 3). The daily means of bottom-water phaeopigment concentrations ranged from 0.06 (Stn D) to 0.47 $mg.m^{-3}$ (Stn F) in spring, vs. 0.09 (Stn C and E) to 0.34 $mg.m^{-3}$ (Stn F) in late summer. The Chl *a*:Phaeo ratios ranged from 0.41 (Stn A) to 2.10 (Stn F) in spring, vs. 0.55 (Stn E) to 1.83 (Stn F) in September. By comparison, pigment concentrations in surface water were higher than those in bottom water (e.g. 0.27-1.74 $mg.m^{-3}$ in spring for Chl *a*, vs. 0.71-1.25 $mg.m^{-3}$ in late summer). The low pigment concentrations in late April-early May and mid-September 2002 can be explained by a late winter-

early spring bloom occurring ca. one month before the GASPROD cruise, and a late summer bloom mainly located inshore during the TROPHAL cruise (Fig. 4).

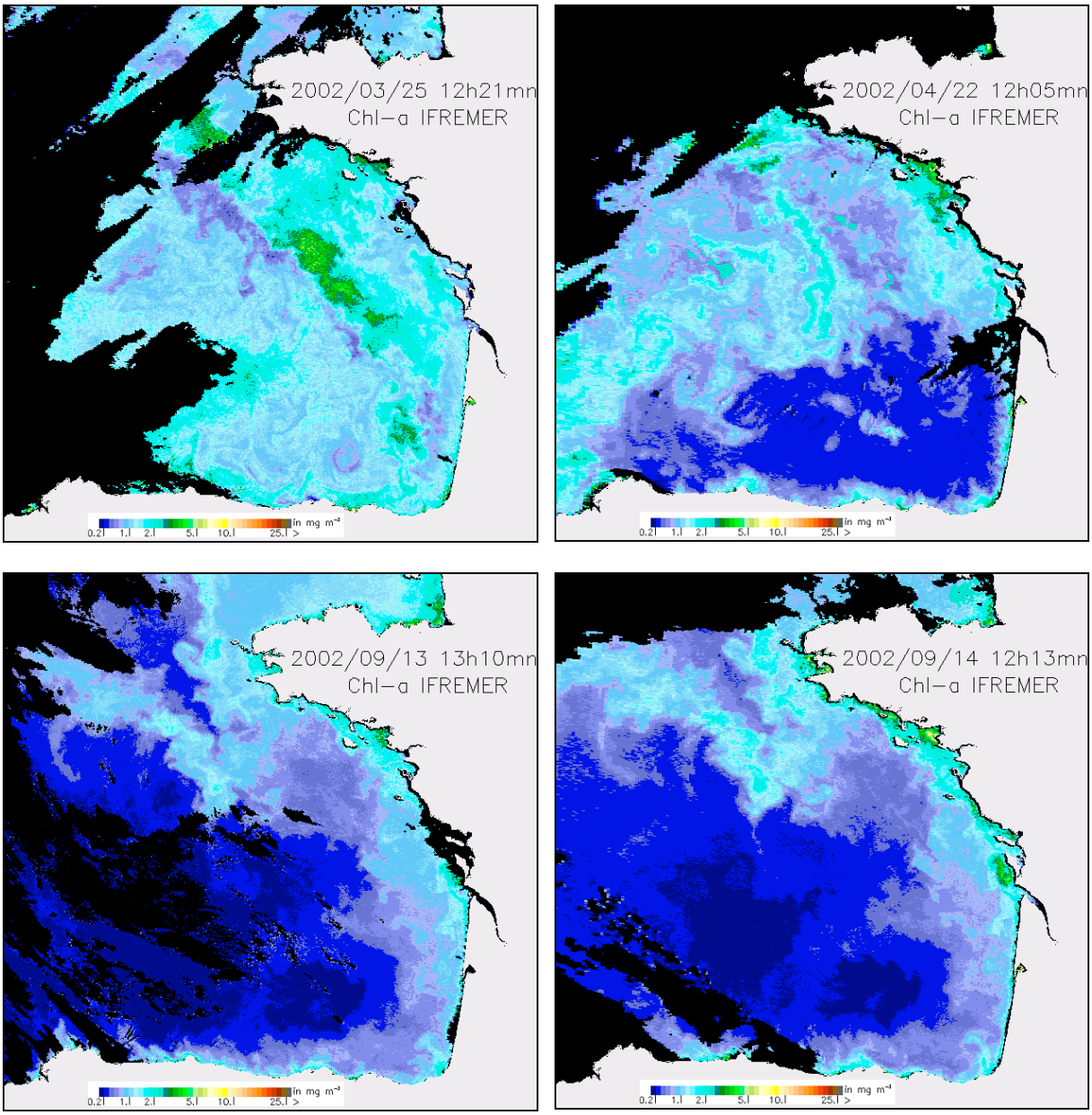


Figure 4. Sea surface chlorophyll concentration in the study area in March, April and September 2002 (NASA/SeaWIFS images modified by the IFREMER OC-5 algorithm; courtesy: F. Gohin, IFREMER Brest).

The $\delta^{13}C$ values ranged from –23.15 (Stn C) to –19.70‰ (Stn F) in spring vs. –23.50 (Stn D) to –20.90‰ (Stn G) in late summer. $\delta^{15}N$ values ranged from 4.50 (Stn F) to 6.10‰ (Stn B) in spring vs. 3.50 (Stn D) to 6.90‰ (Stn E) in September.

The POC:PON ratio ranged from 5.58 (Stn A) to 7.28 (Stn C) in spring vs. 5.55 (Stn F) to 7.39 (Stn D) in late summer. The POC:SPM ratio ranged from 0.94 (Stn G) to 1.93 (Stn F) in spring vs. 0.65 (Stn C) to 1.37 (Stn E) in September.

Spatial and temporal trends

Bottom-water particulate matter clearly exhibited seasonal patterns (Table 3). SPM, PTC, POC et PON concentrations were lower in late summer than in spring at all stations, except for G. Nevertheless, pigment concentrations were highest in September on the 'Grande Vasière' (in contrast to F), with Chl *a*:Phaeo ratios emphasizing the presence of phytoplankton less degraded. The carbon stable isotopic ratio did not show great variations, both at a spatial and temporal scale, except for the coastal station (F) which exhibited a 2.5 to 3.5‰ difference with the central 'Grande Vasière' stations in spring. At the contrary, $\delta^{15}N$ values were higher in spring in all stations, except for F.

The central 'Grande Vasière' stations (A, B, C and D) exhibited similar values or trends overall, though the northernmost stations (especially A) had SPM, PTC, POC and PON concentrations consistently higher in late April-early May. The POC:PON ratios were slightly higher in September, but values < 7.4, whatever the station and season, emphasized fresh organic matter. There was almost no chlorophyll *a* in bottom water of the central 'Grande Vasière' in spring, with Chl *a*:Phaeo ratios of ca. 0.5. Pigment concentrations were somewhat higher in late summer, with Chl *a*:Phaeo ratios more variable (from 0.6 to 1.5). The $\delta^{13}C$ values exhibited little if any variations at the spatial (≤ 1.3‰) and temporal scales (≤ 0.5‰).

Station F, located in the river plumes, showed the highest values for bottom-water PTC, POC, PON and pigment contents in spring, and for pigment contents in late summer (Table 3). Indeed, station F exhibited significantly higher organic matter contents in bottom water than the 'Grande Vasière' stations. In particular, the high POC:PTC (92.8%), POC:SPM (1.93% on 26 April) and Chl *a*:Phaeo (1.8-2.1) ratios were associated with $\delta^{13}C$ values less negative than those of the 'Grande Vasière'.

The northernmost 'Grande Vasière' station (G) showed seasonal trends opposite to those of the central 'Grande Vasière', i.e. bottom-water particulate matter increases between spring and late summer. Station G exhibited the highest concentrations in SPM, PTC, POC and PON in September, as well as the highest seasonal variation for $\delta^{13}C$ (2‰ difference).

On the other hand, the deepest offshore station (E) showed particulate matter (SPM, PTC, POC, PON and pigments) contents in bottom water quite low and similar to those recorded in C and D. Overall, the occurrence of a decreasing gradient for particulate organic matter from coast to open sea is underlined by the pigment, POC and PON concentrations in bottom water.

2- Particulate matter sedimentation

Trap tilt and current speed at the trap mouths

The mean tilt of bottom-moored traps varied between 0.36 ± 0.12° (Stn. G in September) and 4.24 ± 0.86° (Stn. B in September) from the vertical, with a mean tidal current velocity ranging from 5.4 ± 2.6 $cm.sec^{-1}$ (Stn. G in spring) to 13.3 ± 4.6 $cm.sec^{-1}$ (Stn. F in September) at the trap mouth (Table 2). The mean tilt of mid-depth moored traps varied between 1.15 ± 0.85° (Stn. B in September) and 2.31 ± 0.82° (Stn. D in September) from the vertical, with a mean tidal flow speed ranging from 17.6 ± 4.2 $cm.sec^{-1}$ (Stn. A in September) to 35.9 ± 8.2 $cm.sec^{-1}$ (Stn. B in September).

Mean gross particle fluxes

Mean values of the 12-h sediment trap deployments are summarised in Table 4. These results correspond to the gross sedimentation (net sedimentation + sedimentation of re-suspended matter).

Parameter ranges

As for bottom-water suspended particulate matter, the null hypothesis of mean global homogeneity must be rejected in all cases (ANOVA, $p<0.001$). Stations of the central 'Grande Vasière' were very close overall, while F differed for pigment fluxes at both seasons and G differed for Chl *a* (spring), phaeopigments (both seasons), and POC and PON fluxes (late summer; Newman and Keuls tests; Table 5). The spatial heterogeneity was higher in spring than in late summer. The highest sedimentation rates were obtained in spring, except for G. The mean total particulate matter (TPM) flux ranged from 6.35 (Stn F) to 18.48 $g.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn D) in spring, vs. 1.46 (Stn. C) to 10.57 $g.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn. G) in late summer (Fig. 5). Mean TPM fluxes on the central 'Grande Vasière' stations were 12.33 ± 5.51 $g.m^{-2}.h^{-1}$ in spring, vs. 2.02 ± 0.59 $g.m^{-2}.h^{-1}$ in late summer. Lower values were found in the coastal zone (Stn F) in spring (6.35 $g.m^{-2}.h^{-1}$), but the TPM fluxes were similar in late summer (2.74 $g.m^{-2}.h^{-1}$; Table 4). The PTC fluxes ranged from 158 (Stn A) to 400 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn D) in spring, vs. 24 (Stn C) to 331 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn G) in late summer. Mean PTC fluxes on the central 'Grande Vasière' stations were 289.12 ± 105.67 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ in spring, vs. 35.94 ± 10.78 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ in late summer. The POC fluxes (Fig. 6) were comprised between 64 (Stn A) and 172 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn G) in spring, vs. 14 (Stn C) and 220 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn G) in late summer. Mean POC fluxes on the central 'Grande Vasière' were 93.37 ± 33.98 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ in spring, vs. 20.29 ± 8.17 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ in late summer. Higher values were found in the coastal zone (Stn F: 173.57 and 37.11 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ in spring and late summer, respectively; Table 4), but the seasonal trend was similar, that is a 4.7-fold decrease in POC flux between spring and late summer. Opposite trend was observed in the northernmost part of the muddy bank (Stn G), with POC fluxes increasing from 172 to 220 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ between spring and late summer, respectively.

The percentage of organic carbon in the TPM flux varied from 0.61 (Stn B) to 2.73% (Stn F) in spring and from 0.70 (Stn B) to 2.08% (Stn G) in late summer (Table 4). In addition to higher values in September (except for G), the organic carbon content in PTC exhibited 3 different patterns, that are maximum values (> 90%) in the station under the river plumes influence (F), intermediate values in G (66 to 80%) and lowest values in the central 'Grande Vasière' stations (26 to 43-68%).

The PON fluxes were in the ranges 5-18 mg $N.m^{-2}.h^{-1}$ in spring, vs. 1-18 mg $N.m^{-2}.h^{-1}$ in late summer. Mean PON fluxes on the central 'Grande Vasière' stations were 7.77 ± 2.24 mg $N.m^{-2}.h^{-1}$ in spring, vs. 2.18 ± 0.76 mg $N.m^{-2}.h^{-1}$ in late summer. As for POC fluxes, higher values were found in the coastal zone (Stn F: 17.77 and 4.75 mg $N.m^{-2}.h^{-1}$ in spring and late summer, respectively), but the seasonal trend was similar that is a 3.5-fold decrease in PON flux between spring and late summer.

Table 4. Mean values (± SD) of parameters for particulate matter sedimented in bottom-moored or mid-depth sediment traps (April-May (Sp) and September (Su) 2002).

Station	A		B		C		D		E	F		G	
Season	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Su**	**Sp**	**Su**	**Sp**	**Su**
TPM ($g.m^{-2}.h^{-1}$)	6.75 (2.59)	2.64 (0.87)	15.36 (15.01)	2.41 (0.75)	8.73 (8.15)	1.46 (0.46)	18.48 (27.44)	1.59 (0.04)	2.84 (0.38)	6.35 (1.15)	2.74 (0.21)	8.92 (5.92)	10.57 (5.11)
PTC (mg $C.m^{-2}.h^{-1}$)	158.02 (85.18)	47.34 (12.39)	342.61 (317.47)	30.18 (14.60)	255.69 (387.40)	23.92 (9.53)	400.17 (541.60)	42.33 (3.35)	66.26 (43.39)	192.24 (93.73)	40.63 (21.12)	216.41 (171.28)	330.92 (186.34)
POC (mg $C.m^{-2}.h^{-1}$)	64.07 27.46)	32.25 (16.26)	94.54 (48.74)	16.90 (9.77)	74.20 (33.15)	13.84 (5.38)	140.67 (76.24)	18.18 (0.10)	30.79 (18.19)	173.57 (95.78)	37.11 (18.98)	172.27 (139.24)	220.04 (132.85)
POC:PTC (%)	40.55	68.14	27.59	56.01	29.02	57.87	26.16	42.95	46.47	90.29	91.34	79.56	66.49
PON (mg $N.m^{-2}.h^{-1}$)	8.04 (3.70)	3.21 (0.82)	7.46 (2.99)	2.11 (0.65)	5.06 (1.45)	1.37 (0.47)	10.52 (8.62)	2.04 (0.14)	4.35 (2.29)	17.77 (7.06)	4.75 (2.44)	12.48 (9.15)	17.54 (8.09)
Chl *a* ($\mu g.m^{-2}.h^{-1}$)	12.36 (5.22)	10.58 (3.16)	13.93 (2.95)	2.44 (0.37)	8.40 (2.14)	3.70 (1.55)	22.87 (21.86)	4.07 (0.01)	6.19 (3.34)	196.46 (72.42)	47.06 (13.02)	50.48 (11.63)	13.18 (5.91)
Phaeopigments ($\mu g.m^{-2}.h^{-1}$)	90.66 (36.77)	73.45 (14.15)	99.73 (24.14)	20.14 (4.16)	64.88 (17.76)	27.07 (4.54)	159.28 (100.20)	39.95 (1.31)	73.35 (48.38)	484.97 (165.49)	227.88 (68.50)	274.74 (60.77)	130.85 (60.38)
$\delta^{13}C$ (‰)	-20.00 (0.99)	-21.51 (0.18)	-22.70 (1.62)	-24.62 (0.55)	-22.70 (2.06)	-24.6 (0.77)	-22.74 (1.31)	-	-23.84 (1.07)	-20.12 (0.86)	-22.75 (0.93)	-21.09 (0.47)	-20.35 (1.13)
$\delta^{15}N$ (‰)	3.94 (0.92)	2.07 (0.50)	3.73 (1.02)	4.00 (0.56)	2.59 (0.47)	3.38 (1.17)	3.58 (1.10)	-	4.00	4.40 (0.98)	4.63 (0.82)	4.06 (0.59)	4.31 (0.47)
POC:PON (W:W)	7.98	10.05	12.66	8.02	14.65	10.09	9.95	8.93	7.08	9.78	7.82	13.80	12.54
Chl *a*:Phaeo (W:W)	0.14	0.14	0.14	0.12	0.13	0.14	0.14	0.10	0.08	0.41	0.21	0.18	0.15
POC:TPM (%)	0.95	1.22	0.62	0.70	0.85	0.95	0.57	1.14	1.08	2.73	1.36	1.93	2.08

Table 5. Classification of sampling station means for sedimented particles in April-May and September 2002 (Newman and Keuls test, p<0.05). Means values are classified with increasing differences. Joint underlined stations indicate no significant difference.

	sedimented material	
	spring	**summer**
TPM	**F A C G B D**	**C D B A F E G**
PTC	**A F G C B D**	**C B F D A E G**
POC	**A C B D F G**	**C B D E A F G**
PON	**C B A D G F**	**C D B A E F G**
Chl *a*	**C A B D G F**	**B C D E A G F**
Phaeopigments	**C A B D G F**	**B C D E A G F**

The pigment fluxes clearly emphasise a decreasing gradient from coast to open sea at both seasons and the influence of the river plumes (Fig. 7), with spring Chl *a* fluxes ranging from 196.46 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ in Stn F to 14.39 ± 6.11 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ on the central 'Grande Vasière' stations (Table 4). The Chl *a* fluxes in late summer varied between 47.06 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn F) and 5.2 ± 3.66 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (central 'Grande Vasière'). Chlorophyll flux values in Stn G were intermediate at both seasons (Table 4), while the chlorophyll flux at the offshore station (E) in late summer was slightly higher (6.19 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$) than those recorded on the central 'Grande Vasière'. The phaeopigment fluxes measured in the traps showed the same spatial patterns as the Chl *a* fluxes, with spring values ranging from 485 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn F) to 103.64 ± 39.92 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (central 'Grande Vasière'), and late summer values ranging from 228 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (Stn F) to 40.15 ± 23.67 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$ (central 'Grande Vasière'). As for chlorophyll *a*, Stn G showed intermediate values for phaeopigment fluxes and Stn E exhibited higher fluxes (73.35 $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$) than those recorded on the central 'Grande Vasière'. The Chl *a*:Phaeo ratios (≤ 0.41, whatever the station or season) clearly show that degraded cells were collected by the traps. In addition, the chlorophyllian cells sedimented in the bottom traps were less degraded at the shallow-water inshore station (F) than at the deep-water 'Grande Vasière' stations. Indeed, a decreasing depth-related (from Stn. F to Stn. E) gradient was observed for the Chl *a*:Phaeo ratios, whatever the season (Table 4).

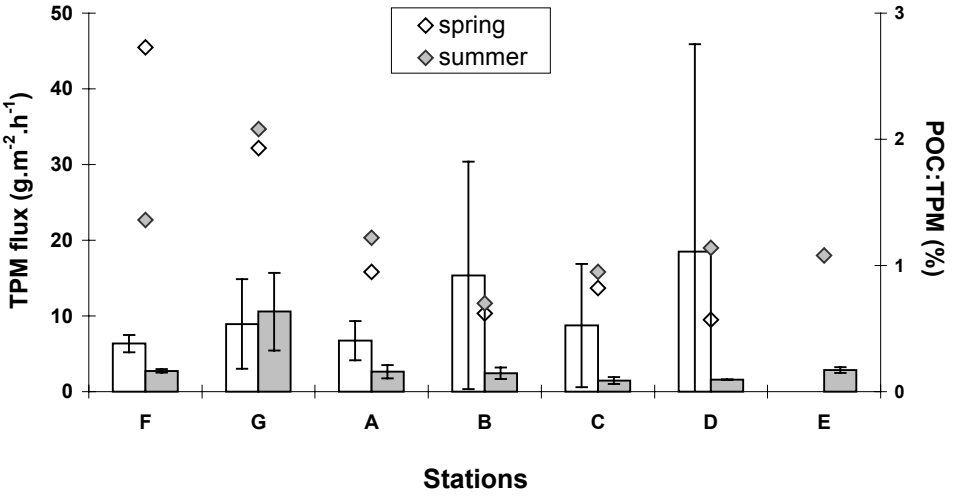


Figure 5. Total Particulate Matter flux (TPM, g.m^{-2}.h^{-1}) and Particulate Organic Carbon:Total Particulate Matter ratios in particulate matter collected in the bottom-moored sediment traps during spring (April 26th to May3rd) and late summer (September 13th-19th) sampling on the Bay of Biscay continental shelf. Stations are ranked according to an inshore-offshore gradient.

The $\delta^{13}C$ values in particles sedimented in the traps ranged from –22.74 (Stn D) to –20.00‰ (Stn A) in spring vs. –24.62 (Stn B) to –20.35‰ (Stn G) in late summer. Stations A and G showed carbon stable isotopic ratios similar to those of the inshore station (F) overall (Table 4), while the central 'Grande Vasière' stations B, C and D exhibited higher $\delta^{13}C$ values (-22.71 ± 0.02‰ in spring and -24.60 ± 0.04‰ in late summer). The $\delta^{13}C$ value of the offshore station (E) in September was close to the values recorded on the central 'Grande Vasière'. The $\delta^{15}N$ values ranged from 2.59 (Stn C) to 4.40‰ (Stn F) in spring vs. 2.07 (Stn A) to 4.63‰ (Stn F) in late summer. The central 'Grande Vasière' (3.46 ± 0.60‰) exhibited a 1‰ difference with the coastal zone in spring and a 1.5‰ difference in late summer (3.15 ± 0.99‰).

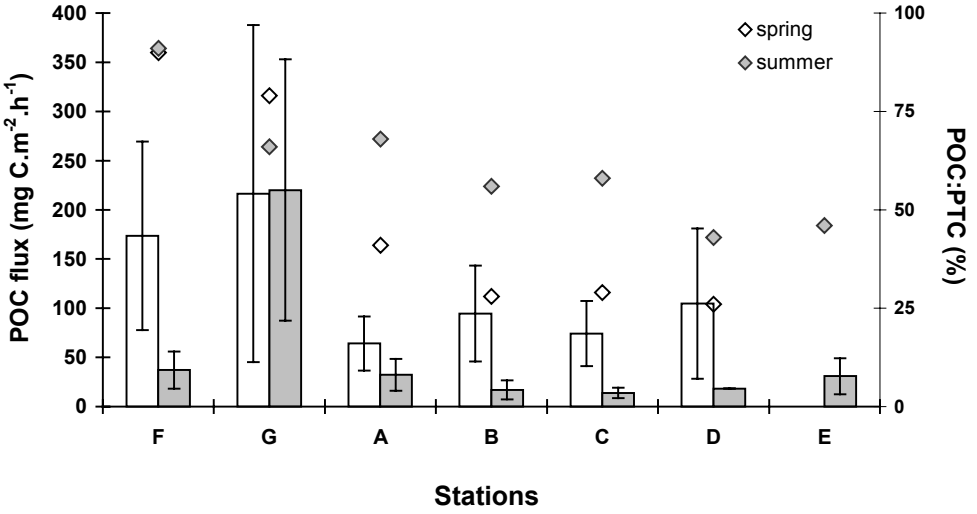


Figure 6. Particulate Organic Carbon flux (POC, mg C.m^{-2}.h^{-1}) and Particulate Organic Carbon:Total Particulate Carbon ratios in particulate matter collected in the bottom-moored sediment traps during spring (April 26th to May 3rd) and late summer (September 13th-19th) sampling on the Bay of Biscay continental shelf. Stations are ranked according to an inshore-offshore gradient.

Except for higher POC:PON ratio values in Stn G (both seasons) and lower ratio in Stn E (late summer), no clear pattern was observed for the POC:PON ratio. The latter ranged from 7.98 to 13.80 in spring and from 7.08 to 12.54 in late summer (Table 4). The percentage of organic carbon in sedimented particles and the POC:PON ratio values indicate a more degraded material in the traps than in suspended matter (Tables 3 and 4).

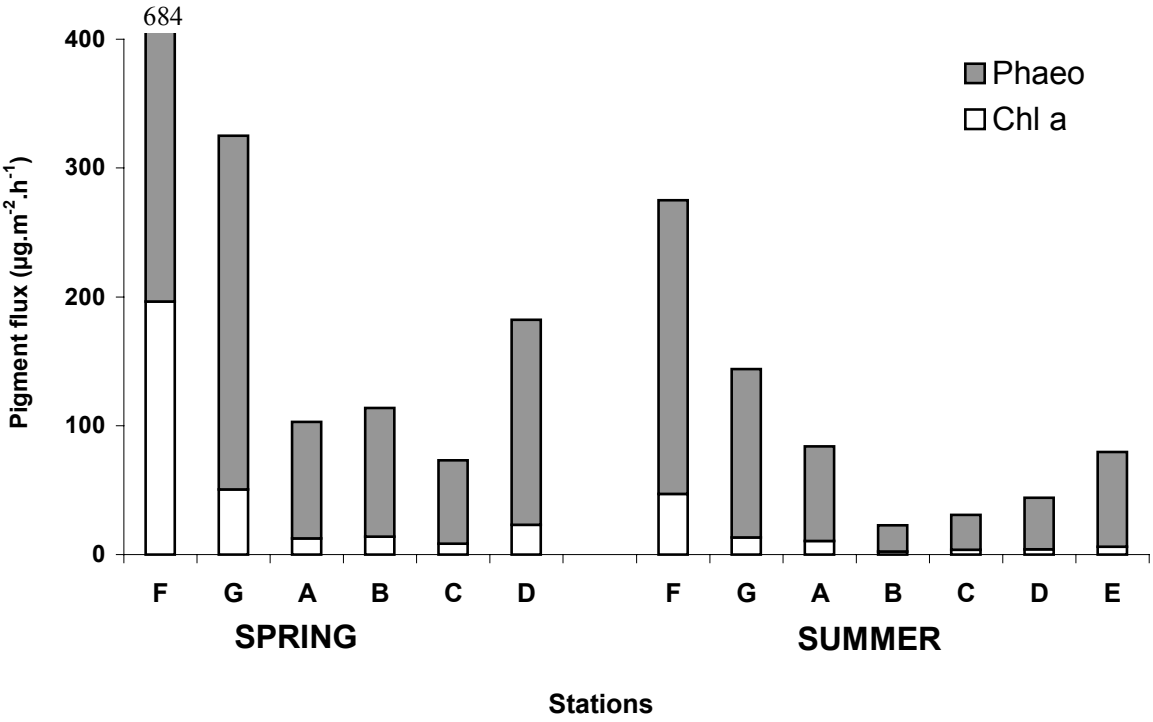


Figure 7. Pigment fluxes (Chl *a* and phaeopigments, µg.m^{-2}.h^{-1}) measured in the bottom-moored sediment traps during spring (April 26 to May 3rd) and late summer (September 13th-19th) sampling on the Bay of Biscay continental shelf. Stations are ranked according to an inshore-offshore gradient.

Spatial and temporal (seasonal) variability

Particulate matter sedimentation clearly exhibited seasonal patterns with a decrease of almost all the parameters from spring to late summer (Table 4). A 6-fold decrease of the mean TPM flux was observed between late April-early May and September on the central 'Grande Vasière'. This lower total sedimentation rate in late April-early May was related with 8-fold and 4.6-fold decreases of the PTC and POC fluxes, respectively. Lower seasonal variations were observed inshore (Stn. F) for the mean TPM flux (2.3-fold difference), in contrast to the mean PTC and POC fluxes (4.7-fold decrease for each parameter). The northern part of the 'Grande Vasière' (Stn. G) showed seasonal trends opposite to those observed inshore and on the central part of the muddy bank, with TPM, PTC and POC fluxes increases in September of 19, 53 and 28%, respectively. These higher sedimentation rates cannot be explained by phytoplankton bloom sedimentation, since pigment fluxes in all stations were much lower in September 2002 than in late April-early May (Table 4). This study emphasises major spatial and temporal variations in pigment fluxes within the Bay of Biscay, with 14-fold and 9-fold inshore-'Grande Vasière' decreases in spring and late summer, respectively.

Particulate matter sedimentation, as suspended particles, showed a decreasing gradient from coast to open sea, especially for POC, PON and pigment fluxes. However, the offshore station (E) located near the shelf slope, exhibited higher pigment fluxes than the central 'Grande Vasière' stations, which could be related with a high phytoplankton production area on the shelf slope (see Fig. 4) and possibly advection onto the shelf. Spatial heterogeneity was also observed at a smaller scale on the central 'Grande Vasière': spring sedimentation rates were higher in the southern part of the area (Stns B and D), while pigment fluxes were 2.5 to 3 times higher in Stn A in late summer, compared to B, C and D. These variations were related with a ca. 2‰ difference in $\delta^{13}C$ values of sedimented particles between Stn. A (lowest value) and the other central 'Grande Vasière' stations (Table 4). One more time, an inshore-offshore gradient was observed for the carbon stable isotopic ratios, with values more negative offshore (central 'Grande Vasière' stations plus Stn E) overall. These spatial variations were also recorded for $\delta^{15}N$ values.

High-frequency temporal variability of the sedimentation process

The variability of the sedimentation process associated with the diurnal tidal cycle is illustrated for stations A, G and E (Fig. 8). On the central 'Grande Vasière' (Stn. A), there is a clear impact of the tidal cycle on sediment re-suspension (Fig. 3). During the spring-tides of late April, total particle load in bottom water was the lowest at low tide and the highest at high tide, with a clear decreasing gradient in particle concentration from high to low tide and conversely. This pattern was also observed during the September neap tides. The halocline and or the thermocline would constitute a physical barrier for re-suspended particles, the latter being mainly distributed below 60-70 meters depth, whatever the season. Particle distribution was associated with salinity higher than 35.15 in late April, vs. 35.42-35.44 in mid-September. In late summer, particles were mainly concentrated in cold (11.0-11.5°C) bottom water. The tide-related temporal pattern observed for suspended particle distribution was also found in particle sedimentation within the traps. The hourly total particulate matter, POC, PON and pigment fluxes exhibited the same temporal variations as particle load in relation with tide, that is low sedimentation at low tide and sedimentation rates increasing with the flood (Fig. 8). Thus, minimum sedimentation rates in bottom-moored traps were associated with minimum particle loads in bottom water and conversely. The relationship with the tidal cycle was not totally correlated with bottom-water current velocity during the April spring-tides: sedimentation was observed to increase with current velocity decreasing at the end of the flood, but the highest sedimentation rates were measured for both the lowest (5 $cm.s^{-1}$) and the highest (15 $cm.s^{-1}$) current speeds at the trap aperture (Fig. 8). Overall, a 2- to 3-fold variation was observed for hourly TPM fluxes in bottom traps on April 27. The $\delta^{13}C$ values in sedimented particles were more negative at low tide, with a 1.1‰ difference on a 13-hour cycle (from –21.3‰ to –22.4‰).

Bottom current velocity was lower during the September neap tides, ranging from 2 to 10-12 $cm.s^{-1}$. In contrast to spring-tides, the sedimentation process did not show a sinusoidal pattern but a step by step one. Low TPM sedimentation rates (< 2 $g.m^{-2}.h^{-1}$) were recorded for mean current velocity ≤ 2.5 $cm.s^{-1}$ at the trap aperture, while sedimentation rates of 3.1-3.4 $g.m^{-2}.h^{-1}$ were measured for current speeds higher than 7-8 $cm.s^{-1}$, from mid-tide on (Fig. 8). One more time, increasing sedimentation rate was associated with increasing particle load in bottom water (Fig. 3). In September

2002, sediment re-suspension was observed for a mean current speed of ca. 9 $cm.s^{-1}$ at 1.6 m off the bottom.

On the northern part of the muddy bank (Stn. G), the particle load distribution on May 3rd (neap tides) did not show any obvious temporal variation in the last 50 meters on a 12-hour period, but suspended particle concentration appeared to increase regularly with water depth (Fig. 3). However, a different pattern was observed for particle sedimentation (Fig. 9), with TPM fluxes in bottom traps presenting low values (5 $g.m^{-2}.h^{-1}$) from high tide to mid ebb-tide (from 8:00 AM to 1:30 PM), increasing sedimentation rates (up to 20.7 $g.m^{-2}.h^{-1}$) from mid ebb-tide to low tide, and decreasing sedimentation rates during the flood (with again 5 $g.m^{-2}.h^{-1}$ at mid flood). As for Station A, sedimentation rates increased suddenly for mean current speed higher than 7 $cm.s^{-1}$, thus emphasizing a critical threshold for particle downward flux or sediment erosion and re-suspension. Overall, 2- to 4-fold variations were observed for hourly TPM fluxes in bottom traps on May 3rd.

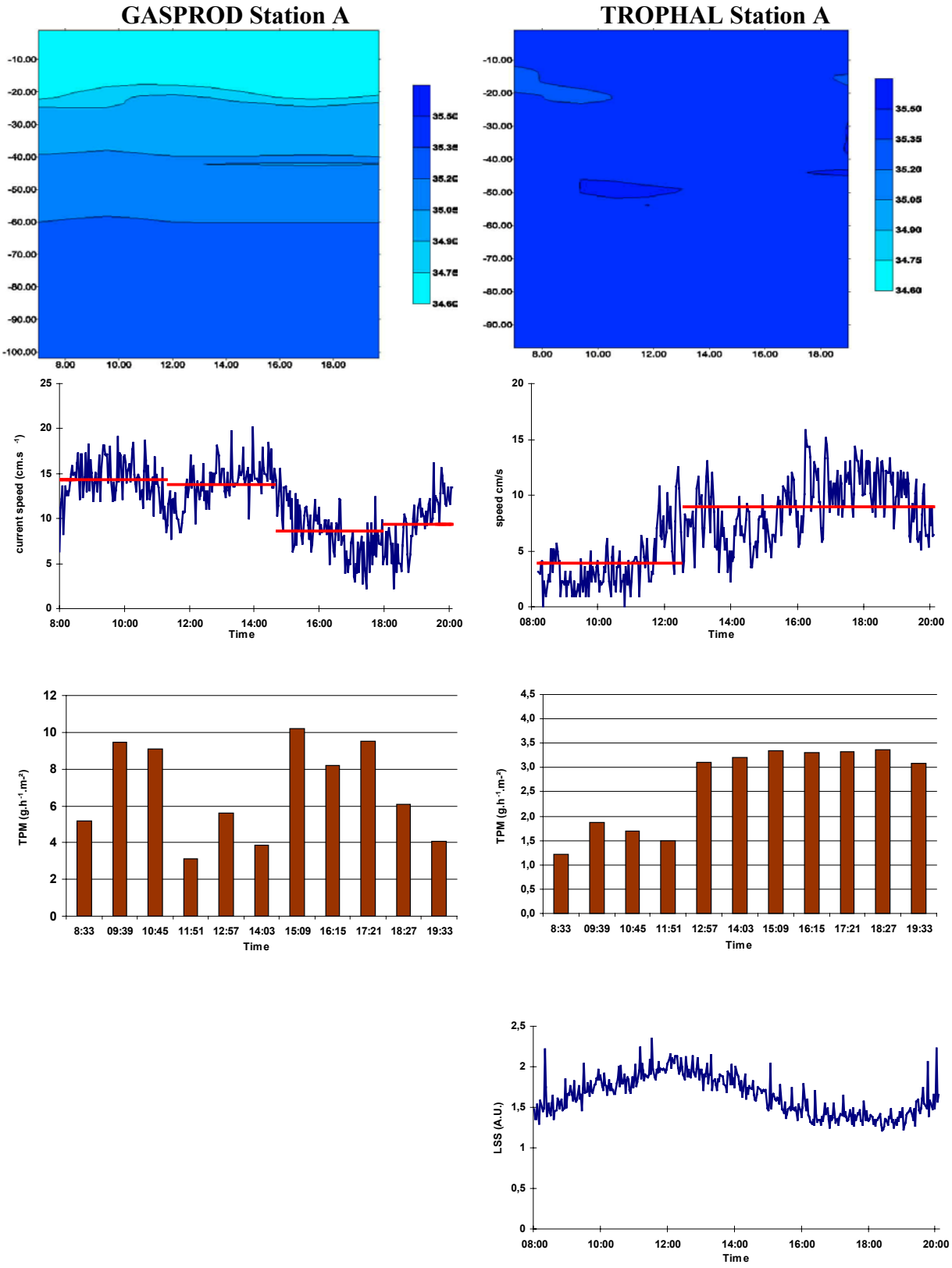


Figure 8. Station A. High-frequency temporal variability of particulate matter sedimentation (TPM, g.m^{-2}.h^{-1}) in bottom trap in relation to current velocity (cm.s^{-1}) and light scattering (a.u.) 1.6 m off the seabed. Water salinity measured by the SBE25 CTD probe is also represented.

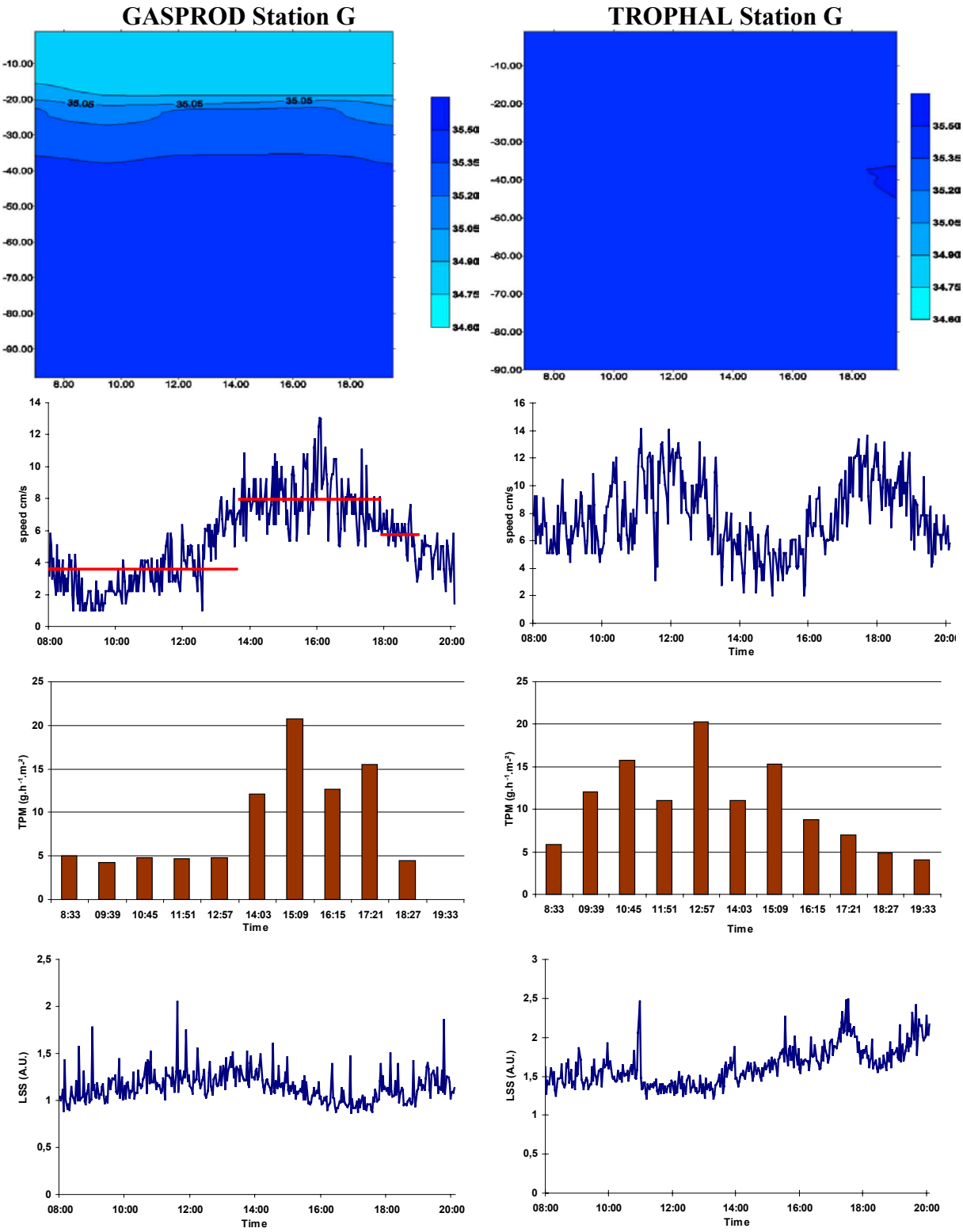


Figure 9. Station G. High-frequency temporal variability of particulate matter sedimentation (TPM, g.m^{-2}.h^{-1}) in bottom trap in relation to current velocity (cm.s^{-1}) and light scattering (a.u.) 1.6 m off the seabed. Water salinity measured by the SBE25 CTD probe is also represented.

The suspended particle distribution in station G showed a different pattern on September 18, with clear temporal variations in the last 40 meters (Fig. 3): near-bottom particle load was highest at low tide, while re-suspension was highest at mid ebb-tide. By contrast, particle load in bottom waters was lowest at mid-flood. Maximum TPM flux was recorded when bottom-water particle load was minimum (Fig. 3 and 9), and there was no apparent relationship between suspended particle concentration in bottom water, as measured by the particle size analyser, and sedimentation rates (Fig. 9). On the other hand, hourly TPM sedimentation peaks in samples No. 3, 5 and 7 were clearly associated with high-turbidity events recorded by the Sea-Tech light scattering sensor at the trap aperture (Fig. 9). This result highlights the importance of continuous parameter recording when addressing processes presenting high-frequency variability (5 PSA profiles were made on the 12-hours period). The fourth high-turbidity event recorded between 5:00 and 6:00 PM was not associated with a sedimentation peak, likely because current velocity ($\geq$ 10 $cm.s^{-1}$) at that time was to high. The same trends as in spring were observed for late summer sedimentation dynamics after high tide, that is decreasing TPM sedimentation rates with increasing bottom current velocity during ebb-tide (Fig. 9). Overall, hourly TPM fluxes in bottom traps on 18 September varied in the same range as the one in May (2- to 4-fold variations between 5 and 20 $g.m^{-2}.h^{-1}$).

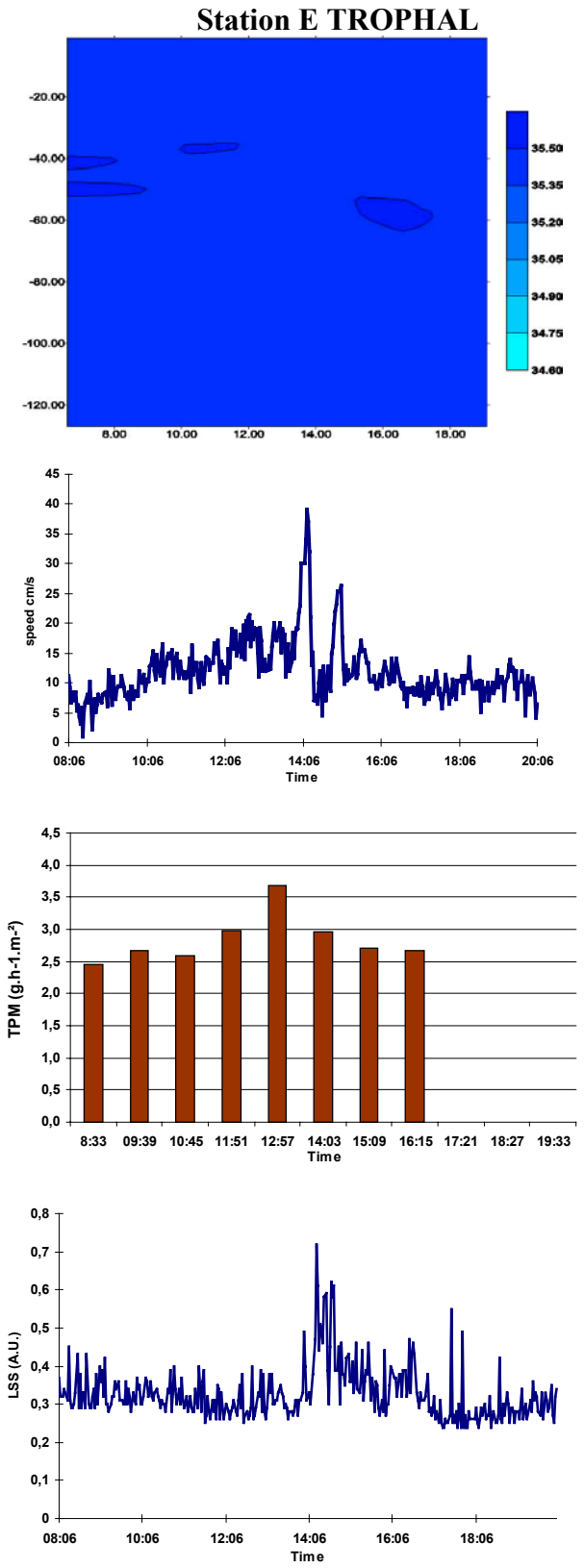


Figure 10. Station E. High-frequency temporal variability of particulate matter sedimentation (TPM, g.m^{-2}.h^{-1}) in bottom trap in relation to current velocity (cm.s^{-1}) and light scattering (a.u.) 1.6 m off the seabed. Water salinity measured by the SBE25 CTD probe is also represented.

On the offshore margin of the continental shelf (Stn. E), the higher near-bottom current mean velocity (ca. 12 $cm.s^{-1}$ on September 13; Table 2) compared to the central 'Grande Vasière', led to sedimentation patterns closely associated with the tidal cycle (Fig. 10). The TPM flux in bottom traps followed a dome-shaped distribution centred on mid ebb-tide (maximum sedimentation rate between 00:24 and 1:30 PM) on 13 September. Temporal variations in total sedimentation rate were low (from 2.5 to 3.7 $g.m^{-2}.h^{-1}$) during the study period. Three high-speed current events were superimposed on the tide-driven dome-shaped distribution of current velocities at the trap aperture (Fig. 10). These current peaks, known as solitary internal waves on the continental shelf (Pingree and Mardell, 1985; Mazé, 1987; B. Le Cann, LPO Brest and A. Serpette, EPSHOM Brest, pers. com.), were associated with light scattering increases 1.6 m off the seabed. In particular, the major turbidity event recorded between 2:00 and 3:00 PM occurred just after the main internal wave passing over. However, total particulate matter sedimentation was not correlated with these internal waves and the associated re-suspension events: the main sedimentation peak occurred before and there was no increase in bottom trap sedimentation rates related with the increase of water turbidity after the internal waves passing over. Thus, these high-frequency events did not seem to disturb the tide-driven sedimentation process on the outer margin of the continental shelf.

Re-suspension estimate

Re-suspension mostly concerns mineral matter because of the low organic matter content in sediments (Table 6). This is confirmed by the composition of the particulate matter sedimented in the traps (eg. The POC:TPM ratios in Table 4). From the three methods used to estimate re-suspension, the one using the trap fluxes gave the highest rates. In September 2002, total particulate matter sedimentation rates in mid-depth and bottom traps were compared, assuming the absence of re-suspension signal in the upper trap and settling particles all originating from the 'Grande Vasière' surface waters. Re-suspension estimates were calculated only when the upper trap was located under the chlorophyll biomass maximum, that is stations A, C and G. At each station, more than 77% of the total sedimentation (TPM) in bottom traps would be linked to deposition of re-suspended benthic material. This feature was particularly conspicuous for the pure mud station (G) with a 94% rate. The mean TPM re-suspension rate would be of 82.5% (±7.8) on the central 'Grande Vasière'. POC re-suspension in the latter was lower (57.7%).

Table 6. POC content (% dry weight) in superficial (0-0.5 cm) sediments of the study sites.

Station	A	B	C	D	E	F	G
% POC Spring	0.15	0.26	0.21	0.24	-	-	1.40
% POC Summer	0.24	0.28	0.23	0.21	0.49	0.04	1.32

Particulate matter re-suspension rates estimated from SPM concentrations in the water column were lower than the ones estimated from the trap fluxes. Mean values at stations A, G and E were 56.72 ± 6.53% (range: 48.8-64.5%), 60.22 ± 2.96% (range: 58.2-63.6%), and 26.83 ± 9.85% (range: 16.8-36.5%), respectively.

On the other hand, re-suspension rates of the carbon (POC), as measured by the method of Gasith (1975) adapted by Bhaskar et al. (2000), were lower for the central 'Grande Vasière' (49.33 ± 16.25%; range: 31-62%) than those deduced from the trap fluxes, and could not be estimated for the pure mud station (G). The POC re-suspension rate calculated in September at the offshore station was of 33%.

3- Sediment

Mean grain size

Station G appeared to be the most silty, particles under 63 µm ranging from 56 to 91% sediment dry weight (Table 1). The central 'Grande Vasière' stations (A, B, C and D) exhibited a silt fraction comprised between 10 and 20% sediment DW. Mean grain size varied from 122 to 187 µm (Table 1). Except for B which showed smaller mean grain size (123 µm), the central 'Grande Vasière' stations and the offshore station (E) had similar mean grain size (ca. 180 µm) but different silt contents (Table 1). The silt content in a given station did not show great variations according to the season, except for G. According to Chassé and Glémarec (1976) classification, the sampling stations belong to 5 different sediment types, from pure mud to medium biogenic sand (Table 1).

POC content (%)

Sediment POC content on the 'Grande Vasière' ranged from 0.15% (Stn. A) to 1.40% (Stn. G) in late April-early May, and from 0.21% (Stn. D) to 1.32% (Stn. G) in mid September 2002 (Table 6). The inshore station (F) exhibited lower organic matter content (POC= 0.04% of sediment dry weight) in September than the central 'Grande Vasière' (0.24 ± 0.03%) and the outer margin of the shelf (0.49%). The central 'Grande Vasière' exhibited low seasonal variations in sediment POC content (0.22 ± 0.05% in late April-early May). This result was also found in pure mud of the northern station (G).

Benthic Biomass

The total biomass of the benthic macrofauna in late summer (September) varied from 665.4 (Stn. A) to 1221.5 mg AFDW.m^{-2} (Stn. G) on the 'Grande Vasière'. Total benthic biomass was higher on the outer margin of the shelf (Stn. E), reaching up to 3099.9 mg AFDW.m^{-2} on average (Fig. 11). Mean total benthic biomass on the central 'Grande Vasière' was 764.6 ± 84.75 mg AFDW.m^{-2} in late April-early May, vs. 844.5 ± 195.7 mg AFDW.m^{-2} in mid-September 2002. Thus, total benthic macrofauna biomass on the outer margin of the shelf was 2.5 times higher than the one recorded in the northern part of the muddy bank, and 3.7 times higher than the one recorded on the central 'Grande Vasière' in late summer 2002. Total benthic biomass increase between late April-early May and mid-September appeared more pronounced on the northern part of the bank (+47.6%) than on the central 'Grande Vasière' (+10.4%).

The spatial variability observed for total benthic biomass was also found when considering trophic groups, with : *(i)* outstanding suspension feeder biomass at Stn. E (63.8% of total biomass in

September) and few deposit feeders (5.4% of total biomass), *(ii)* carnivores dominant on the northern part of the muddy bank (59.5% of total biomass in late summer) and also well represented on the offshore margin of the bank (30.8% of total biomass in late summer and higher biomass value than the one in Stn. G), and *(iii)* deposit feeders leading the benthic macrofauna biomass on the central 'Grande Vasière' in spring. In late summer, the trophic group dominance patterns appeared more variable on the muddy bank, with deposit feeders being dominant in stations B and C (45.5 and 57.3% of total biomass, respectively), but suspension feeders leading the macrofauna biomass in stations A and D (39.9 and 50.8% of total biomass, respectively; Fig. 11). By contrast, suspension feeders exhibited very low if any biomass on the most silty station of the 'Grande Vasière' (G).

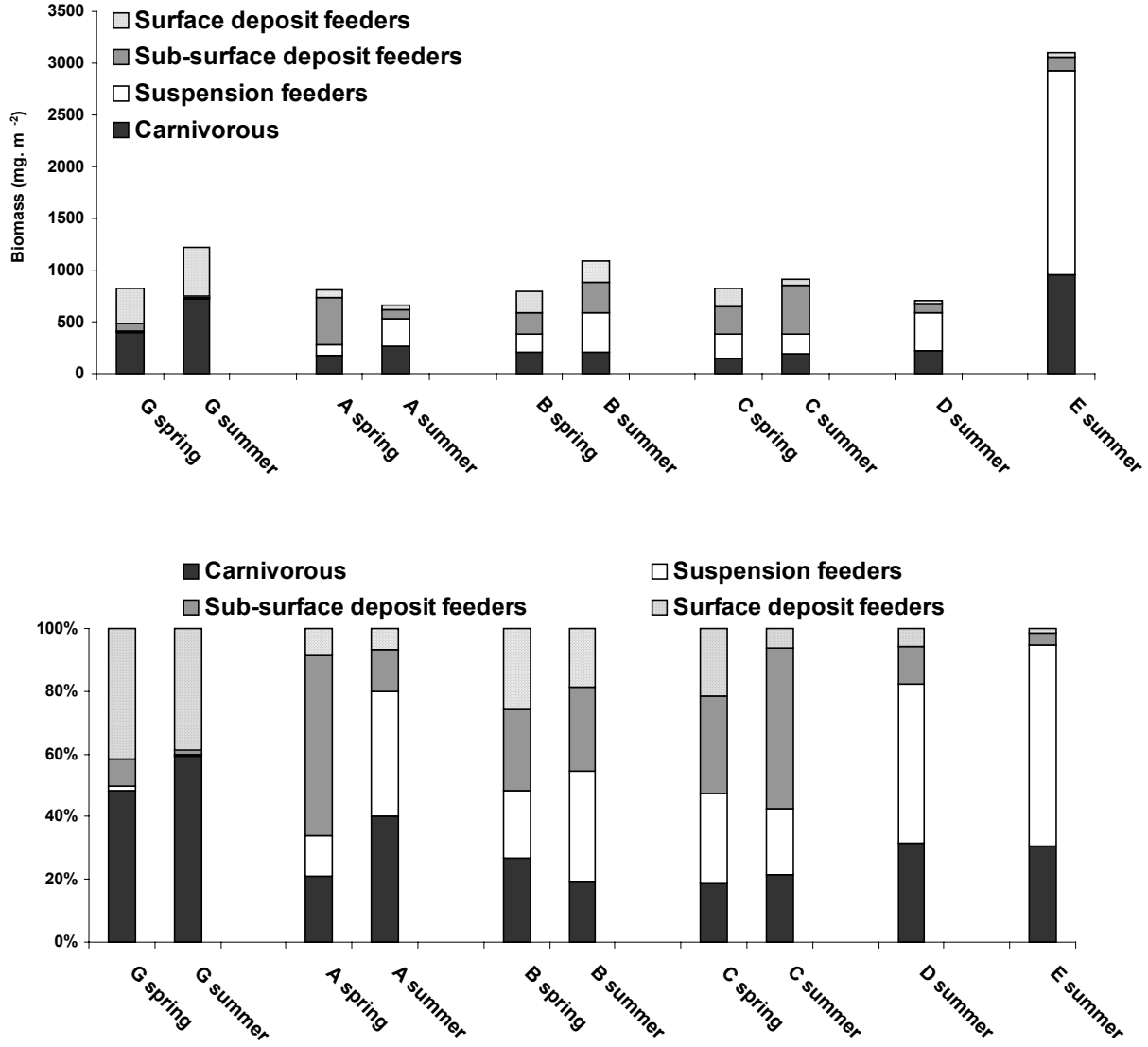


Figure 11. Benthic macrofaunal biomass (mg AFDW.m^{-2}) displayed in three major trophic groups (deposit feeders, suspension feeders and carnivores). Samples were collected with a 0.25 m^2 Hamon grab during the trap experiments. No data in Stn F.

DISCUSSION

Trap efficiency

Proper use of sediment traps and correct interpretation of results require that potential collection of biases be recognized, minimized, and, where possible, eliminated. Traps in any current alter the flow field, resulting in the generation of eddies at the top of the trap (see Knauer and Asper, 1989). The size and frequency of eddy formation and the flow structure within a trap varies with trap geometry. These complex flow patterns generate vertical velocities much greater than the typical fall velocities of most marine particles, making it difficult to predict the behavior of particles in the vicinity of a trap. Past laboratory and field studies of sediment-trap biases identified six dimensionless parameters which influence collection efficiency (Hargrave and Burns, 1979; Bloesch and Burns, 1980; Butman et al., 1986; Knauer and Asper, 1989). Of these, only three were shown by dimensional analysis to be important under typical trapping conditions in the ocean: the trap Reynolds number, the trap aspect ratio and the ratio of flow speed to particle fall velocity. In addition, symmetry of the trap is required to maintain uniform flow dynamics in the trap and a minimum of three trap diameters cross-stream and ten diameters downstream would be required to eliminate trap-trap flow interactions (Butman, 1986). Though the biases demonstrated cannot be generalized beyond the parameter range tested, a number of recommendations made by the " U.S. GOFS working group on sediment trap technology and sampling " (in Knauer and Asper, 1989) were followed in this study. Cylindrical traps with aspect ratio > 5 (A = 5.3) and diameter > 4 cm (D = 15 cm) were selected to maintain a tranquil layer of fluid at the trap bottom (see also Bloesch and Burns, 1980; Blomquist and Hakanson, 1981; Heussner et al. 1990; Gust et al., 1992; Bale, 1998), moorings were designed to minimize tilt of the traps and the rotating sample collectors were interfaced with a current meter so that samples could be fractionated according to intervals of current speed.

The low mean tilt (< 5°) and current speed (< 13.5 $cm.s^{-1}$) at the bottom trap aperture indicate that collection efficiency was unlikely to be biased near bottom (see Gardner, 1985; Baker et al., 1988). This result was all the more valid for Stn. G (current speed < 8 $cm.s^{-1}$ at both seasons) and for the September sampling on the central 'Grande Vasière' (current speed < 8.2 $cm.s^{-1}$, except for Stn. D). In comparison, Baker et al. (1988) found that the agreement between 20 cm diameter drifting and moored traps was within 10% when mean current speed was < 15 $cm.s^{-1}$ and the accumulated duration of speeds < 12 $cm.s^{-1}$ was > 60% of the deployment period. With respect to trap tilt, Gardner (1985) showed that the collection rate of cylinder traps increased when tilted either into or away from the current; increases to 125% were noted at 5° tilt and reached 250-300% at 45°. In this study, the differences in sedimentation rates between mid-depth and near-bottom traps are unlikely to result from different tilts: mean trap tilts at mid-depth and near bottom were 2.15° and 1.40° on the central 'Grande Vasière' stations, respectively, vs. 2.21° and 0.36° at Stn. G.

In contrast to bottom traps, collection efficiency could have been biased (under-collection) in the mid-depth traps facing the highest flow speeds. However, mean current speed at the mid-depth trap aperture did not exceed 18.32 $cm.s^{-1}$ for the three stations (A, C and G) taken into account for re-suspension estimates. Moreover, mean current speeds were similar for these three stations at mid depth (range: 17.55-18.32 $cm.s^{-1}$) on one hand and near bottom (range: 7.13-8.17 $cm.s^{-1}$) on the other

hand. Between-site differences in sedimentation and re-suspension rates cannot then be explained by different collection efficiency of the traps. It is also known that replicate sampling funnels on the Pro-Trap systems return very consistent values during deployments and individual values deviate from the mean figure by no more than 7% despite the fact that no attempt is made to align the two funnels symmetrically in the currents (Bale, 1998). Finally, the TPM fluxes measured in the mid-depth traps were never observed to decrease as flow speed increased, even for stations B and D which experienced mean current speeds of 35.9 and 30.3 $cm.s^{-1}$ at mid-depth, respectively. This result would signify little impact of tidal streams on trap collection efficiency during this study according to Baker et al. (1988). On the 'Grande Vasière', the highest sedimentation rates in the bottom traps clearly result from particle re-suspension in bottom water (as suggested by positive correlation between sedimentation rate and suspended particle load overall). The same results were found by Bale (1998) in the southern North Sea, with the same traps. In particular, Bale showed that the Pro-Trap systems collected sediment in direct proportion to the horizontal particle flux (defined as the product of mean current velocity and the mean concentration of SPM over periods corresponding with each trap sampling interval) without biasing the composition of the material. This study allowed to determine the critical thresholds for near-bottom current speed (7-9 $cm.s^{-1}$) implying sediment erosion and re-suspension on the 'Grande Vasière'.

By contrast, the effect of internal waves on collection efficiency of traps could not be predicted from this study. It is known that traps held vertically in the water column still can experience an effective tilt due to the passage of internal waves (e.g. Gardner, 1985). In this study, the three current peaks observed in Stn. E in September were not associated with tilt increases in near-bottom trap, while the absence of mid-depth trap precluded to go any further.

In waters such as the sites occupied in this work, particle transport is dominated by oscillating tidal currents inducing mobilization, advection and deposition of sediments. Re-suspended material were shown to extend well into the water column (up to 50-60 m off the seabed), but under the height at which mid-depth traps were set. It should be therefore possible to make deductions about the settling rate or vertical fluxes of SPM from the data obtained in this work. However, different current velocities at mid depth and near bottom, and large uncertainties about the real re-suspension rates, when comparing the results of the three estimation methods, do not allow us to conclude.

Spatio-temporal variability of particle flux and origin of sedimented material

This study emphasises clear spatial patterns for suspended particulate matter, particle sedimentation and re-suspension rates and benthic macrofauna biomass on the continental shelf of the Bay of Biscay. Four zones can be defined from our 7 study sites: the inshore area (Stn. F), under the influence of the river (Vilaine, Loire, and Gironde) plumes, the central 'Grande Vasière' stations (A, B, C and D), the pure mud area in the northern part of the shelf (Stn. G), and the outer margin of the shelf (Stn. E). Overall, the occurrence of a decreasing gradient for particulate organic matter from coast to open sea is underlined by the pigment, POC and PON concentrations in bottom water. Particulate matter sedimentation, as suspended particles, showed a decreasing gradient from coast to open sea, especially for POC, PON and pigment fluxes. However, the offshore station (E) located near the shelf slope, exhibited higher pigment fluxes than the central 'Grande Vasière' stations, which

could be related with a recurrent high phytoplankton production area on the shelf break (Fig. 4; see also Lampert et al., 2002 and Gohin et al., 2003) and possibly advection onto the shelf.

In the study area, the northward geostrophic spreading of river plumes is known to favour the offshore advection of coastal waters as far as the continental slope during the spring transition (Lazure and Jégou, 1998 ; Hermida et al., 1998). At the end of April 2002, the main river plumes extended over the continental shelf as shown by figures 8 and 9 and by the surface salinity distribution (Fig. 12) derived from the IFREMER 3-D multi-layer model (Lazure and Jégou, 1998). The surface seawater exhibited a well-marked vertical haline stratification characteristic of the spring situation in that area (Fig. 8 and 9; see also Lampert et al. 2002). While the Gironde plume was restricted to the coastal zone near the mouth of the estuary, the Loire and Vilaine plumes tended to spread towards the entire shelf section, especially south of Belle-Ile and at the northernmost boundary of the study area (Fig. 12). Stations F, G, A and B, and C and D to a lesser extent were clearly under the influence of the river plumes during the GASPROD cruise. In the coastal area, the presence of the river plumes resulted in a thermal stratification superimposed on the haline stratification (Fig. 2). The seasonal thermocline was starting to develop inshore (Stn. F) with a temperature gradient of ca. 2°C between surface and 15-20 m (Fig. 2). The density structure (data not shown) followed closely that of the salinity distribution, which demonstrated the major role of freshwater inputs in determining the spring physical structure over the study area (Lampert et al. 2002). In late summer, the thermal stratification was maximum on the central 'Grande Vasière' and outer margin (temperature gradient of 6-7°C between surface and 40-60 m), while turbulent mixing in stations F and G led to a lower temperature gradient (3.5 to 4.5°C) on the vertical. The shelf thermal stratification favours advection of estuarine inputs in the surface water over the entire area and even sometimes beyond the shelf break limit (Lazure and Jégou, 1998 ; Hermida et al., 1998).

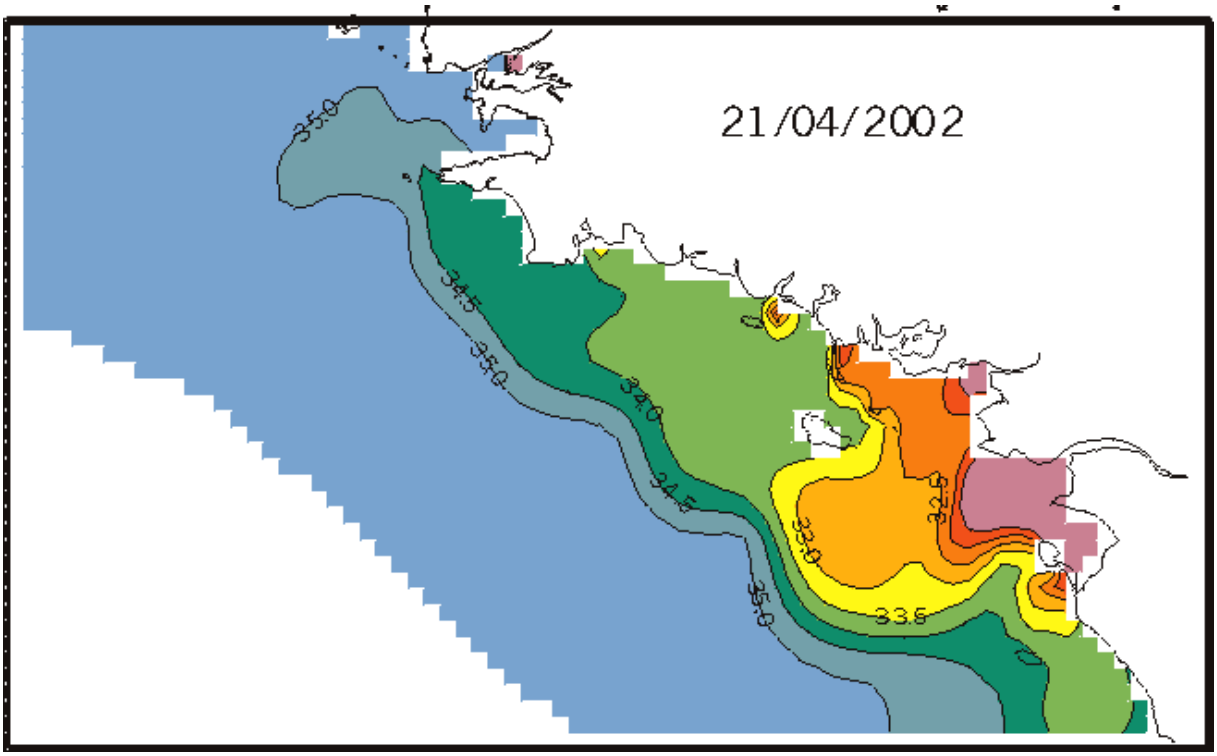


Figure 12. Surface salinity distribution on 21th April 2002 derived from the IFREMER 3-D multi-layer model (Lazure and Jégou, 1998).

The physical properties of the study area, including the wind-induced general surface water circulation, lead to geographical differences in distribution patterns of the microphytoplankton and nanophytoplankton populations on the continental shelf of the Bay of Biscay (Chapelle et al., 1994; Lampert et al., 2002; Gohin et al., 2003). On one hand, high microphytoplankton (diatom) cell concentrations on the northern half of the shelf have been shown to originate from the Loire and Vilaine estuaries (Chapelle et al., 1994; Lampert et al., 2002) and then advected offshore. This study shows that, in addition to Stn. F, the stations G and A are strongly influenced by the river plumes (Tables 3 and 4). On the other hand, maximum microphytoplankton (dinoflagellates) or nanophytoplankton (the coccolithophorid *Emiliana huxleyi*) cell concentrations regularly observed on the shelf break (e.g. on 25 March 2002; Fig. 4) would advect onto the shelf due to surface water circulation. The onset of the dissipative phase of coccolithophorid blooms would be induced by internal waves at the shelf break during spring tides, in the period of thermohaline stratification. The semidiurnal vertical mixing induced by diffusion and shearing at the pycnocline interface would be strong enough during spring tides to result in a semidiurnal injection of deep-water originated nutrients into the surface layer (Mazé, 1987; Lampert et al., 2002). The long duration of *E. huxleyi* blooms in the study area and wind-induced surface water circulation would explain the high pigment fluxes measured at Stn. E during this study and the associated POC:PON ratio and carbon stable isotope ratio (Table 4). The carbon-to-nitrogen ratio of particulate matter may give some insight into the proximate composition and origin of the material: low ratios (3 to 7 by weight) have been reported for phytoplankton whereas high ratios may result from influx of terrigenous material or from increased detrital organic matter (Banse, 1974; Slawyck et al., 1978; Clavier et al., 1995). The low mean carbon-to-nitrogen (weight) ratio of the bottom-water SPM (< 7.6) and trapped material (7.1-14.6) suggest plankton-derived labile organic matter for sedimented particles overall.

Bottom-water SPM concentrations and particle fluxes in sequential traps showed high seasonal variability (4- to 6-fold decreases in particle fluxes from spring to late summer) emphasising the major role of phytoplankton spring bloom in benthic-pelagic coupling.

Role of benthic-pelagic coupling on the benthic macrofauna

The role of benthic-pelagic coupling on the 'Grande Vasière' ecosystem functioning is shown by the distribution of benthic macrofauna total biomass: the latter is 2.5 times higher on the outer margin of the shelf (Stn. E) than the one recorded in the northern part of the muddy bank (Stn. G), and 3.7 times higher than the one recorded on the central 'Grande Vasière'. The lack of spring data for macrofauna at station E does not help to interpret the spatial patterns observed. Total benthic macrofauna biomass appeared to be partly correlated with particulate matter inputs from the water column on the 'Grande Vasière': in late summer, total macrofauna biomass in station G was 45% higher than the one recorded on the central 'Grande Vasière', which agree with higher particle fluxes on the northernmost pure mud area. However, the high macrobenthic biomasses sampled in September 2002 on the outer margin of the shelf can't be explained only by the flux values measured in the traps at that time (Fig. 11 and Table 4). It is likely that the spring phytoplankton bloom on the shelf break results in mass cell sedimentation on the shelf slope and nearby at the end of the bloom. The abundance of suspension feeders on the medium biogenic sands is in favour of high plankton-derived trophic inputs at the sediment-water interface. By contrast, suspension feeders exhibited very low

biomass on the most silty station of the 'Grande Vasière' (primary consumers were deposit feeders). The benthic biomass in Stn. G was dominated by carnivores in late summer, which may be the consequence of physical and biological disturbances induced by bottom trawling on the benthic macrofauna. Indeed, the northern part of the study area is the one facing the highest fishing effort, due to heavy exploitation of *Nephrops norvegicus* stocks. The overall impact of bottom trawling on the benthic macrofauna in the study area remains to be determined. Within the central 'Grande Vasière' stations, Le Loc'h (2004) showed that the benthic epifauna ≥ 4mm and the demersal fish presented lowest species richness and diversity in stations A and C, compared to B and D. A and C are the two of four stations facing the highest fishing effort. Lower sessile-to-mobile abundance ratios and higher carnivore-to-primary consumer biomass ratios in stations A and C are two other indices of the impact of bottom-trawling on the benthic fauna of the central 'Grande Vasière' (Le Loc'h, 2004).

References

Allen G.P. and P. Castaing, 1977. Carte de répartition des sédiments superficiels sur le plateau continental du golfe de Gascogne. *Bull. Instit. Géol. Bassin Aquit.* (Bordeaux), 21: 255-261.

Arbouille D., 1987. La sédimentation de la plateforme continentale nord-Aquitaine au Quaternaire terminal: un exemple de système transgressif. Thèse univ. Bordeaux I, 196 p.

Baker E.T., Milburn H.B. and D.A. Tennant, 1988. Field assessment of sediment trap efficiency under varying flow conditions. *J. Mar. Res*., 46: 573-592.

Bale A.J., 1998. Sediment trap performance in tidal waters: comparison of cylindrical and conical collectors. *Cont. Shelf Res*., 18: 1401-1418.

Banse K., 1974. On the interpretation of data for the carbon-to-nitrogen ratio of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr*., 19: 695-699.

Bhaskar P.V., Cardozo E., Giriyan A., Garg A. and N.B. Bhosle, 2000. Sedimentation of particulate matter in the Dona Paula Bay, West Coast of India during November to May 1995-1997. *Estuaries*, 23(5): 722-734.

Bathmann U., Fischer G., Müller P.J. and D. Gerdes, 1991. Short-term variations in particulate matter sedimentation off Kapp Norvegia, Weddell Sea, Antarctica: relation to water mass advection, ice cover, plankton biomass and feeding activity. *Polar Biol.*, 11: 185-195.

Betzer P.R., Showers W.J., Laws E.A., Winn C.D., DiTullio G.R. and P.M. Kroopnick, 1984a. Primary productivity and particle fluxes on a transect of the Equator at 153°W in the Pacific Ocean. *Deep-Sea Res*., 31: 1-11.

Betzer P.R., Byrne R.H., Acker J.G., Lewis C.S., Jolley R.R. and R.R. Feely, 1984b. The oceanic carbonate system: a reassessment of biogenic controls. *Science*, 226: 1074-1077.

Bloesch J. and N.M. Burns, 1980. A critical review of sedimentation trap techniques. *Schweizerische Zeitschrift fur Hydrologie*, 42: 15-55.

Blomqvist S. and L. Hakanson, 1981. A review of sediment traps in aquatic environments. *Archiv fur Hydrobiologie*, 91: 101-132.

Bonsdorff E. and T. H. Pearson, 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the baltic Sea along environmental gradients: a functional-group approach. *Aust. J. Ecol.*, 24: 312-326.

Bustillos-Guzman J., Claustre H. and J.-C. Marty, 1995. Specific phytoplankton signatures and their relationship to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 247-258.

Butman C.A., 1986. Sediment trap biases in turbulent flows : results from a laboratory flume study. *J. Mar. Res*., 44: 645-693.

Butman C.A., Grant W.D. and Stolzenbach K.D., 1986. Predictions of sediment trap biases in turbulent flows : a theoretical analysis based on observations from the literature. *J. Mar. Res*., 44: 601-644.

Cauwet G., 1975. Optimisation d'une technique de dosage du carbone organique des sédiments. *Chem. Geol.*, 16: 59-63.

Chapelle A., Lazure P. and A Ménesguen, 1994. Modelling eutrophication events in a coastal ecosystem. Sensitivity analysis. *Estuar. Coastal Shelf Sci*., 39: 529-548.

Chassé C. and M. Glémarec, 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. Océanogr*., 1 (3): 1-11.

Clavier J., Chardy P. and C. Chevillon, 1995. Sedimentation of particulate matter in the south-west Lagoon of New Caledonia: spatial and temporal patterns. *Estuar. Coastal Shelf Sci*., 40: 281-294.

Dardignac J., 1998. *Les pêcheries du Golfe de Gascogne, bilan des connaissances. Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER 9*. 204 p.

Deuser W.G., 1986a. Seasonal and interannual variations in deep-water particle fluxes in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res*., 33 (2): 225-247.

Deuser W.G., 1986b. Seasonal variations in isotopic composition and deep-water fluxes of the tests of perennially abundant planktonic foraminifera of the Sargasso Sea. *J. Foram. Res*., 17: 14-27.

Deuser W.G., Ross E.H. and R.F. Anderson, 1981. Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Res*., 28A: 495-505.

Frid C. L. J. and Clark R. A., 2000. Long-term changes in North Sea benthos: discerning the role of fisheries. 198-216 p., Kaiser, M. J. and de Groot, S. J. eds, in *Effects of Fishing on Non-Target Species and Habitats*, Blackwell Science, Oxford.

Gardner W.D., 1985. The effect of tilt on sediment trap efficiency. *Deep-Sea Res*., 32: 349-361.

Gasith A., 1975. Tripton sedimentation in eutrophic lakes : simple correction for the re-suspended matter. *Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Verhand*., 19: 116-122.

Gentien P., Lunven M., Lehaître M., and J.-L. Duvent, 1995. In situ depth profiling of particle sizes. *Deep Sea Res. I*, 42(8): 1297-1312.

Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse doctorat es Sciences, univ. Brest, 167 p.

Glémarec M., 1971. L'endofaune du plateau continental Nord-Gascogne étude des facteurs écologiques. *Vie et Mil.*, 22: 93-108

Gohin F., Lampert L., Guillaud J.-F., Herbland A. and E. Nézan, 2003. Satellite and in situ observation of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. *Cont. Shelf Res*., 23: 1117-1141.

Gust G., Byrne R.H., Bernstein R.E., Betzer P.R. and W. Bowles, 1992. Particle fluxes and moving fluids: experience from synchronous trap collections in the Sargasso Sea. *Deep Sea Res*., 39: 1071-1083.

Hargrave B.T. and N.M. Burns, 1979. Assessment of sediment trap collection efficiency. *Limnol. Oceanogr*., 24: 1124-1136.

Hermida J., Lazure P., Froidefond J.M., Jégou A.-M. and P. Castaing, 1998. La dispersion des apports de la Gironde sur le plateau continental. Données *in situ*, satellitales et numériques. *Oceanol. Acta*, 21: 209-221.

Heussner S., Ratti C. and J. Carbonne, 1990. The PPS 3 time-series sediment trap sample processing techniques used during the ECOMARGE experiment. *Cont. Shelf Res*., 10: 943-958.

Ittekkot V., Deuser W.G. and E.T. Degens, 1984a. Seasonality in the fluxes of sugars, amino acids and amino sugars to the deep Sargasso Sea. *Deep-Sea Res*., 31: 1057.

Ittekkot V., Degens E.T. and S. Honjo, 1984b. Seasonality in the fluxes of sugars, amino acids and amino sugars to the deep Panama Basin. *Deep-Sea Res*., 31: 1071.

Jouanneau J.-M., Weber O., Cremer M. and P. Castaing, 1999. Fine-grained sediment budget on the continental margin of the Bay of Biscay. *Deep Sea Res. II*, 46: 2205-2220.

Knauer G. and V. Asper (Eds.), 1989. Sediment trap technology and sampling. Rep. U.S. GOFS Working group on sediment trap technology and sampling, Nov. 1988, U.S. GOFS Planning Rep. No. 10, 94 p.

Kröncke I., 1995. Long-term changes in the North Sea Benthos. *Senckenb. Marit.*, 26 (1/2): 73-80.

Lampert L., 2001. Dynamique saisonnière et variabilité pigmentaire des populations phytoplanctoniques dans l'Atlantique Nord (Golfe de Gascogne). Thèse doctorat univ. Bretagne Occidentale, Brest, 294 p.

Lampert L., Quéguiner B., Labasque T., Pichon A. and N. Lebreton, 2002. Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Cont. Shelf Res*., 22: 1225-1247.

Lazure P. and A.-M. Jégou, 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanol. Acta*, 21: 165-177.

Lee C. and C. Cronin, 1984. Particulate amino acids in the sea: effects of primary productivity and biological decomposition. *J. Mar. Res*., 42: 1075-1097.

Le Loc'h F., 2004. Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. Thèse doc. Univ. Bretagne Occidentale, Brest.

Lesueur P., Jouanneau J.-M., Boust D., Tastet J.-P. and O. Weber, 2001. Sedimentation rates and fluxes in the continental shelf mud in the Bay of Biscay (France). *Cont. Shelf Res*., 21: 1383-1401.

Lindeboom H. J. and S. J. de Groot, 1998. *The effects of different types of fisheries on the North Sea and Irish Sea benthic ecosystems*. 404 p.

Lorenzen C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.

Loyer S., 2001. Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux. Thèse doctorat Univ. Paris VI, Paris, 232 p.

Majeed S., 1987. Organic matter and biotic indices on the beaches of North Brittany. *Mar. Poll. Bull*., 18(9): 490-495.

Mazé R., 1987. Generation and propagation of non-linear internal waves induced by the tide over a continental slope. *Cont. Shelf Res*., 7: 1079-1104.

Pace M., Knauer G.A., Karl D.M. and J.H. Martin, 1987. Particulate matter fluxes in the ocean: a predictive model. *Nature*, 325: 803-804.

Pedersen O.B., C. Christiansen and M.B. Laursen, 1995. Wind-induced long term increase and short term fluctuations of shallow water suspended matter and nutrient concentrations, Ringkøbing Fjord, Denmark. *Ophelia*, 41: 273-287.

Pejrup M., Valeur J. and A. Jensen, 1996. Vertical fluxes of particulate matter in Aarhus Bight, Denmark. *Cont. Shelf Res*., 16(8): 1047-1064.

Pingree R.D. and J.R. Mardell, 1985. Solitary internal waves in the Celtic Sea. *Progr. Oceanogr*., 14: 431-441.

Pinot J.-P., 1974. Le précontinent breton entre Penmarc'h, Belle-Ile et l'escarpement continental. Etude géomorphologique. Thèse doc. Etat, Université Bretagne Occidentale, Brest, 256 p.

Reise K., 1982. Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden sea: are polychaetes about to take over ? *Neth. J. Sea Res.*, 16: 29-36.

Slawyck G., Collos Y., Minas M. and J.R. Grall, 1978. On the relationship between carbon-to-nitrogen composition ratios of the particulate matter and growth rate of marine phytoplankton from the north-west African upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*., 23: 119-131.

Suess E., 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans: surface productivity and oxygen utilization. *Nature*, 288: 260-263.

Taguchi S., 1982. Sedimentation of newly produced particulate organic matter in a subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaii. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 14: 533-544.

Thouzeau G. and P. Gros, 1993. Flux verticaux pelagos-benthos : problématique, méthodologie, et instrumentation nouvelle. *Océanis*, 19 (6): 91-117.

Thouzeau G., Chevalier C., A.J. Bale and A. Temperville. Modelling of deposition and re-suspension processes of biogenic particles in the benthic boundary layer offshore Roscoff (English Channel). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* (submitted).

van Haren H., Mills D.K. et Wetsteyn L.P.M.J., 1998. Detailed observations of the phytoplankton spring bloom in the stratifying central North Sea. *J. Mar. Res.*, 56: 655-680.

van Raaphorst W., Malschaert H. and H. van Haren, 1998. Tidal re-suspension and deposition of particulate matter in the Oyster Grounds, North Sea. *J. Mar. Res*., 56: 257-291.

Wassmann P., 1988. Relationship between primary production and export production in coastal environment. *EOS, Trans. Amer. Geophys. Union*, 69: 1081.

Acknowledgements

We are most grateful to the crew of the R.V. THALASSA and to J.D. Gaffet for their help in deploying the mooring arrays and collecting the water sample data. We are indebted to B. Le Cann (LPO Brest) and A. Serpette (SHOM Brest) for valuable comments on the 'Grande Vasière' hydrodynamics. Financial support was provided by the PNEC (IFREMER/CNRS grants).

3.2 Relations trophiques

3.2 1 Les nécrophages

Il est bien établi que les rejets de pêche et la casse engendrée sur le fond par le passage des engins traînants attirent en nombre les nécrophages, poissons et invertébrés benthiques (Britton et Morton, 1994 ; Kaiser et Spencer, 1994 ; Ramsay *et al.*, 1997 ; Ramsay *et al.*, 1998 ; Kaiser *et al.*, 1998a ; Groenewold et Fonds, 2000). Sur la Grande Vasière et sa marge externe, la détermination des espèces capables d'utiliser les rejets de pêche pour leur alimentation est donc importante pour la définition du réseau d'interactions trophiques.

3.2 1 1 Matériel et méthodes

Afin de collecter les organismes susceptibles de consommer les rejets engendrés par la pêche au chalut de fond, un système de casiers appâtés avec les espèces composant les rejets de pêche a été déployé pour des durées d'immersion moyennes de 10 à 12 h de jour et de nuit, lors des campagnes *INTRIGAS IV* et *V* et *TROPHAL II* (juin, août et septembre 2002). La ligne de mouillage utilisée est composée d'une filière de cinq casiers « classiques » à crabes en bois, du type de ceux utilisés par les pêcheurs (avec une grande ouverture sur le dessus et une autre que nous avons aménagée sur le côté, pour capturer la mégafaune), dont deux étaient recouverts d'une maille de 0,5 mm. Six tubes en PVC (longueur : 55 cm ; diamètre : 12 cm avec une seule ouverture en entonnoir munie d'une maille de 0,5 mm pour capturer les organismes de petite taille) sont également fixés sur la ligne, quatre disposés sur un orin dans la colonne d'eau (à des profondeurs différentes) et deux sur le fond (figure 3.2 1). Les pièges ont été appâtés avec les espèces de poissons et d'invertébrés benthiques capturées au chalut à perche et constituant des rejets de pêche potentiels.

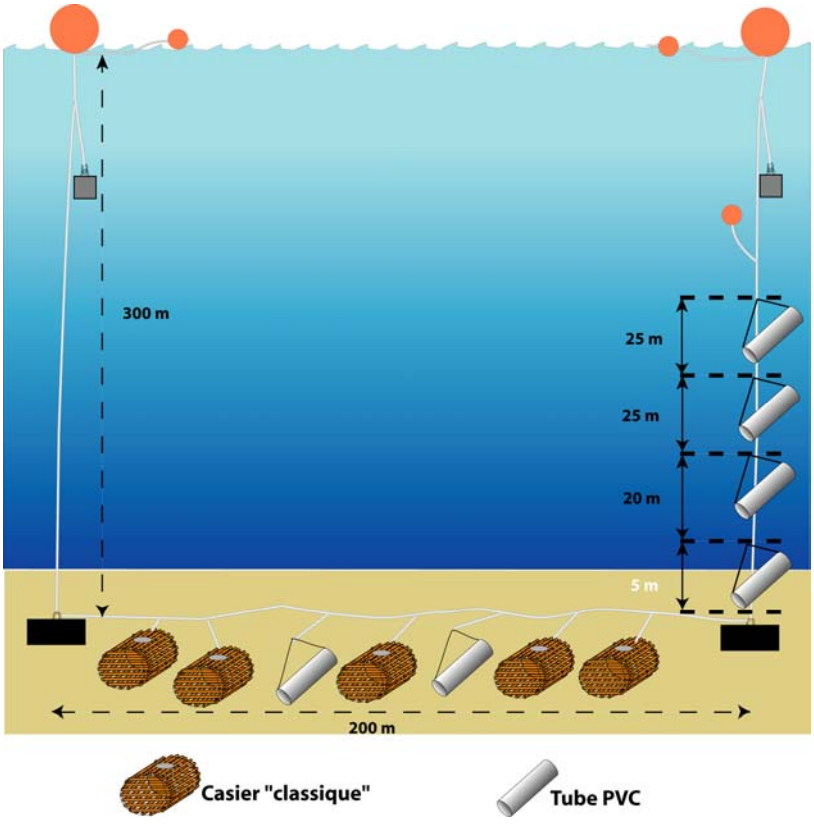


Figure 3.2 1 : Schéma de la ligne de mouillage des pièges à nécrophages.

3.2 1 2 Résultats

Les espèces capturées dans l'ensemble des pièges sont des décapodes marcheurs (7 espèces) et nageurs (3 espèces), des amphipodes (2 espèces), des isopodes (2 espèces) et des poissons (2 espèces ; figure 3.2 2). Des amphipodes ont été retrouvés lors de tous les déploiements à l'exception de la station CC1 de jour en septembre. Les décapodes marcheurs ont également été collectés à toutes les stations sauf en BB1. Les deux espèces de poissons n'ont été capturées qu'à la station E3. Le nombre d'espèces capturées est plus grand lors des déploiements de nuit par rapport à ceux de jour.

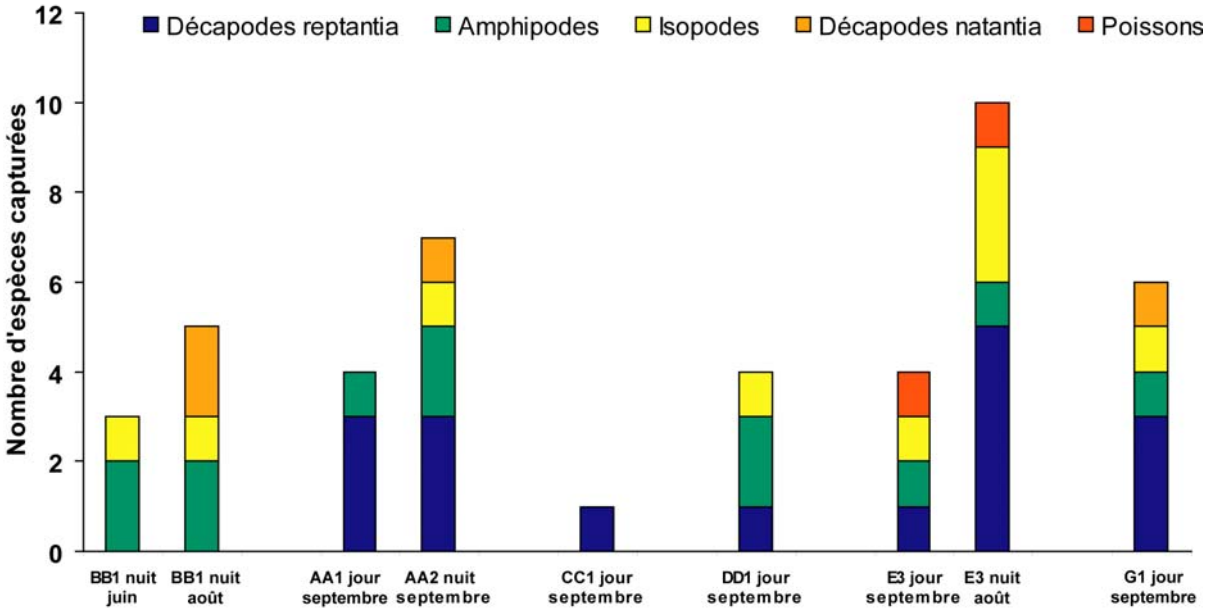


Figure 3.2 2 : Nombre d'espèces capturées avec l'ensemble des pièges à nécrophages lors des différents déploiements.

Une très forte abondance des amphipodes est remarquable la nuit avec la forte dominance de *Scopelocheirus hopei*, retrouvé avec plus de 21 000 individus dans les trois tubes en juin à la station BB1 (tableau 3.2 1). Cette espèce est souvent accompagnée de l'amphipode *Podoprion bolivari* (jusqu'à 463 individus dans les tubes). L'isopode *Natatolana borealis* est essentiellement capturé lors des déploiements de nuit. Les autres espèces ne sont collectées que sporadiquement et apparaissent accessoires. A l'exception de *Chlorotoccus crassicornis* retrouvée dans le tube à 75 m au-dessus du fond (BB1 en août), tous les autres individus ont été capturés dans les tubes du fond et dans celui situé à 5 m au dessus du fond.

Tableau 3.2 1 : Abondances totales (nombre d'individus) des espèces collectées dans les tubes en PVC (maille 0,5 mm) correspondant aux deux tubes posés sur le fond et à celui à 5 m au-dessus du fond.

	BB1 nuit juin	BB1 nuit août	AA1 jour sept.	AA2 nuit sept.	CC1 jour sept.	DD1 jour sept.	E3 jour sept.	E3 nuit août	G1 jour sept.
Amphipodes									
Scopelocheirus hopei	**21 022**	**5 440**	**56**	**1 400**	-	**4**	**13**	**259**	**12**
Podoprion bolivari	**4**	**220**	-	**463**	-	**128**	-	-	-
Isopodes									
Natatolana borealis	**1**	-	-	**193**	-	-	**13**	**280**	**1**
Cirolana sp.	-	-	-	-	-	-	**1**	-	-
Décapodes natantia									
Processa canaliculata	-	**2**	-	**2**	-	-	-	-	-
Chlorotoccus crassicornis	-	**1**	-	-	-	-	-	-	-

Sur l'ensemble du plateau continental Nord Gascogne, la collecte des nécrophages par casiers appâtés apparaît hétérogène. Certaines des espèces collectées dans les zones A et C correspondent aux espèces épigées dominantes de ces peuplements. Ainsi, *Liocarcinus depurator* est capturé en A, où il est l'espèce « leader » de l'épifaune et *Munida rugosa* est la seule espèce collectée en C, où elle est également l'espèce « leader » (tableau 3.2 2). A l'inverse, d'autres espèces sont collectées par les pièges et n'ont jamais (*Necora puber*) ou très rarement été capturées au chalut à perche (*Cancer pagurus*) au cours de cette étude.

Tableau 3.2 2 : Abondances totales (nombre d'individus) des espèces capturées dans les cinq casiers posés sur le fond.

	BB1 nuit juin	BB1 nuit août	AA1 jour sept.	AA2 nuit sept.	CC1 jour sept.	DD1 jour sept.	E3 jour sept.	E3 nuit août	G1 jour sept.
Décapodes reptantia									
Liocarcinus depurator	-	-	**2**	**1**	-	**2**	-	**7**	**1**
Cancer pagurus	-	-	**1**	**9**	-	-	**1**	**3**	-
Macropodia deflexa	-	-	-	-	-	-	-	**2**	-
Inachus dorsettensis	-	-	-	-	-	-	-	**50**	-
Eurynome aspersa	-	-	-	-	-	-	-	**2**	-
Necora puber	-	-	-	-	-	-	-	-	**6**
Munida rugosa	-	-	-	**1**	**65**	-	-	-	**5**
Décapodes natantia									
Processa canaliculata	-	-	-	**3**	-	-	-	-	-
Palaemon serratus	-	-	-	-	-	-	-	-	**3**
Poissons									
Conger conger	-	-	-	-	-	-	-	**1**	-
Trisopterus minutus	-	-	-	-	-	-	**1**	-	-

3.2 1 3 Discussion

L'intérêt des pièges à nécrophages est de déterminer les espèces réellement capables d'avoir un régime alimentaire constitué de rejets de pêche. De plus, le déploiement de la ligne de mouillage a permis la capture d'organismes peu collectés par les autres engins (*Cancer pagurus* ou *Podoprion bolivari*). Néanmoins, les échantillonneurs utilisés ne sont pas quantitatifs et leurs spécifications techniques ne permettent pas une collecte optimale de tous les organismes potentiellement nécrophages, ni même la rétention de tous les individus ayant pénétré dans les pièges.

Les résultats de cette étude montrent que les rejets de pêche peuvent être consommés rapidement puisque tous les déploiements ont permis la collecte d'organismes et que les appâts déposés dans les pièges avaient souvent été largement consommés. Cette rapidité de consommation a déjà été mise en évidence dans d'autres études (Sainte-Marie et Hargrave, 1987 ; Groenewold et Fonds, 2000 ; Bergmann *et al.*, 2002 ; Bozzano et Sarda, 2002). Les espèces collectées capables de nécrophagie appartiennent à l'épifaune ou sont des espèces nageuses (crevettes et poissons).

L'effort d'échantillonnage pour la collecte des nécrophages (nombre de déploiements relativement faible et efficacité de capture des pièges) n'autorise qu'une description partielle des nécrophages. Néanmoins, 16 espèces ont été considérées comme potentiellement nécrophages, certaines présentant une forte biomasse au sein des zones considérées, comme *Liocarcinus depurator* et *Munida rugosa* sur les stations les plus pêchées (zones A et C). Les plus fortes richesses spécifiques sont rencontrées une nouvelle fois sur la marge externe. Une variabilité temporelle de la présence des nécrophages est également observée avec plus de nécrophagie (nombre d'espèces et abondances) pendant les périodes nocturnes. La variabilité saisonnière observée avec l'échantillonnage au chalut à perche n'a été mise en évidence ici à cause du faible nombre de déploiements au printemps.

A l'échelle de la planète, les pêcheries commerciales produisent 27 millions de tonnes de rejets de pêche par an (Alverson *et al.*, 1994), représentant 27 % des débarquements. Les pêcheries de langoustines du Nord Est atlantique appartiennent aux cinq des vingt plus importantes pêcheries produisant des rejets. Lorsque les prises accessoires sont rejetées, elles sont en partie consommées en surface par les oiseaux de mer (Garthe *et al.*, 1996) et ensuite par les poissons et les invertébrés. Cette mise à disposition des rejets de pêche entraîne des modifications dans la chaîne trophique, permettant une prédation facilitée pour les espèces capables de nécrophagie.

Après de nombreuses études sur la contribution des rejets de pêche et de la faune endommagée par le passage des engins traînants, à l'alimentation des nécrophages et des carnivores opportunistes, un consensus semble actuellement admis sur le fait que l'impact de la pêche augmente temporairement l'alimentation des nécrophages, mais que les rejets et la faune endommagée ne constitue pas sa majeure partie (Ramsay *et al.*, 1996 ;1997 ; 1998 ; Kaiser *et al.*, 1998b ; Groenewold et Fonds, 2000). En effet, la variabilité spatio-temporelle de la pêche au chalut de fond engendre une fluctuation dans la mise à disposition des apports provoqués par le passage des chaluts, ne permettant pas le soutien de la consommation des nécrophages.

La quantification de l'impact des rejets de pêche sur le fonctionnement trophique de la Grande Vasière est abordée dans le sous-chapitre 3.3 de modélisation des flux trophiques.

3.2 2 Régime alimentaire des poissons

L'analyse du contenu des tubes digestifs des poissons permet d'établir le catalogue des espèces consommées et de tenter de quantifier la participation de chaque espèce proie au régime alimentaire (Quiniou, 1986). L'objectif premier de cette analyse du régime alimentaire des poissons démersaux et benthiques est de déterminer les interactions trophiques entre les poissons et les invertébrés benthiques, suprabenthiques et pélagiques afin de pouvoir calibrer le modèle de fonctionnement trophique développé dans le sous-chapitre 3.3. Cette analyse des régimes alimentaires de l'ichtyofaune n'est nullement exhaustive et se veut complémentaire d'études antérieures réalisées sur la zone ou dans des écosystèmes proches.

3.2 2 1 Matériel et méthodes

Au cours des campagnes *EVHOE 99* (décembre 1999 ; utilisation du chalut à panneaux GOV 36/47) et *INTRIGAS II* (mai 2001 ; chalut à panneaux CIRMAT et chalut à perche de 2 m d'ouverture), les estomacs des principales espèces de poissons démersaux et benthiques rencontrées sur la zone de la Grande Vasière ont été collectés et formolés. Au laboratoire, les estomacs ont été ouverts et leur contenu a été déterminé jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible avant d'être pesé (poids sec après 48 h à l'étuve à 60°C).

3.2 2 2 Résultats

Les résultats des onze principales espèces de poissons démersaux et benthiques analysées en terme de nombre d'individus disséqués, de proies identifiées et de taux de vacuité sont présentés dans le tableau 3.2 3. Les résultats pour les autres espèces étudiées (25) ne sont pas développés dans cette étude car elles ont été trop faiblement rencontrées lors de l'échantillonnage (moins de 6 individus). Trois espèces montrent une large dominance au sein des poissons collectés : le petit tacaud (*Trisopterus minutus*), le merlu (*Merluccius merluccius*) et la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*). Ces trois espèces correspondent à 70 % de l'abondance totale. 592 individus ont été analysés, avec un pourcentage moyen de vacuité de 24,8 % et 2 516 proies ont été déterminées, soit une moyenne de 5,7 proies par estomac plein avec de larges disparités (de 9 pour les petits tacauds à 1,5 proies pour les cardines franches, *Lepidorhombus whiffiagonis*).

Tableau 3.2 3 : Espèces et nombre d'individus dont les contenus stomacaux ont été analysés, taux de vacuité (%), nombre total et moyen de proies par estomac plein, les totaux sont indiqués en gras.

Espèce	Nombre d'individus	Nombre d'estomacs vides	Taux de vacuité (%)	Nombre de proies	Nombre de proies par estomac plein
Trisopterus minutus	186	18	9,7	1 520	9,0
Merluccius merluccius	141	69	48,9	192	2,6
Scyliorhinus canicula	84	0	0	475	5,2
Lepidorhombus whiffiagonis	43	19	44,2	35	1,5
Trisopterus luscus	37	9	24,3	68	2,4
Raja naevus	31	7	22,6	111	4,6
Aspitriglia cuculus	21	9	42,9	31	2,6
Lophius budegassa	17	6	35,3	20	1,8
Lophius piscatorius	14	5	35,7	14	1,6
Merlangius merlangus	12	4	33,3	17	2,1
Solea vulgaris	6	1	16,7	33	6,6
TOTAL	**592**	**147**	**24,8**	**2 516**	**5,7**

Par soucis de synthèse, les espèces déterminées dans les contenus stomacaux ont été regroupées en fonction de leur groupe taxonomique et de leur localisation spatiale par rapport au sédiment et à la colonne d'eau (benthique, suprabenthique, démersale, pélagique). Ainsi, 12 catégories de proies ont été retenues : les poissons pélagiques, les poissons démersaux, les poissons benthiques, les poissons indéterminés, les polychètes, les échinodermes, les céphalopodes, les amphipodes, les isopodes, les crustacés décapodes et stomatopodes benthiques, les crustacés décapodes pélagiques et les crustacés suprabenthiques.

Les régimes alimentaires pour les onze principales espèces sont analysés dans la suite de l'étude. Ils sont présentés en pourcentages de biomasse, par soucis d'application au modèle trophique.

Trisopterus minutus

Le petit tacaud est l'espèce la plus échantillonnée (186 individus). Elle a donc bénéficié d'une analyse de son régime alimentaire en fonction de la taille des individus (figure 3.2 3). Les deux caractéristiques majeures de l'alimentation du *Trisopterus minutus* sont la contribution élevée des crustacés et un faible de taux de vacuité variant de 4,6 % chez les individus mesurant de 10 à 14 cm à 14,9 % chez les individus de 15 à 19 cm. Le petit tacaud présente une évolution progressive d'une alimentation essentiellement basée sur des petits crustacés suprabenthiques (78,5 % de mysidacés et euphausiacés et 13,5 % de copépodes), chez les individus de taille inférieure à 10 cm, à un régime alimentaire constitué à près de 65 % de crustacés décapodes benthiques de grande taille pour les individus de plus de 19 cm. Les individus dont la longueur totale est comprise entre 10 et 19 cm connaissent, quant à eux, un régime intermédiaire basé sur les crevettes pélagiques assurant la transition entre les proies pélagiques de petite taille et celles benthiques plus grosses.

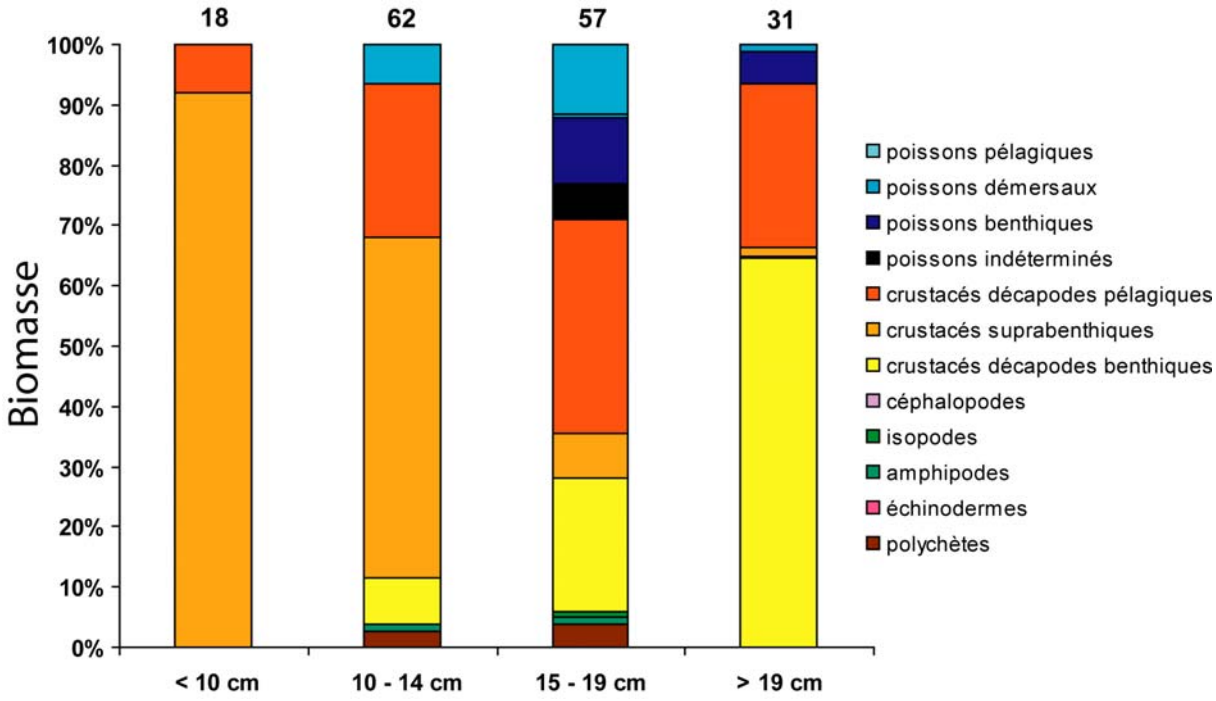


Figure 3.2 3 : Régime alimentaire du petit tacaud (*Trisopterus minutus*) en pourcentages de biomasse à différentes classes de taille. Le nombre d'estomacs pleins analysés est indiqué au-dessus de l'histogramme. Les déterminations spécifiques, ayant permis d'obtenir les contributions de chaque groupe au régime alimentaire, sont présentées dans l'annexe 1.

Merluccius merluccius

Tout comme le petit tacaud, le merlu (141 estomacs analysés) a fait l'objet d'un suivi de l'évolution de son régime alimentaire en fonction de sa taille (figure 3.2 4). La difficulté de l'analyse du contenu stomacal des merlus réside dans le fait que, lors de la remontée du chalut, de nombreux poissons dévaginent plus ou moins leur estomac, ce qui explique le taux de vacuité relativement élevé (48,9 %). Les merlus collectés sont plutôt de petite taille, seuls deux individus mesurant plus de 39 cm ont un estomac plein. Déjà, entre 10 et 19 cm, les juvéniles présentent un régime alimentaire essentiellement piscivore basé sur les poissons pélagiques (chinchard et clupeidés) et démersaux (merlan bleu) avec une petite composante de crustacés pélagiques. Les autres classes de taille analysées montrent un régime exclusivement piscivore avec la contribution des poissons pélagiques (essentiellement le chinchard) qui augmente avec la taille au détriment de celle des démersaux (merlan bleu).

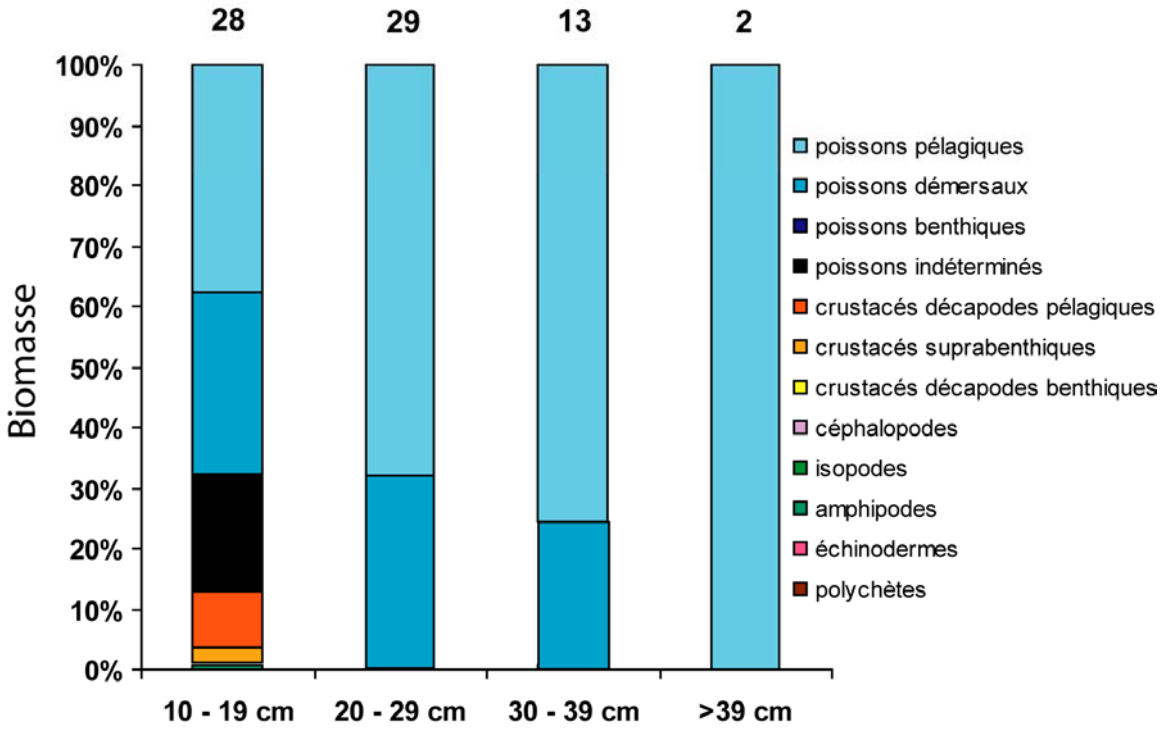


Figure 3.2 4 : Régime alimentaire du merlu (*Merluccius merluccius*) en pourcentages de biomasse à différentes classes de taille. Le nombre d'estomacs pleins analysés est indiqué au-dessus de l'histogramme. Les déterminations spécifiques, ayant permis d'obtenir les contributions de chaque groupe au régime alimentaire, sont présentées dans l'annexe 1.

Merlangius merlangus, Trisopterus luscus, Aspitrigla cuculus, Lophius budegassa et Lophius piscatorius

Les merlans (*Merlangius merlangus*) et les grondins rouges (*Aspitrigla cuculus*), échantillonnés au cours de cette étude montrent des régimes alimentaires très proches, avec une forte dominance de crustacés benthiques (près de 60 % dont *Alpheus glaber* est le principal représentant) et pélagiques (25 %). Ils ont également un nombre moyen d'espèces par estomac plein proche (2,4 pour *T. luscus* et 2,6 pour *A. cuculus* ; figure 3.2 5).

Les deux espèces de baudroie capturées (*Lophius budegassa* et *L. piscatorius*) présentent des coefficients de vacuité voisins de 35 %, un nombre moyen de proies par estomac proche (1,8 et 1,6) et une dominance piscivore de leur régime alimentaire avec plus de poissons démersaux pour *L. piscatorius* et plus de pélagiques pour *L. budegassa*. Ces deux espèces se distinguent aussi par la forte présence du céphalopode *Eledone cirrhosa* (40 % de la biomasse) chez *L. piscatorius* et celle de la crevette (*Solenocera membranacea*) et du crabe (*Macropipus tuberculatus*) chez *L. budegassa*.

Le grand tacaud (*Trisopterus luscus*), à la différence du *Trisopterus minutus*, connaît un régime alimentaire composé à plus de 50 % de poissons (essentiellement pélagiques dont le chinchard est le principal représentant). Toutefois, les décapodes benthiques constituent près de 40 % de son alimentation.

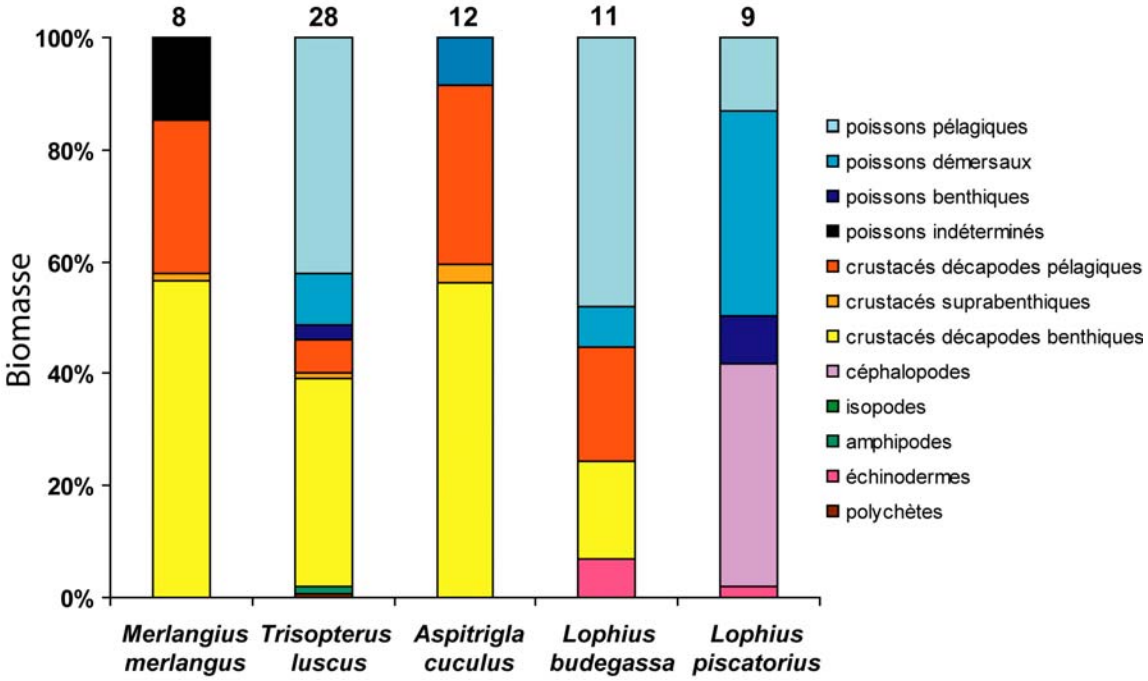


Figure 3.2 5 : Régime alimentaire du merlan (*Merlangius merlangus*), du grand tacaud (*Trisopterus luscus*), du grondin rouge (*Aspitrigla cuculus*), de la baudroie noire (*Lophius budegassa*) et de la baudroie commune (*Lophius piscatorius*) en pourcentages de biomasse. Le nombre d'estomacs pleins analysés est indiqué au-dessus de l'histogramme. Les déterminations spécifiques, ayant permis d'obtenir les contributions de chaque groupe au régime alimentaire, sont présentées dans l'annexe 1.

Scyliorhinus canicula, *Raja naevus*, *Lepidorhombus whiffiagonis* et *Solea vulgaris*

Les régimes alimentaires de deux sélaciens et de deux poissons plats sont présentés sur la figure 3.2 6. La petite roussette (*Scyliorhinus canicula*) montre un taux de vacuité nul et un nombre moyen de proies par estomac élevé (5,2), celles-ci sont souvent retrouvées dans un état de digestion avancée. Son spectre alimentaire est très large, les poissons pélagiques (dont *Trachurus trachurus*) représentent près de 40 % de la biomasse mesurée, puis les décapodes pélagiques et benthiques correspondent chacun à environ 25 % de la biomasse, poissons démersaux, polychètes, céphalopodes, échinodermes et crustacés suprabenthiques constituant le reste du régime alimentaire, autorisant pour la petite roussette le qualificatif de prédateur généraliste.

Le régime alimentaire de l'autre sélacien, la raie fleurie (*Raja naevus*), est constitué à près de 50 % de poissons pélagiques (essentiellement la sardine) et de crustacés pélagiques à 30 % (dont la

crevette *Solenocera membranacea*). Son taux de vacuité est relativement faible et le nombre moyen de proies retrouvées dans un estomac est de 4,6.

La cardine franche (*Lepidorhombus whiffiagonis*) consomme majoritairement des poissons benthiques (*Arnoglossus imperialis* et ses congénères *Lepidorhombus whiffiagonis*) et des poissons pélagiques (*Trachurus trachurus*).

Enfin, seuls cinq estomacs de sole (*Solea vulgaris*) ont été analysés, limitant fortement la généralisation de nos résultats. Poisson benthique par excellence, son régime alimentaire est fortement influencé par les polychètes errantes (30 % de la biomasse), les crustacés décapodes benthiques (*Jaxea nocturna* : 28 % de la biomasse) et par les amphipodes (*Ampelisca spinipes* : 27 % de la biomasse). Le nombre de proies déterminées par estomac est important (6,6).

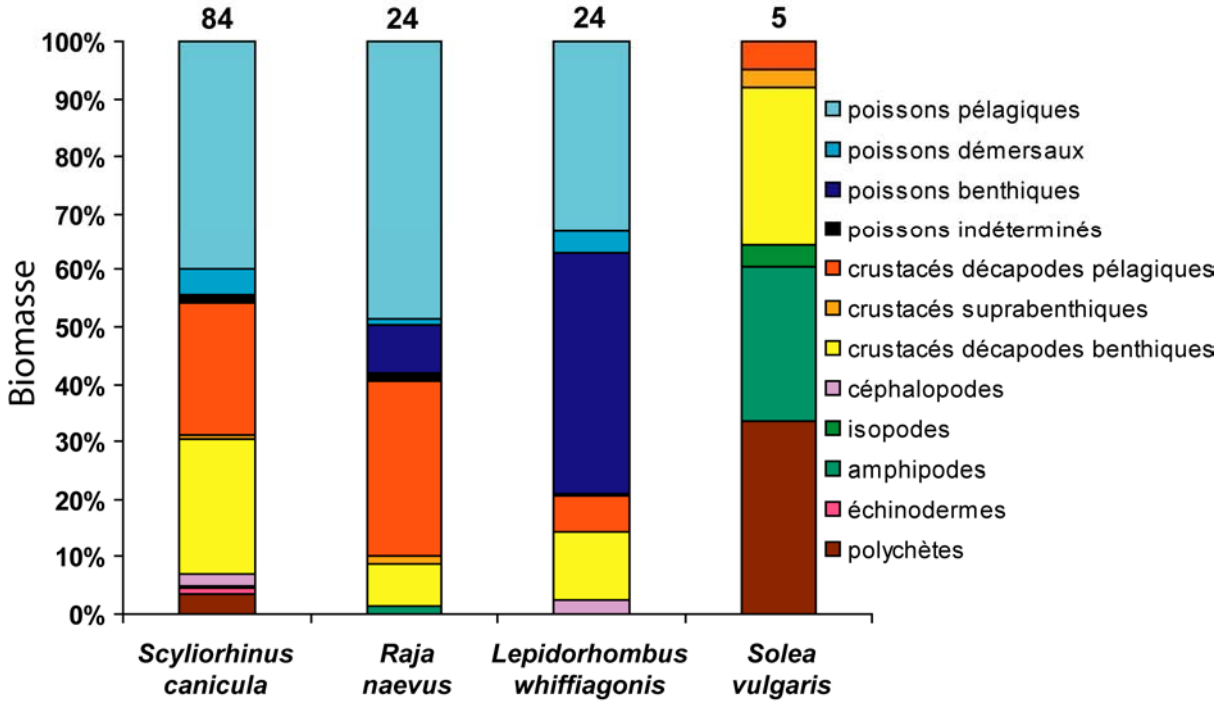


Figure 3.2 6 : Régime alimentaire de la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), de la raie fleurie (*Raja naevus*), de la cardine franche (*Lepidorhombus whiffiagonis*) et de la sole commune (*Solea vulgaris*) en pourcentages de biomasse. Le nombre d'estomacs pleins analysés est indiqué au-dessus de l'histogramme. Les déterminations spécifiques, ayant permis d'obtenir les contributions de chaque groupe au régime alimentaire, sont présentées dans l'annexe 1.

3.2 2 3 Discussion

La connaissance des régimes alimentaires des poissons est d'une grande importance dans la compréhension des interactions écologiques. Les poissons benthiques et démersaux constituent en effet les prédateurs des invertébrés benthiques et pélagiques. Cette prédation est souvent considérée comme la principale influence des poissons sur les communautés benthiques (Whitman et Sebens, 1992). La méthode de l'analyse des contenus stomacaux donne l'avantage de connaître la composition spécifique du régime alimentaire des espèces capturées.

Ces résultats permettent une première approche des relations trophiques entre la macro- et la mégafaune et les poissons démersaux et benthiques. Mais au cours de cette étude, seuls les poissons de grande taille ont été analysés. Ces échantillons sont en effet issus majoritairement de chaluts à panneaux dont la capturabilité des petites espèces (dont *Lesueuriogobius friseii*, *Arnoglossus laterna, Enchelyopsus cimbrius*) est moindre.

A l'exception du merlu à partir de 20 cm, ichtyophage strict, et des petits tacauds de moins de 10 cm dont le régime alimentaire est composé à 90 % de crustacés suprabenthiques, les autres espèces de poissons sont euryphages. Leur régime alimentaire est varié mais des préférences alimentaires apparaissent. La petite roussette, la raie fleurie, la cardine franche, le grand tacaud, les baudroies ont un régime composé à plus de 50 % de poissons, alors que celui du merlan, du grondin, du petit tacaud et de la sole est basé sur les invertébrés benthiques et pélagiques.

A l'exception de la sole, les polychètes et les amphipodes ne constituent pas des proies importantes dans le régime alimentaire des poissons échantillonnés. Le groupe des crustacés décapodes est celui qui représente la source principale de nourriture des poissons démersaux et benthiques de la Grande Vasière : à l'exception de la baudroie blanche, toutes les espèces ingèrent des décapodes, qu'ils soient benthiques ou pélagiques.

A partir des régimes alimentaires précisés au cours de cette étude, cinq grands groupes de poissons prédateurs sont distingués :

- les poissons piscivores stricts avec un seul représentant : le merlu de plus de 20 cm,
- les poissons benthivores et piscivores qui consomment plus de 50 % de poissons : la petite roussette, la cardine franche, la raie fleurie, les deux espèces de baudroie, le grand tacaud, et le merlu de 10 à 19 cm,
- les poissons benthivores dont la contribution des décapodes benthiques dans l'alimentation est supérieure à 50 % (merlan, grondin rouge, petit tacaud de plus de 19 cm),
- les poissons benthivores avec un seul représentant : la sole,
- les poissons suprabenthivores avec les petits tacauds inférieurs à 14 cm.

Les petits tacauds de 15 à 19 cm appartiennent à un groupe intermédiaire entre les poissons suprabenthivores et les poissons benthivores.

Les résultats présentés dans cette étude sont essentiellement issus de prélèvements effectués lors de la campagne *EVHOE 99* en décembre 1999. Or, l'effort de prédation des poissons pour les espèces capturées varie au cours de l'année et entre les années (Armstrong, 1982 ; Dauvin, 1988 ; Olaso *et al.*, 1994 ; 1996; Guichet, 1995 ; Pedersen, 1999). En effet, les poissons sont capables

d'adapter leur régime alimentaire en fonction des proies disponibles et accessibles. Ainsi, la notion de proie n'est pas indépendante de la structure à la fois qualitative et quantitative des peuplements benthiques sur lesquels se nourrissent les poissons démersaux et benthiques, justifiant par la même les recherches intégrant les différents maillons de la chaîne alimentaire (Dauvin, 1988).

Ainsi, cette étude a mis en évidence les grandes tendances relatives au régime alimentaire des principales espèces de poissons démersaux et benthiques de grande taille de la zone. Ces résultats donnent un premier aperçu des relations trophiques entre les poissons démersaux et leurs proies (invertébrés et poissons) sur le plateau continental Nord Gascogne. En fonction des prédateurs, la faune benthique peut jouer un rôle prépondérant dans leur régime alimentaire (*Solea vulgaris*) ou au contraire ne pas entrer dans sa composition (*Merluccius merluccius* dès 20 cm), mais la majorité des espèces de poissons ont une proportion non négligeable d'invertébrés benthiques et pélagiques dans leur alimentation. Les regroupements d'espèces de prédateurs réalisés constituent une première étape dans la conceptualisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal de la Grande Vasière et permettent d'entrevoir les impacts plus ou moins importants des espèces sur les différentes composantes du peuplement benthique.

Les difficultés majeures de la méthode d'analyse des contenus stomacaux tient au fait qu'un grand nombre d'individus est nécessaire et que chaque estomac prélevé ne représente qu'un instantané du régime alimentaire du poisson. Pour pallier à ce biais, la méthode des isotopes stables, plus intégrative, a été utilisée en complément dans la suite de l'étude.

3.2 3 Ratios isotopiques stables

La partie suivante est en révision dans le journal « Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science » par Le Loc'h et Hily et est intitulée : « Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus/Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic) ». Ce travail est présenté ici en anglais sous le format d'une publication mais il fait partie intégrante du manuscrit de thèse. Le résumé en français puis la publication sont présentés dans la suite de cette partie.

Stable carbon and nitrogen isotope analysis of Nephrops norvegicus/Merluccius merluccius fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic)

François Le Loc'h[1] and Christian Hily[1]*

[1] Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR 6539 CNRS,
Institut Universitaire Européen de la Mer,
Université de Bretagne Occidentale,
Place Copernic, 29 280 Plouzané, France
***Corresponding author: christian.hily@univ-brest.fr**

Abstract

The trophic structure of the benthic ecosystem of the "Grande Vasière" (Great Mud Bank), a heavily trawled area in the Bay of Biscay, is largely unknown. To better understand the biotic interactions between exploited species (mainly *Nephrops norvegicus* and *Merluccius merluccius)* and their competitors and preys, a dual stable carbon ($^{13}C/^{12}C$) and nitrogen ($^{15}N/^{14}N$) isotope analysis was applied to determine Trophic Levels (TL) and differences in the potential food sources of the benthic and demersal communities. Five main groups of species constitute the basis of the trophic structure. They are distributed in four main trophic levels (TL): TL1, Particulate Organic Matter (POM) ($\delta^{15}N$ = 4.1‰); TL2, primary consumers (groups 1 and 2); TL3, secondary consumers (groups 3 and 4) including *N. norvegicus and juveniles of M. merluccius*; and TL4, top predators (group 5) including adults of *Merluccius merluccius* ($\delta^{15}N$ = 14.5‰). The large $\delta^{13}C$ differences within the primary consumers attest of two different food components: (i) a pelagic component composed of fresh sedimenting POM, which mainly supplies benthic supra- and epi-benthic suspension feeders, and zooplankton and (ii) a benthic component, which mainly supplies deposit feeders. For the predators, target species and their competitors, diet changes during a lifetime are reflected by differences in isotopic values for the size classes.

Résumé

La structure trophique de l'écosystème benthique de la "Grande Vasière", une importante zone de pêche au chalut de fond du Golfe de Gascogne, demeure encore méconnue. Une analyse des ratios isotopiques sables du carbone ($^{13}C/^{12}C$) et de l'azote ($^{15}N/^{14}N$) a été réalisée afin d'étudier les différents niveaux trophiques et de mettre en évidence l'existence de différentes sources de nourriture potentielle des communautés benthiques et démersales. Cinq principaux groupes trophiques constituent la base de la structure de la chaîne alimentaire. Quatre Niveaux Trophiques (NT) ont été identifiés : la Matière Organique Particulaire ou MOP (NT1 ; $\delta^{15}N$ = 4.1‰), les consommateurs primaires (NT2), les consommateurs secondaires dont *Nephrops norvegicus* (NT3) et les supers prédateurs (NT4) comme les adultes de merlu (*Merluccius merluccius*). Les différences de $\delta^{13}C$ au sein des consommateurs attestent de deux différentes sources de nourriture : l'une pélagique composée de MOP fraîche sédimentant, qui alimente principalement les suspensivores, et l'autre benthique qui alimente les déposivores. Les changements de régimes alimentaires des prédateurs au cours de leur vie sont traduits par des différences isotopiques entre les différentes classes de taille.

Key Words

Stable carbon and nitrogen isotopes - Trophic level - Bay of Biscay – Benthos – Demersal fishes

Introduction

The impact of benthic trawling on macrofaunal communities has been studied in terms of changes in abundance and biomass (Jennings and Kaiser 1998; Lindeboom and de Groot 1998; Kaiser et al. 2000) and in the structure of the marine food web (Pauly et al. 1998, Jennings et al. 2001). Benthic trawling leads to modifications of trophic interactions (predation and competition) through species removal (target and by-catch species), direct and indirect mortality (stimulation of scavengers and opportunistic predators) and mechanical disturbances of benthic habitats (reviewed by Jennings and Kaiser 1998).

The continental shelf of the Bay of Biscay is an important demersal and benthic fishery for France. In its northern part, from South Brittany to the Loire estuary, the "Grande Vasière" (Great Mud Bank) constitutes a main fishery for Atlantic hake (*Merluccius merluccius*) and Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). Benthic and demersal fish communities of the Bay of Biscay have been described recently (Poulard and Boucher 1997; Blanchard 2000), but no work since that of Glémarec (1969) has investigated macroinvertebrate benthic communities on a large spatial scale. The aims of this study was to better understand the trophic position of two species of economical importance (*Merluccius merluccius* and *Nephrops norvegicus)* in their respective communities and in particular to identify their main trophic competitors and prey. To investigate this question we used stable nitrogen isotope ratios as an indicator of trophic level and $\delta^{13}C$ as a tracer of the origin of the food consumed.

Stable isotope (carbon and nitrogen) analysis is now regarded as a classical approach for studying trophic levels and tracing food sources in marine ecosystems (Peterson and Fry 1987; Michener and Schnell 1994). Indeed, heterotrophic stable isotopic signature depends on the stable isotopic signatures of its preys and on isotopic fractioning during food processes. Stable nitrogen and carbon isotope ratios (expressed respectively as $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) are typically increased from preys to consumers by 3-4‰ for $\delta^{15}N$ and 1‰ for $\delta^{13}C$ (DeNiro and Epstein 1981; Minawaga and Wada 1984; Cabana and Rasmussen 1994). Thus, $\delta^{15}N$ can indicate the trophic position of an organism within the food web on the basis of the organic matter and the primary producers. The particular $\delta^{13}C$ values found in primary producers (phytoplankton and microphytobenthos) are also responsible for differences in the isotopic signatures of their consumers (Riera et al. 1999), allowing distinctions to be made between pelagic and benthic food webs (Hobson et al. 2002). Consequently, $\delta^{13}C$ can be used as a tracer of organic trophic sources for benthic consumers (Peterson 1999).

Materials and methods

Area

A large sedimentary bank known as the "Grande Vasière" characterizes the northern continental shelf of the Bay of Biscay (French coast, Northeast Atlantic) (Figure 1). This Great Mud Bank is situated between a depth of 80 m and 130 m over a distance of 150 nautical miles from south to north and 30 - 40 nautical miles from east to west. It consists of a large expanse of muddy sediments parallel to a coastal area composed of pre-littoral depressions, gravelly plains and hydraulic dunes. To the west, at around 130 m of depth, hard bottoms separate the Great Mud Bank from the outer edge of the continental shelf which is constituted by *Ditrupa* sands down to 160 meters

(Glémarec 1971). The Great Mud Bank is an important French demersal and benthic fishery, mainly compounding Atlantic hake (*Merluccius merluccius*) and Norway lobster (*Nephrops norvegicus*), but also sole (*Solea solea*), and anglerfish (*Lophius* sp. ; Dardignac 1988).

The study area (sandy mud 95 - 120 m in depth) was selected in the central part of the Atlantic hake fishery. The soft bottom macrofauna was defined by Glémarec (1969) as a *Nucula sulcata-Brissopsis lyrifera* community.

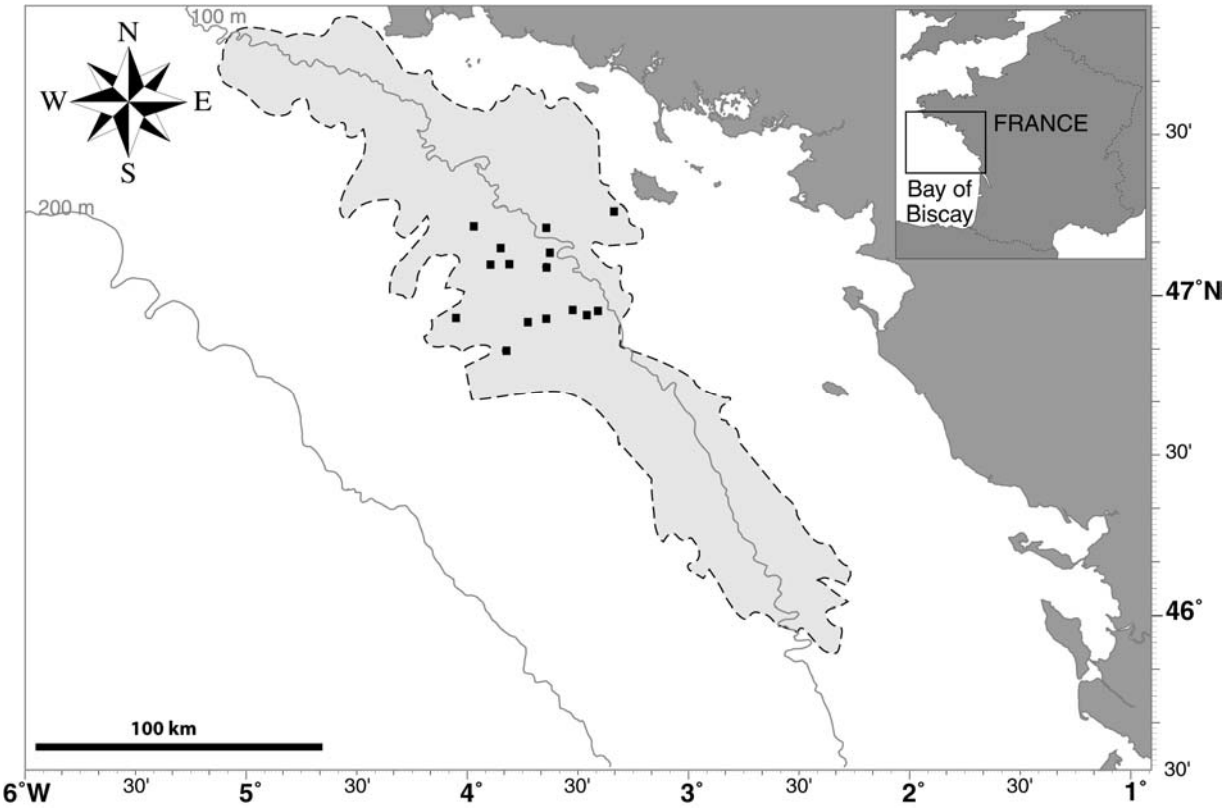


Figure 1: The western part of continental shelf of the Bay of Biscay, Northeast Atlantic. The "Great Mud Bank" is located inside the dotted marks in light grey. The square represent sampling stations.

Sampling

All data used for isotopic analysis was collected from ten sites within the central part of the Great Mud Bank selected to be representative of the variability of the muddy sediment on the basis of previous data (Chassé and Glémarec, 1976). Sediment analysis of our sampling stations showed that the pelitic fraction (i.e. the fraction of the sediment with particle size < 63 µm) ranged from 9.65% (median particle size = 170-200 µm, depth 127 m) to 34.86% (median particle size = 170 – 200 µm, depth 110 m). A 2-m beam trawl was used to sample the epibenthos, i.e. invertebrate megafauna (individual mean size > 10 mm) and demersal fish (Kaiser et al. 1994; Jennings et al. 1999; Ellis et al. 2000). This proved to be an efficient method for large and rare species and for the integration of small-scale seabed patchiness (Frauenheim et al. 1989). The beam trawl was fitted with a chain mat and a 20-mm mesh liner. During sampling (20 min), warp length was three times water depth, and the distance trawled was measured by the ship differential global positioning system (DGPS). The macrofauna (individual mean size 1 – 10 mm) was sampled using a Hamon grab (0.25 m²), and a suprabenthic sledge (MACER-GIROQ) was used for suprabenthos collection (0.5 mm nets mesh size).

Zooplankton was collected for the entire water column with a WP2 zooplankton net (0.2 mm mesh size) and fish samples were obtained with an otter trawl.

At four stations, Particulate Organic Matter (POM) was collected with a Niskin bottle twice a day for four days at depths near the fluorescence maximum (about 30 m depending on the station and the time of day ; these depths are named "POM surface") and close to the bottom (1 – 2 m ; i.e. "POM bottom"). As a result of technical constraints of field cruises in these offshore waters all the samples were not done in the same period. The biais induced by this problem was taken in account in the analysis of results.

Stable isotopes

POM was collected by filtration of sea water (four liters of seawater were filtered for each sample) on precombusted Whatman GF/F filters and store frozen. Subsequently, the filters were exposed to HCl vapor for 4 h in order to remove carbonates before being placed in tin cups. The samples were analyzed for isotope ratios using a Finnigan Delta S isotope ratio mass spectrometer coupled to a Carlo Erba NA 2100 Element Analyzer.

Because of the low organic matter content (< 2%) and the high rate of carbonates measured in the sediment, a total extraction of the Sediment Organic Matter (SOM) without degradation was not possible. So SOM isotopic analyse was carried out.

Muscle tissue samples of megafauna, macrofauna and whole-body samples (without the digestive gut) of polychaetes were used for stable isotope analysis. After dissection, the tissue samples of all the taxa were washed carefully with distilled water in order to prevent any contamination by the carbonates. Zooplankton and suprabenthos samples were acidified (10% HCl) to remove any residual carbonates from cuticules and then rinsed with distilled water (Riera et al 2000). All samples were stored frozen individually at –20°C before freeze-drying. Each dried sample was then ground to a homogeneous powder, and 1 mg of this powder was weighed in tin capsules for stable carbon and nitrogen isotopic analyses. $^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$ ratios of fauna tissue were determined by CF-IRMS analysis using a Europa Scientific ANCA-NT 20-20 Stable Isotope Analyzer together with an ANCA-NT Solid/Liquid Preparation Module. As the samples contained more than 10% nitrogen, the CF-IRMS was operated in dual isotope mode, allowing $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ to be measured in the same sample. Analytical precision (Standard Deviation (SD), n=5) was 0.2‰ for both nitrogen and carbon, as estimated from standards analyzed together with the samples.

Stable isotope ratios were expressed in conventional δ notation as parts per mil (‰) according to the following equation:

1) $\delta X = [(R \text{ sample}/R \text{ standard}) - 1] \times 1{,}000$

where X is ^{13}C or ^{15}N and R is the corresponding $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$ ratio.

As $\delta^{15}N$ values provide an indication of the trophic position of a consumer, the following formula was used to estimate trophic level (TL):

2) $TL = (\delta^{15}N_{\text{consumer}} - \delta^{15}N_{\text{mean POM}}) / 3.4 + 1$

where 3.4‰ is the assumed ^{15}N trophic enrichment factor according to Minagawa and Wada (1984). In a benthic ecosystem such as the Great Mud Bank (depth > 100 m), no primary production can occur

on the bottom. Consequently, the only organic material for benthic primary consumers is assumed to be the POM sedimenting from upper water layers and therefore this is designated as the first trophic level (TL1).

Results

Species for isotopic analysis were selected as those which were both dominant in abundance and biomass and also accessible for predation by the two main target species. *Nephrops norvegicus, Munida rugosa, Liocarcinus depurator* and *Microchirus variegatus* were found in all samples and composed 52% of the total biomass (Table 1). Demersal and benthic fishes constituted 36% of the total biomass (52.96 g dry weight•1000 m^{-2}). Epibenthos mean biomass (mostly Crustacea: 84%) was 93.36 g dry weight•1000 m^{-2}, and mean total abundance was 115 individuals•1000 m^{-2}.

Table 1: Taxonomic list of the major fauna collected at eight stations of the "Grande Vasière". The mean weight is a dry weight, the% weight is the biomass part of the species in the total fauna collected biomass. (SD): standard deviation.

Dominant fauna	% Occurrence	Mean weight g•1000 m^{-2} (SD)	% Weight	Mean number ind•1000 m^{-2}(SD)
Nephrops norvegicus	100	29.07 (13.67)	19.87	20.31 (12.22)
Munida rugosa	100	21.57 (20.21)	14.74	32.17 (31.21)
Liocarcinus depurator	100	16.50 (13.37)	11.28	12.14 (10.46)
Microchirus variegatus	100	9.40 (4.87)	6.43	2.26 (1.28)
Arnoglossus laterna	87.5	10.85 (8.19)	7.41	5.16 (5.85)
Enchylopsus cimbrius	87.5	10.23 (7.05)	6.99	1.51 (0.99)
Goneplax rhomboides	87.5	8.83 (9.33)	6.03	5.08 (4.98)
Alpheus glaber	87.5	0.63 (0.53)	0.43	4.98 (4.25)
Nucula sulcata	75	2.26 (2.54)	1.55	3.82 (4.71)
Lesueuriogobius friseii	75	1.92 (3.08)	1.31	3.72 (5.91)
Crangon allmani	75	0.61 (0.52)	0.42	4.89 (2.84)
Macropodia tenuirostris	75	0.59 (1.19)	0.41	5.64 (12.01)
Merluccius merluccius	62.5	8.13 (11.63)	5.56	1.03 (1.03)
Venus ovata	62.5	0.64 (0.98)	0.44	0.55 (0.66)
Squilla desmaresti	50	0.39 (0.48)	0.26	0.74 (0.94)
Chlorotoccus crassicornis	50	0.31 (0.43)	0.21	1.19 (1.49)
Callyonimus lyra	37.5	1.34 (2.01)	0.92	0.22 (0.32)
Brissopsis lyrifera	37.5	0.96 (1.48)	0.66	0.29 (0.43)
Capros aper	37.5	0.36 (0.58)	0.24	0.58 (0.98)
Callyonimus maculatus	37.5	0.34 (0.56)	0.23	0.36 (0.66)
Sternapsis scutata	37.5	0.06 (0.09)	0.04	0.22 (0.32)

Identification of the trophic groups

Average stable nitrogen isotope ratios ranged from 4.1‰ (POM surface) to 14.5‰ *(M. merluccius),* corresponding to four main trophic levels. A Student test (α = 0.05) indicated no significant difference between surface and bottom POM.

Analysis showed a wide range of $\delta^{13}C$ isotope signatures, from -23.7‰ (POM surface) to -15.4‰ for the crab *Goneplax rhomboides*. $\delta^{13}C$, like $\delta^{15}N$, showed no significant difference (Student

test, $\alpha = 0.05$) between surface and bottom POM, but a number of benthic organisms (bivalves, polychaetes, crustaceans) were significantly enriched in ^{13}C compared to some pelagic organisms (*C. echinulatus* or *L. typicus)* or benthic suspension feeders (*Ascidia* or *C. subterranea)*. There was also a continuum of $\delta^{13}C$ values in each taxonomic group.

Hierarchical cluster analysis (Ward's minimum variance method) performed on data for stable isotopic nitrogen and carbon ratios (Appendix A) identified three main groups of species on the dendrogram (scission values of 91.4 and 27.1 respectively), two of which were divided into two subgroups (scission values of 14.2 and 11.4 ; Figure 2).

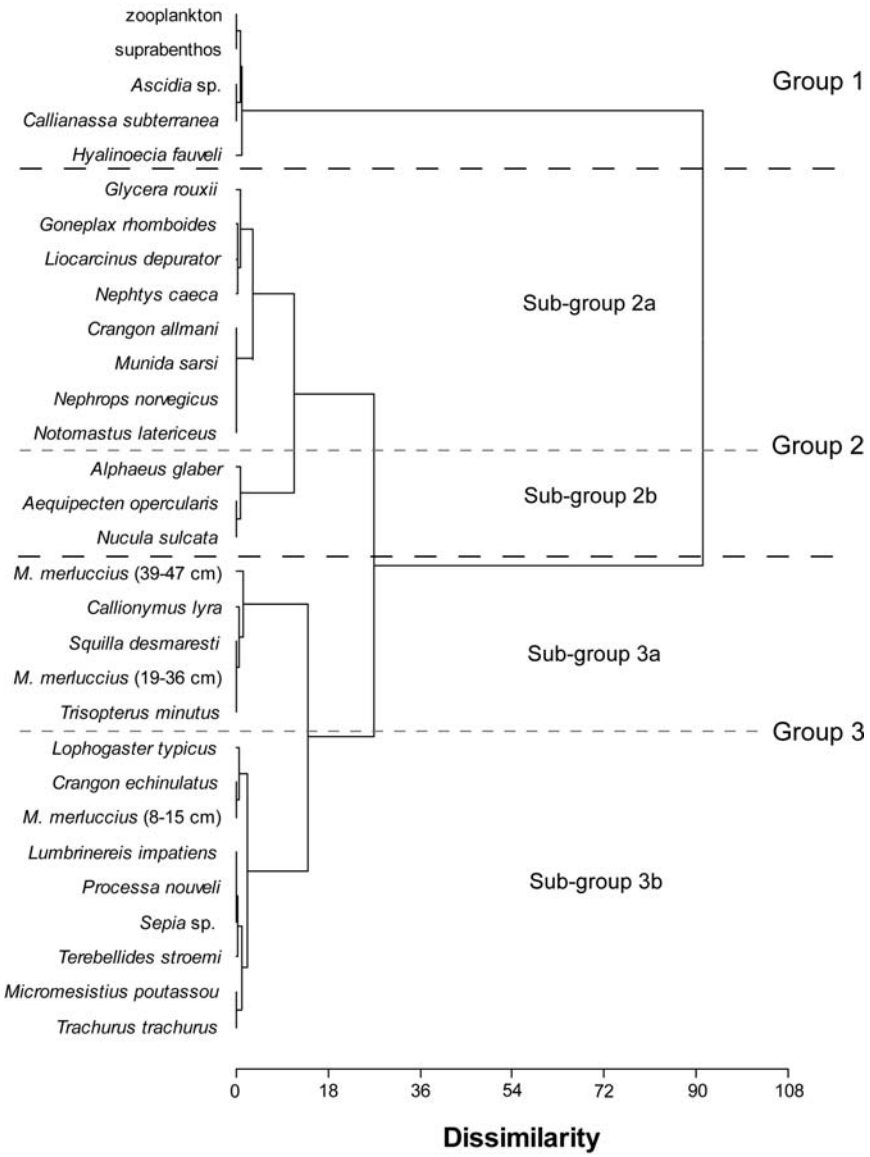


Figure 2: Hierarchical clustering (Ward's minimum variance method) of stable carbon and nitrogen isotopes analysis from the 'Grande Vasière' benthic and demersal community.

When $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ are plotted together in a two dimension plane (Figure 3) three groups of points are clearly identified 1: primary producers (surface POM and bottom POM), 2: consumers of the primary production (zooplancton, suprabenthos, ascidians, *Hyalinoecia fauveli* and *Callianassa subterranea*) and 3: others consumers. This last group can be decomposed into four sub-groups according the hierarchical classification results.

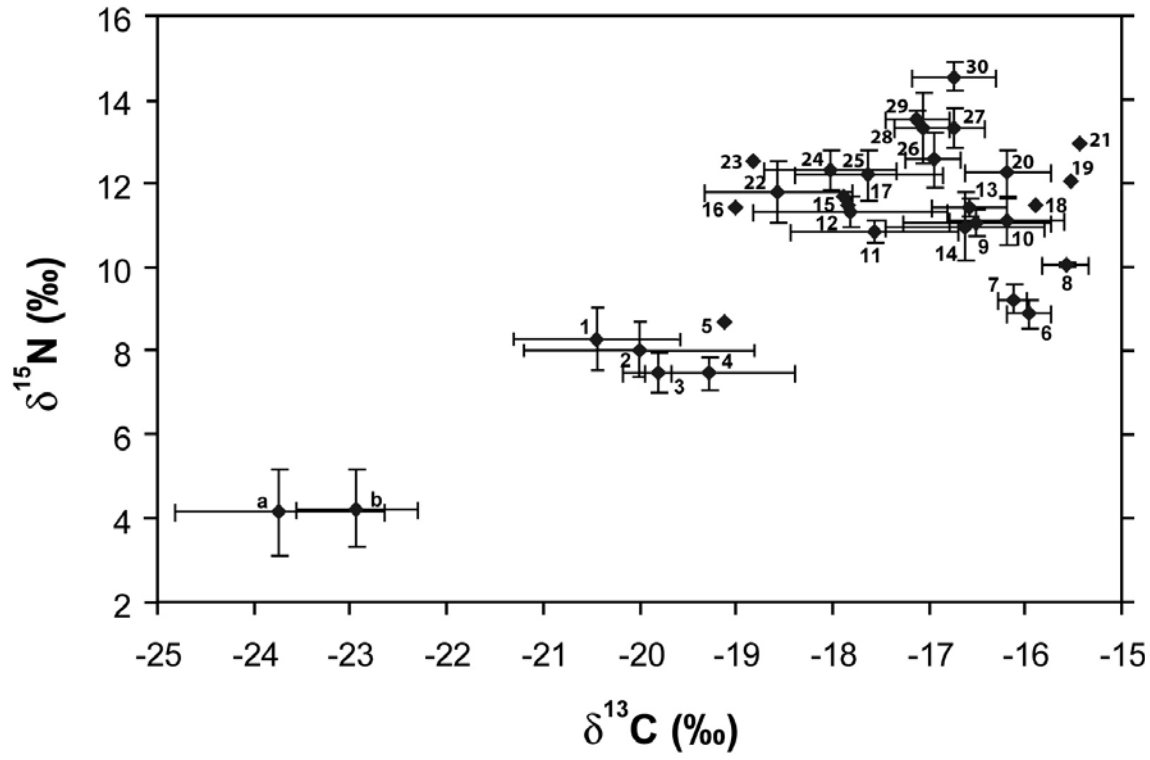


Figure 3: Distribution of stable-nitrogen isotope ratios (mean ± standard deviation) among The Great Mud Bank food web. a Particulate Organic Matter (- 30 m), b Particulate Organic Matter (bottom), 1 Zooplankton, 2 Suprabenthos, 3 *Ascidia* sp., 4 *C. subterranea*, 5 *H. fauveli*, 6 *A. opercularis*, 7 *N. sulcata*, 8 *A. glaber*, 9 *N. norvegicus*, 10 *M. rugosa*, 11 *T. stroemi*, 12 *L. impatiens*, 13 *C. allmani*, 14 *N. latericeus*, 15 *P. nouveli*, 16 *C. echinulatus*, 17 *Sepia* sp., 18 *N. caeca*, 19 *G. rhomboides*, 20 *L. depurator*, 21 *G. rouxii*, 22 *M. merluccius* (8-15 cm), 23 *L. typicus*, 24 *T. trachurus*, 25 *M. poutassou*, 26 *C. lyra*, 27 *S. desmaresti*, 28 *T. minutus*, 29 *M. merluccius* (19-36 cm), 30 *M. merluccius* (39-47 cm).

Target species M. merluccius and N. norvegicus and their competitors

Each individual $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ value was plotted against size for the two main exploited species, *Merluccius merluccius* and *Nephrops norvegicus* (Figures 4 (a and b) and 5 (a and b)), and linear regression (equations given in Table 2 was used to explore relationships between size (total length for fishes or cephalothorax length for crustaceans). This analysis indicated that stable carbon and nitrogen isotope ratios for hake (n = 43) increased significantly with size (+3‰, $r^2 = 0.74$, $p < 0.0001$ for $\delta^{15}N$; +1.5‰, $r^2 = 0.56$, $p < 0.0001$ for $\delta^{13}C$).

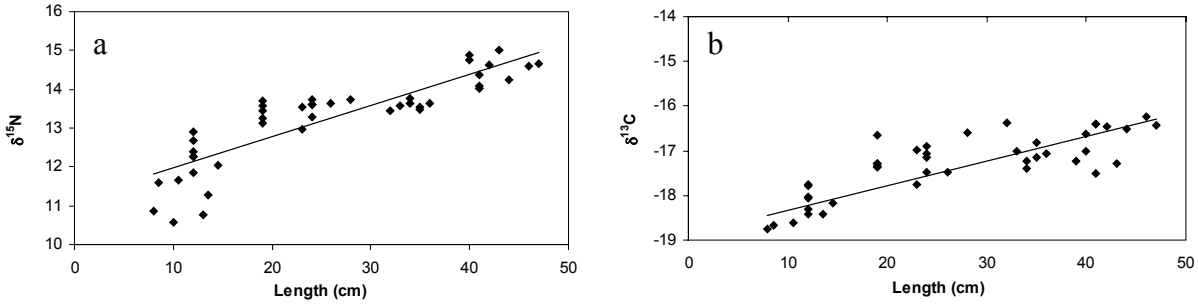


Figure 4 (a): Relation between $\delta^{15}N$ muscle and size length of Atlantic hake *M. merluccius* (n = 43) (b): Relation between $\delta^{13}C$ muscle and size length of Atlantic hake *M. merluccius* (n = 43).

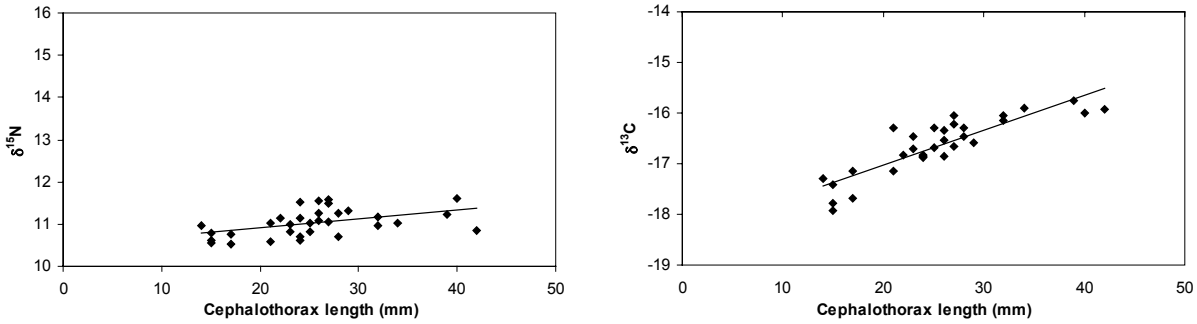


Figure 5 (a): Relation between $\delta^{15}N$ muscle and size length of Norway lobster *N. norvegicus* (n = 32) (b): Relation between $\delta^{13}C$ muscle and size length of Norway lobster *N. norvegicus* (n = 32)

The results for *Nephrops norvegicus* (n = 32) showed a slight but significant relation between size and $\delta^{15}N$ ($r^2 = 0.22$, $p < 0.001$), with values averaging 11‰ (SD = 0.31). Conversely, a strong correlation ($r^2 = 0.74$, $p < 0.0001$) was found between size and $\delta^{13}C$, with an increase of 3‰ from shorter to longer individuals (Table 2).

Table 2: Linear regression parameters ($\delta^{15}N$ or $\delta^{13}C$) = a x size length (total or cephalothorax) + b. r^2 is regression coefficient and p is the statistical test p value * significant value

Taxa	$\delta^{15}N$				$\delta^{13}C$			
	a	**b**	**r^2**	**p**	**a**	**b**	**r^2**	**p**
Merluccius merluccius	**0.0804**	**11.610**	**0.7473**	**< 0.0001***	**0.0554**	**-18.891**	**0.5687**	**< 0.0001***
Nephrops norvegicus	**0.0214**	**10.479**	**0.2239**	**< 0.001***	**0.0688**	**-18.397**	**0.7488**	**< 0.0001***
Munida sarsi	**0.0727**	**9.455**	**0.3610**	**< 0.0001***	**0.0742**	**-17.958**	**0.4198**	**< 0.0001***
Trisopterus minutus	**0.2702**	**8.909**	**0.8793**	**< 0.0001***	-0.0088	-16.951	0.0083	0.421
Micromesistius poutassou	0.0472	11.260	0.2479	0.164	-0.0367	-17.181	0.0531	0.031
Trachurus trachurus	0.0558	11.022	0.1060	0.030	0.1759	-21.618	0.3361	0.484

This analysis was also conducted for the by-catch species *Munida rugosa* (n = 22 ; Figure 6 a and b), *Micromesistius poutassou*, *Trisopterus minutus* and *Trachurus trachurus* (Figure 7 a and b). On the whole, *M. rugosa* displayed a similar trend as *N. norvegicus* for both carbon and nitrogen. $\delta^{15}N$ showed low significant variability with size, while $\delta^{13}C$ was correlated with size (Table 2). *M. poutassou* and *T. trachurus* displayed the same pattern for $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ (no correlation with increasing size ; Table 2). Finally, this analysis for *T. minutus* showed no correlation between $\delta^{13}C$ values and individual size, whereas a strong correlation existed between $\delta^{15}N$ values and individual size ($r^2 = 0.87$, $p < 0.0001$).

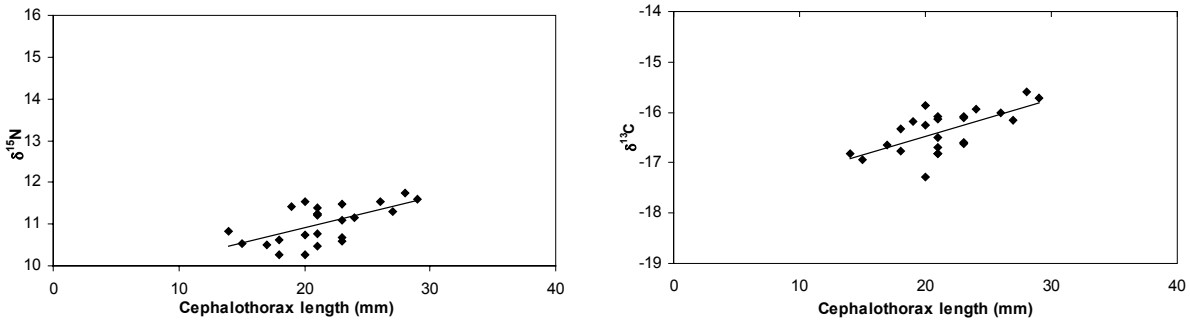


Figure 6 (a): Relation between $\delta^{15}N$ muscle and size length of *M. rugosa* (n = 22) (b): Relation between $\delta^{13}C$ muscle and size length of *M. rugosa* (n = 22)

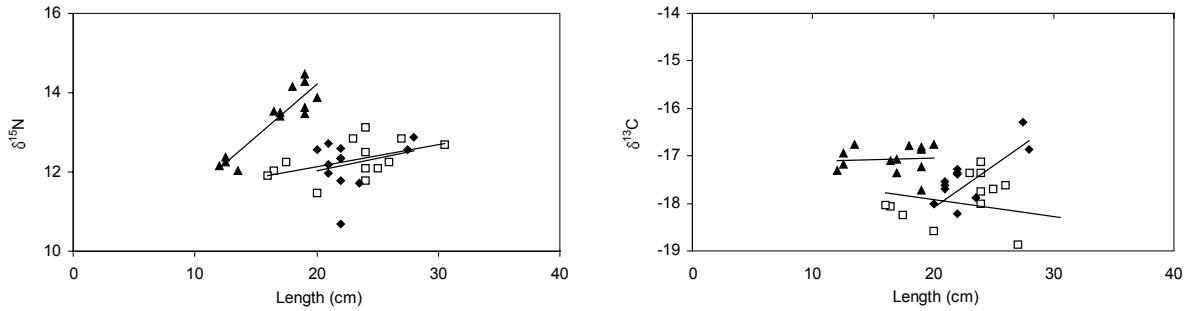


Figure 7 (a): Relation between $\delta^{15}N$ muscle and size length of *M. poutassou* (black rhombus) (n = 10), *T. minutus* (black triangle) (n = 12) and *T. trachurus* (empty square) (n = 13) (b): Relation between $\delta^{13}C$ muscle and size length of *M poutassou* (n = 10), *T. minutus* (n = 12) and *T. trachurus* (n = 13)

Discussion

Trophic level 1 was attributed to POM, which was considered the primary producer. No significant differences appeared in the stable isotopic composition of surface and bottom POM. This similarity would indicate that during the September period POM reached the benthic ecosystem without isotopic changes and concurs with the observations of Hobson et al. (1995). Our POM $\delta^{15}N$ values (mean = 4.18, SD = 0.95) are in agreement with those reported by Fry (1988) for the George Bank, Hobson et al. (1995) for living phytoplankton of New Polynya, Kang et al. (1999), Riera et al. (1999) for the coastal ecosystem of the Bay of Biscay, and by Savoye (2001) for the Bay of Brest. These similar values obtained in different ecosystems at different periods of the year support the notion that POM $\delta^{15}N$ isotopic values remain quite stable in any given ecosystem throughout the year, particularly in offshore areas as the Great Mud Bank which is subjected to fewer terrestrial inputs than coastal areas. Consequently the difference in the sampling periods for POM and fauna should not induce error interpretation on the organization of the trophic system. Goericke et al. (1994) showed that the $\delta^{13}C$ values of POM in surface waters of temperate marine ecosystems (between 45 and 50° in latitude) range between -25 and -18‰. On the continental shelf of the Bay of Biscay, Fontugne and Jouanneau (1987) measured $\delta^{13}C$ POM values ranging between -24‰ and -21‰. Our results are close to these values (mean $\delta^{13}C$ POM = -23.3‰ SD = 0.95). As in the case of $\delta^{15}N$, there was no significant difference between surface and bottom $\delta^{13}C$ POM values, indicating that sedimentation occurs without qualitative transformation.

At a second level (figure 2) a group of five taxa was clearly separated from all others. This group is composed of benthic suspension feeders, zooplankton and suprabenthic crustacea; (TL close to 2 and $\delta^{13}C$ close to –20‰). A difference of 3.4‰ in the $\delta^{15}N$ value is observed between POM values and values for ascidians and the crustacean *C. subterranea,* two taxa considered in the literature as suspension feeders exploiting the water layer above sediment. Such a difference is also found for zooplankton and suprabenthos which are known to feed on POM of the water column. Moreover this validates the value of the enrichment factor retained in the equation used to determine trophic level and confirms that these taxa are the primary consumers.

Subgroup 2b is composed of two bivalves and a burrowing crustacean with a TL close to 2.5 ($\delta^{15}N$: 8-10‰). A 3.8‰ $\delta^{13}C$ gap between the consumers of the pelagic primary production and these others microphageous species reveals that they feed on different types of organic particles. This range of $\delta^{13}C$ differences between POM and benthic consumers, and between benthic suspension and deposit feeders, has already been observed in offshore (Hobson et al. 1995, 2002) and coastal (Herman et al. 2000) benthic ecosystems.

The bivalve *A. opercularis* is a filter feeder species which feeds on organic particles in suspension in the two first centimeters of the water layer just above the sediment surface, while *N. sulcata* is a surface deposit-feeder. The position of the Pectinidae species in this "benthic deposit feeder group" indicates that suspension feeders must be carefully considered in energy budget and functional analyses and that behavior and nutritional anatomical organs are not always sufficient to affect species in trophic groups. Furthermore, we can deduce that in the ecosystem of the Great Mud Bank, either the quality of the suspended particles change drastically in the first centimeters of the water layer above the sediment and that this change is sufficiently stable in time to induce different isotopic signatures in the tissue of consumers and/or that these species could differ in particle selection efficiency. *A. opercularis* lies on the sediment and could possibly ingest a higher rate of interface superficial film than ascidians, which have inhalant siphons a few centimeters above the interface. In the same manner, the polychaeta *H. fauveli* is positioned to feed at the apex of its tube erected four or five centimeters above the sediment. Owens (1987) found that the $\delta^{15}N$ of plant species increased throughout the decomposition process and when considering specifically phytoplankton the amount of total N decreased in conjunction with the decomposition of phytoplankton cells, whereas $\delta^{15}N$ abundance increased gradually in residual organic matter (Wada and Hattori 1991). As no primary production can occur at a mean depth of 110 m in the Great Mud Bank ecosystem, the diet of deposit feeders must be composed exclusively of deposited material both detritic and recycled from the benthic organisms. This feeding pattern is quite different from that of coastal shallow ecosystems in which microphytobenthos can be an important food source for deposit feeders (Riera et al. 1996; Middelburg et al. 2000). Such differences within the benthic primary consumers were shown by Herman et al. (2000) for a small tidal flat where suspension feeders (mainly on a planktonic algal diet) showed $\delta^{13}C$ values 4 to 6‰ less than those of deposit feeders (mainly on a benthic microalgal diet). Goering et al. (1990) and Hobson et al. (1995) suggested that deposited phytoplankton was enriched in ^{13}C in the bottom nepheloid layer due to recycling across the microbial loop. The different feeding behaviors of the species may also be a factor accounting for the observed differences in $\delta^{13}C$. As some species are non-selective and others selective microphages. In the latter case, particle selection may be based on quality as well as size. Some bivalves have a diet based not only on deposited material,

microheterotrophs and bacteria (Kang et al. 1999; Kreeger and Newell 2001), but also on dissolved organic carbon (Roditi et al. 2000). Such feeding preferences could lead to variations in the $\delta^{13}C$ of species considered broadly as part of the deposit-feeder group. These results can be compared with those obtained by Fry (1988) for Georges Bank, an exploited benthic ecosystem in the same depth range. No marked variability of $\delta^{15}N$ was found there between benthic and pelagic primary consumers (copepods, Euphausiacea, bivalves, benthic amphipods), but $\delta^{13}C$ values for pelagic copepods and Euphausiacea were 2-3‰ lower than for benthic primary consumers. It was concluded that these differences reflect the influence of two different food sources or a modification of food quality.
The third group is composed of secondary consumers consisting of species from the pelagic food web component, primarily because of food affinities (all species had $\delta^{13}C < -16.7‰$), and secondarily for their trophic level. The trophic level of the analyzed species ranged from 3 to 3.7, suggesting a mixed diet based on several different trophic levels.

The third trophic level of the food web is composed of benthic and pelagic Crustacea, Polychaeta and bentho-pelagic fish ($\delta^{15}N$ averaging 11‰). Among these species, analysis of the known behavioral features identified two groups: endo- and epibenthic species (group 2a of the dendrogram, Figure 2) demersal and suprabenthic species (group 3a of the dendrogram, Figure 2).

Group 2a; the benthic web component ($\delta^{13}C$ close to – 16‰) is composed of surface and subsurface deposit feeders, carnivorous crustacean decapods (*N. norvegicus*, *M. rugosa*, *L. depurator*, *G. rhomboides*), carnivorous crustacean peracarids (*C. allmani*) and polychaetes (*N. caeca*, *G. rouxii*).

Group 3a; the pelagic web component is composed of species with $\delta^{13}C$ averaging -19 to -18‰. These are the "true" pelagic feeders, i.e., the fish *T. trachurus*, the cephalopods *Sepia* sp., and some Crustacea, Mysidacea and peracarid shrimp (*C. echinulatus*, *P. nouveli*).

The top predators, group 3b, which reached the fourth TL (3.6 to 4.0), had $\delta^{15}N$ levels of up to 14‰ in adult muscle tissues. These predators are not only demersal fishes such as the Atlantic hake adults, but also benthic crustaceans such as *S. demaresti.*

In general, the trophic positions predicted by $\delta^{15}N$ were in good agreement with data in the literature concerning fish and invertebrate diet and feeding behavior. However, three polychaete species which showed unexpected values require further investigation. *Notomastus latericeus*, with extensive distribution in coastal and intertidal muddy sediments, is considered to be a subsurface deposit feeder, like most members of the family Capitellidae. *Terebellides stroemi*, a tubiculous of the family Terebellidae, is regarded as a surface deposit feeder, which catches particles of the organic superficial film with its palps and cirra (Fauchald and Jumars 1979). The results however have showed great variations in the $\delta^{13}C$ values of this species, which suggests considerable variability of the food source, whereas $\delta^{15}N$ values were higher than expected from its trophic behavior (i.e., primary consumers) as described in the literature. Another species, *Lumbrinereis impatiens*, is a small surface carnivorous Lumbrinereidae that supposed feeds on benthic preys. Its $\delta^{13}C$ values were lower than expected, which explains why it was grouped in the cluster of "pelagic component" species. Further isotopic measurements are required over a large environmental gradient to confirm these values. However, it is likely that the feeding behavior of these species is based on a selection of ingested food mainly composed of animal detritus and/or micro- and meio- fauna. As remarked previously for the bivalve *Aequipecten opercularis* these results emphasize another advantage of stable isotopic

measurement: the identification of species whose feeding habits need further investigations. These species, which show no coherence between their feeding habits as deduced from their morphology and their behavior, and the isotopic values for carbon and nitrogen in their tissues, should be reconsidered in different types of environmental situations in order to specify more accurately their position in food web.

Variations of isotopic values during growth of target species

Diets are modified throughout the life cycle of many species, particularly as their increasing size facilitates adaptation to other prey. In some studies, stable carbon and nitrogen isotope ratios have been used as tracers of the diet changes of a species according to its life cycle and the variability of the ecosystem exploited for food. These studies have focused on fishes (Wainright et al. 1993), pelagic invertebrates (Riera et al. 2000) or benthic invertebrates (Kang et al. 1999).

Our results indicate that *M. merluccius* juveniles (8-15 cm) with $\delta^{15}N$ of 11.8‰ may be considered as third-level consumers and with $\delta^{13}C$ around –18‰ that their diet is mainly of pelagic origin. Guichet (1995) showed that their preys initially consist mainly of pelagic crustaceans. *Micromesistius poutassou*, *Trachurus trachurus* are direct competitors at this size class. Large *M. merluccius* adults (39-47 cm) show large differences in stable isotopes when compared with their juveniles (2.3‰ and 1.1‰ respectively for $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$). *Micromesistius poutassou* and *Trachurus trachurus* are the main preys of these adults (together with *Engraulis encrasicolus* Guichet (1995)). With $\delta^{15}N$ values averaging 12‰ (TL 3.4 and $\delta^{13}C$ = -19 to -17‰), *Trachurus trachurus* shows no clear changes in isotopic ratios between 17.5 and 26 cm in length. Its diet remains composed mainly of Euphausiacea (Murta et al. 1993). *Micromesistius poutassou* follows the same isotopic trend as *T. trachurus*, showing very similar isotopic values. Sorbe (1980) noted in the Southern Bay of Biscay that the stomach of the same size classes of this species contained mainly pelagic Crustacea (copepods and Euphausiacea).

The 2‰ enrichment of $\delta^{15}N$ and the stable $\delta^{13}C$ values for *Trisopterus minutus* indicate changes in diet without any major changes in food origin. Armstrong (1982), who studied the stomach contents of this species, found that prey size increased with fish size, but that preys consisted of pelagic shrimps for all size classes. Riera et al. (2000) showed that changes in the diet of shrimps (fish preys) throughout their life cycle are correlated with changes in their $\delta^{15}N$ isotopic signature. Our results confirm this observation, i.e., *T. minutus* feeds on the same kind of preys, but from different size classes that induces change in their isotopic signature throughout their lives.

At a lower trophic level, *M. merluccius* juveniles (total length around 10 cm) and *N. norvegicus* juveniles (cephalothorax length around 15 mm) had very close isotopic values for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. This finding reveals that these species could compete for the trophic resources in their early stage of life.

The two benthic crustaceans, *N. norvegicus* and *M. rugosa*, showed the same pattern in terms of stable carbon and nitrogen isotope ratios evolution with size. Thus, it can be deduced that they have similar diets and compete in the same trophic niche. Both remain at the third trophic level (secondary consumers) throughout their benthic life, but the isotopic values of carbon indicate that changes in diet occur as they increase in size. The $\delta^{13}C$ values (-18‰) of juveniles suggest a mixed diet of pelagic and benthic preys, whereas a strict benthic diet is likely during the adult period. These results confirm

that *N. norvegicus* is an opportunistic carnivore, which exploits both benthic (mollusks and polychaetes) and bathypelagic (decapod larvae, Euphausiacea, copepods) prey (Lagardère 1977). Because these findings are in agreement with those obtained by Jennings et al. (2002) in the Celtic sea it can be deduced that the diet of *N. norvegicus* is quite homogeneous over a large geographical area. However, differences in individual sizes and individual weights in the two studies limit comparisons. It can be concluded that *N. norvegicus* and *M. rugosa* are two competitors throughout their life cycle and occupy the same trophic niche in the ecosystem. Selective fishing of one of these two "sister species" (*N. norvegicus)* could induce serious consequences in a long term evolution of the *N. norvegicus* populations. The hypothesis should be that *N. norvegicus* populations could be progressively replaced by those of *M. rugosa* which could secondly prevent or limit a *N. norvegicus* stock reconstitution, either by a natural recruitment or by fishery management. Thus *M. rugosa and N. norvegicus* by occupying the sediment compete for space and by feeding on the same preys compete for food, and moreover, adults of *M. rugosa* are potential predators of *N. norvegicus* juveniles and could thus limit recruitment.

The main features of the trophic interactions in which *N. norvegicus* and *M. merluccius* are involved have been summarized in figure 8. Predator-prey interactions explain the transition from one trophic level to the other and trophic competition explains the position of species within one group. It can be noticed that *M. merluccius* adults have no competitor which implies that a decrease in the *M. merluccius* population by fisheries impact should induce either a drastic preys biomass. In reference to *N. norvegicus* the consequences of overfishing should result in either an increase of the M. rugosa biomass and/or an increase of the preys.

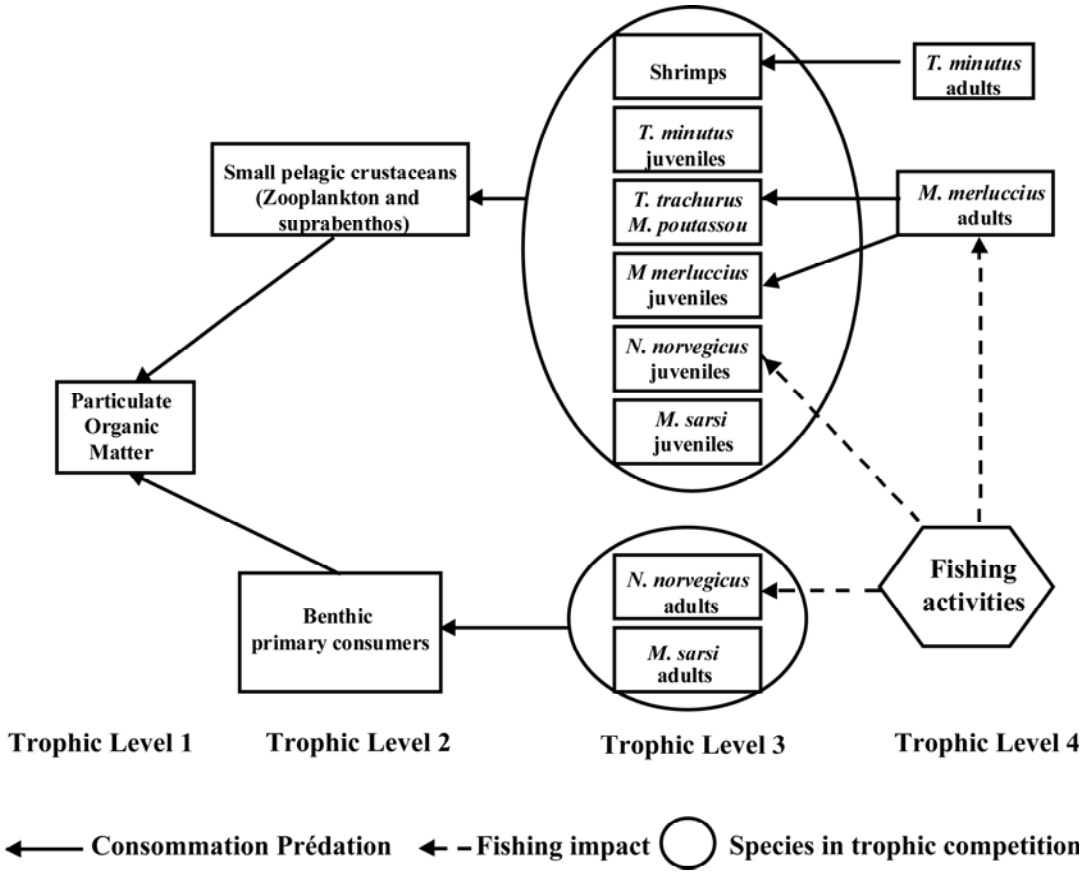


Figure 8: Trophic relationships of *M. merluccius* and *N. norvegicus* and their main prey and competitors.

More widely this study brings to our attention the complex interactions between the target species and their preys and competitors and suggest that the whole trophic structure could be modified due to exploitation of the dominant species populations by modifying their size class structure. The fisheries should take in account the whole network of biotic interactions to increase the efficiency of management.

This study is a first step in the analysis of the demersal and benthic community of the Great Mud Bank. It focused on exploited invertebrate and fish species and compared their relative position in the trophic web with those of their main preys and competitors. Our results indicate that benthic primary consumers of the Bay of Biscay system are influenced by two food sources reflected in their $\delta^{13}C$ signatures. Benthic suspension feeders have a signature relative to POM, while deposit feeders exhibit a huge enrichment in ^{13}C. Thus, the diet of benthic suspension feeders is based on a greater portion of fresh pelagic sedimenting particles as compared to that of deposit feeders, which consume mainly meio-and microfauna, detritic material and recycled organic matter from the benthic system with associated bacteria. Large benthic predators such as anglerfish and sharks, which could represent a fifth trophic level, were not considered in this study. A complex structure was identified within the trophic web, each of the three main taxonomic groups (crustaceans, polychaetes, fishes) had species in the different trophic levels which suggests a high specific and functional biodiversity. This implies that trophic interactions between target and non-target species and their preys must be better understood in order to optimize exploitation while conserving the biodiversity of this ecosystem. As the present study was mainly concerned with large epifauna and demersal species, further investigations need to focus on the sedimentary compartment, including the macrofauna, meiofauna and bacteria, which are the bases of the benthic food web component.

Acknowledgments. This study was funded by the CNRS, University of Brest and IFREMER. The authors are grateful to the crews of the RV Côtes de la Manche, Côte d'Aquitaine and Thalassa for their assistance in collecting samples, and to Charlie Scrimgeour and Norbert Naulet for running samples, Robert Marc for drawing the map and James Gray and Sorcha Ni Longphuirt for linguistic assistance. The manuscript was greatly improved by the comments of anonymous referees.

References

Armstrong, M.J. 1982. The predator-prey relationships of Irish poor-cod (*Trisopterus minutus* L.), pouting (*Trisopterus Luscus* L.), and cod (*Gadus morhua* L.). J. Cons. int. Explor. Mer **40**: 135-152.

Blanchard, F. 2000. Effets de l'exploitation par pêche sur la dynamique de diversité des peuplements de poissons démersaux. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest. 225p.

Cabana, G., Rasmussen, J.B. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature **372**: 255-257.

Chassé, C., Glémarec, M. 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie sédimentaire. J. Rech. Océanogr. **1**: 1-11.

Dardignac, J. 1988. Les pêcheries du Golfe de Gascogne, bilan des connaissances. Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER 9, 204p.

Davenport, S.R., Bax, N.J. 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **59**: 514-530.

DeNiro, M.J., Epstein, S. 1981. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochem. Cosmochim. Acta **42**: 341-351.

Ellis, J.R., Rogers, S.I., Freeman, S.M. 2000. Demersal Assemblages in the Irish Sea, St George's Channel and Bristol Channel. Est. Coast. Shelf. Sci. **51**: 299-315.

Fauchald, K., Jumars, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. **17**: 193-284.

Fontugne, M.R., Jouanneau, J-M. 1987. Modulation of the Particulate Organic Carbon Flux to the Ocean by a Macrotidal Estuary: Evidence from Measurements of Carbon Isotopes in Organic Matter from the Gironde System. Est. Coast. Shelf. Sci**. 24**: 377-387.

Frauenheim, K., Neumann, V., Theil, H., Turkay, M. 1989. The distribution of the larger epifauna during summer and winter in the North Sea and its suitability for environmental monitoring. Senckenbergiana Marit. **20**: 101-118.

Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. Limnol. Oceanogr. **33**(5): 1182-1190.

Glémarec, M. 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest. 167p.

Glémarec, M. 1971. L'endofaune du plateau continental Nord-Gascogne : étude des facteurs écologiques. Vie et Mil. **22**: 93-108.

Goericke, R., Montoya, J.P., Fry, B. 1994. Physiology of isotope fractionation in algae and cyanobacteria. *In* Stable isotopes in ecology *edited by* K. Lajtha and B. Michener Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 187-221.

Goering, J,, Alexander, V., Haubenstock, N. 1990. Seasonal Variability of Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios of Organisms in a North Pacific Bay. Est. Coast. and Shelf. Sci. **30**: 239-260.

Guichet, R. 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. ICES J. Mar. Sci. **52**: 21-31.

Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.H., Heip, C.H.R. 2000. Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. Mar. Ecol. Prog. Ser. **204**: 79-92.

Hobson, K.A., Ambrose, W.G., Renaud, P.E. 1995. Sources of primary production, benthic-pelagic coupling and trophic relationships within the Northeast Polynya: insights from $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. **128**:1-10.

Hobson, K.A., Fisk, A., Karnovsky, N., Holst, M., Gagnon, J.M., Fortier, M. 2002. A stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. Deep-Sea Res. II **49**: 5131-5150.

Jennings, S., Kaiser, M.J. 1998. The Effects of Fishing on Marine Ecosystem. Adv. Mar. Biol. **34**: 201-352.

Jennings, S., Lancaster, J., Woolmer, A., Cotter, J. 1999. Distribution, diversity and abundance of epibenthic fauna in the North Sea. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **79**: 385-399.

Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polumin, N.V.C., Warr, K.J. 2001. Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. **213**: 127-142.

Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Warr, K.J. 2002. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. Mar. Ecol. Prog. Ser. **226**: 77-85.

Kaiser, M.J., Rogers, S.I., MacCandless, D.T. 1994. Improving quantitative surveys of epibenthic communities using a modified 2 m beam trawl. Mar. Ecol. Prog. Ser. **106**: 131-138.

Kaiser, M.J., Ramsay, K., Richardson, C.A., Spence, F.E., Brand, A.R. 2000. Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. J. Anim. Ecol. **69**: 494-503.

Kang, C.K., Sauriau, P-G., Richard, P., Blanchard, G.F. 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser. **187**: 147-158.

Kreeger, D.A., Newell, R.I.E. 2001. Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid Atlantic salt marsh. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **260**: 71-91.

Lagardère, J.P. 1977. Recherche sur la distribution verticale et l'alimentation des crustacés décapodes benthiques de la pente continentale du Golfe de Gascogne. Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. **11**(4): 367-440.

Lindeboom, H.J., de Groot, S.J. 1998. The effects of different types of fisheries on the North Sea and Irish Sea benthic ecosystems. IMPACT-II NIOZ-Rapport, 404p.

Michener, R.H., Schnell, D.M. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine and aquatic food web. *In* Stable isotopes in ecology and environmental science *edited by* K. Lajha and R.H. Michener, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 138-157.

Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T., Heip, C.H.R. 2000. The fate of intertidal mycrophytobenthos carbon: an in situ ^{13}C-labelling study. Limnol. Oceanogr. **45**(6): 1224-1234.

Minagawa, M., Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. Geochem. Cosmochim. Acta **48**: 1135-1140.

Murta, A.G., Borges, M.F., Cabral, H. 1993. Analysis of stomach contents of horse mackerel and mackerel in the Portuguese waters (Division IXa) 1990-1992. ICES, CM 1993/H: 39: 1-16.

Owens, N.J.P. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. Adv. Mar. Biol. **24**: 389-451.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F. 1998. Fishing Down Marine Food Web. Science **279**: 860-863.

Peterson, B.J., Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Ann. Rev. Ecol. Syst. **18**: 293-320.

Peterson, J. 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs : a review. Acta oecolo. **20**(4): 479-487.

Poulard, J.C., Boucher, J. 1997. Spatial distribution of species assemblages in the Celtic Sea and the Bay of Biscay. Working Document, ICES Working Group on Ecosystem Effects of Fishing, Copenhagen, 17p.

Riera, P., Richard, P., Grémare, A., Blanchard, G. 1996. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. **142**: 303-309.

Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., Gentil, F. 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. Mar. Ecol. Prog. Ser. **187**: 301-307.

Riera, P., Montagna, P.A., Kalke, R.D., Richard, P. 2000. Utilization of estuarine organic matter during growth and migration by juvenile brown shrimp *Penaeus aztecus* in a South Texas estuary. Mar. Ecol. Prog. Ser. **199**: 205-216.

Roditi, H.A., Fisher, N.S., Sanudo-Wihelmy, S.A. 2000. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels. Nature **407**: 78-80.

Savoye, N. 2001. Origine et transfert de la matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest. 324p.

Sorbe, J.C. 1980. Régime alimentaire de *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) dans le sud du Golfe de Gascogne. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. **44**(3): 245-255.

Wada, E., Hattori, A. 1991. Nitrogen in the sea: Forms, Abundances, and Rate Processes. CRC Press, Boca Raton, 208p.

Wainright, S.C., Fogarty, M.J., Greenfield, R.C., Fry, B. 1993. Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotopic compositions of fish scales. Mar. Biol. **115**: 481-493.

Appendix A

Table A1: Stable isotope results of the main species collected on the Grande Vasière. Mean (± standard deviation (SD)), POM : Particulate Organic Matter

Species	Sampling date	n	$\delta^{15}N$ ‰ (SD)	Trophic level	$\delta^{13}C$ ‰(SD)
POM (-30 m)	September 2002	8	4.14 (1.04)	1	-23.73 (1.08)
POM bottom	September 2002	8	4.23 (0.93)	1	-22.93 (0.63)
Crustaceans					
Zooplankton	May 2001	4	8.17 (0.74)	2.1	-20.40 (0.82)
Suprabenthos	May 2001	4	8.05 (0.59)	2.0	-19.93 (1.11)
Callianassa subterranea	October 2000	3	7.45 (0.38)	2.0	-19.28 (0.89)
Alpheus glaber	October 2000	4	10.04 (0.06)	2.7	-15.58 (0.23)
Nephrops norvegicus	October 2000	32	11.04 (0.31)	3.0	-16.50 (0.77)
Munida sarsi	October 2000	22	11.08 (055)	3.0	-16.19 (0.60)
Crangon echinulatus	October 2000	1	11.4	3.1	-19.0
Crangon allmani	October 2000	5	11.42 (0.22)	3.1	-16.57 (0.39)
Processa nouveli	October 2000	1	11.5	3.1	-17.8
Goneplax rhomboides	October 2000	1	12.1	3.3	-15.5
Liocarcinus depurator	October 2000	6	12.25 (0.56)	3.4	-16.18 (0.45)
Lophogaster typicus	October 2000	1	12.5	3.4	-18.8
Squilla desmaresti	October 2000	4	13.32 (0.49)	3.7	-16.74 (0.33)
Ascidia sp.	October 2000	4	7.48 (0.48)	2.0	-19.81 (0.14)
Polychaetes					
Hyalinoecia fauveli	October 2000	1	8.7	2.3	-19.1
Terebellides stroemi	October 2000	4	10.85 (0.26)	3.0	-17.56 (0.86)
Notomastus latericeus	October 2000	8	10.96 (0.82)	3.0	-16.63 (0.82)
Lumbrinereis impatiens	October 2000	3	11.30 (0.36)	3.1	-17.81 (1.00)
Nephtys caeca	October 2000	1	11.5	3.1	-15.9
Glycera rouxii	October 2000	1	12.9	3.6	-15.4
Bivalves					
Aequipecten opercularis	October 2000	5	8.87 (0.36)	2.4	-15.96 (0.23)
Nucula sulcata	October 2000	6	9.24 (0.33)	2.5	-16.13 (0.15)
Cephalopods					
Sepia sp.	October 2000	1	11.7	3.2	-17.9
Pisces					
Micromesistius poutassou	December 1999	10	12.20 (0.60)	3.4	-17.63 (0.77)
Trachurus trachurus	December 1999	13	12.30 (0.48)	3.4	-18.02 (0.68)
Callyonimus lyra	October 2000	4	12.55 (0.68)	3.5	-16.96 (0.29)
Trisopterus minutus	December 1999	12	13.31 (0.84)	3.7	-17.07 (0.29)
Merluccius merluccius (8-15 cm)	December 1999	13	11.78 (0.74)	3.2	-18.56 (0.77)
Merluccius merluccius (19-36 cm)	December 1999	20	13.52 (0.21)	3.7	-17.12 (0.33)
Merluccius merluccius (39-47 cm)	December 1999	10	14.53 (0.34)	4.0	-16.74 (0.43)

3.3 Modèle de fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal de la Grande Vasière

Les modèles écologiques sont des outils indispensables à la connaissance et à la compréhension du fonctionnement du réseau d'interactions biotiques au sein d'un écosystème. Pour appréhender le fonctionnement trophique de l'écosystème benthique et démersal de la Grande Vasière et l'impact de la pêche sur celui-ci, il nous fallait placer l'exploitation par la pêche démersale et benthique dans son contexte écosystémique. Les modèles écosystémiques à l'équilibre tentent de représenter les caractéristiques biologiques (production, respiration, mortalité, etc) des différentes espèces en interaction regroupées au sein de compartiments de même fonction trophique, ainsi que les flux de biomasse entre ces compartiments. Afin d'aborder l'organisation et le fonctionnement trophique de l'écosystème benthique et démersal de la Grande Vasière, le logiciel ECOPATH a été utilisé. Les objectifs principaux de cette étude étaient de construire un modèle trophique pour quantifier les flux d'énergie et de matière au sein de l'écosystème bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière, afin de décrire son fonctionnement trophique et d'estimer l'effet de la pêche. La suite de ce sous-chapitre présente tout d'abord le modèle ECOPATH et son application à la Grande Vasière, puis les sorties du modèle et enfin une discussion sur les principaux résultats.

3.3 1 Présentation du modèle ECOPATH

Le modèle écosystémique ECOPATH (Christensen *et al.*, 2000) est un modèle d'équilibre des masses et de leurs interactions, représentées par des compartiments de biomasse liés par des flux trophiques. Ces compartiments sont le plus souvent constitués d'un groupe d'espèces (mais aussi parfois d'une seule espèce) représentant une même fonction trophique, c'est-à-dire utilisant la même source de nourriture en un endroit donné. Le modèle permet de quantifier par méthode inverse les flux à l'état stable au sein d'un écosystème (défini ici comme un réseau trophique sur un site d'étude). Ainsi, il autorise la construction et la vérification rapide de modèles équilibrés d'écosystèmes. Contrairement aux approches traditionnelles, les modèles écosystémiques considèrent l'écosystème dans sa totalité plutôt qu'en le fractionnant. Par contre, comme l'information pour un écosystème dans sa globalité est rarement disponible, il n'y a pas de solution unique pour un réseau trophique sur une période spécifique. Le problème est « sous-déterminé » car le nombre d'inconnues est plus important que le nombre d'équations.

Au cours de la dernière décennie, des modèles ECOPATH ont été constitués pour plus de cent écosystèmes aussi divers que le lac Malawi en Afrique, l'« upwelling » du Pérou, la mer du Nord, les récifs coralliens des Philippines, les grands bancs de Terre-Neuve, l'Antarctique… (cf. le site www.ecopath.org).

3.3 1 1 Equation principale

Les données requises pour un modèle ECOPATH sont exprimées par sa principale équation (eq. 3.2). Cette équation suppose un équilibre des masses dans le système modélisé, c'est-à-dire que la production d'un compartiment du réseau trophique est égale aux pertes de ce même compartiment dues à la mortalité (consommation par les prédateurs, capture par la pêche, autres mortalités), à

l'accumulation et/ou à l'exportation, supposant ainsi l'équilibre (Okey et Pauly, 1999). Cet équilibre de masse peut être exprimé par l'équation 3.1 :

Production = mortalité par prédation + captures par pêche + accumulation de biomasse + migration nette + autres mortalités (eq. 3.1)

Ce qui peut être formalisé en :

$$\mathbf{P_i = \sum_{j}^{prédateurs} (B_j \times C/B_j \times DC_{ji}) + Y_i + BA_i + E_i + P_i \times (1\text{-}EE_i)} \quad \text{(eq. 3.2)}$$

Où :

l'indice *i* indique un compartiment du réseau trophique,
l'indice *j* est utilisé pour ses prédateurs.

L'équation 3.2 peut être reformulée comme suit :

$$\mathbf{B_i \times (P/B_i) \times EE_i = Y_i + \sum_{j}^{prédateurs} (B_j \times C/B_j \times DC_{ji}) + E_i + BA_i}$$

Avec :

- B_i : Biomasse
- P/B_i : Productivité (à l'équilibre P/B=Z paramètre de mortalité totale dans les modèles de dynamique utilisés en halieutique)
- EE_i : Efficacité Ecotrophique (fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée)
- Y_i : Capture
- C/B_j : Taux de consommation d'un prédateur
- DC_{ij} : Proportion de la proie *i* dans le régime alimentaire du prédateur *j*
- E_i : Migration nette (émigration – immigration)
- BA_i : Accumulation de biomasse
- P_i : Production
- $P_i \times (1\text{-}EE_i)$: Mortalités autres que la prédation et la pêche qui rejoignent le compartiment détritique

L'utilisation du logiciel ECOPATH implique d'effectuer différents choix pour définir le modèle :

- **un site d'étude,** pour que le modèle ait un sens, les flux au sein du système modélisé doivent être supérieurs aux échanges avec l'extérieur du système,
- **une représentation du réseau trophique** où les compartiments constituent une unité homogène de productivité, de longévité et de relation proies/prédateurs,
- **une période** sur laquelle le modèle va quantifier les flux à l'équilibre,
- **une unité** pour quantifier les biomasses et les flux d'énergie.

L'écosystème est ensuite modélisé avec une combinaison simultanée d'équations linéaires (une pour chaque groupe *i* du système). Chacun des compartiments du modèle est représenté par une équation équilibrée et requiert six catégories d'information : la biomasse (B), la productivité (P/B), le taux de consommation (C/B), l'efficacité écotrophique (EE), le régime alimentaire (DC) et les captures (Y). L'algorithme du modèle permet l'estimation d'un facteur manquant par compartiment (B, C/B, P/B ou EE), à partir de l'équation équilibrée, ce qui signifie que l'utilisateur doit saisir quatre paramètres en entrée et les ratios alimentaires (Christensen*, et al.*, 2000).

3.3 1 2 Application du modèle ECOPATH à la Grande Vasière

Le modèle développé dans la présente étude quantifie les flux annuels au sein de l'écosystème bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière du plateau continental Nord Gascogne (figure 3.3 1).

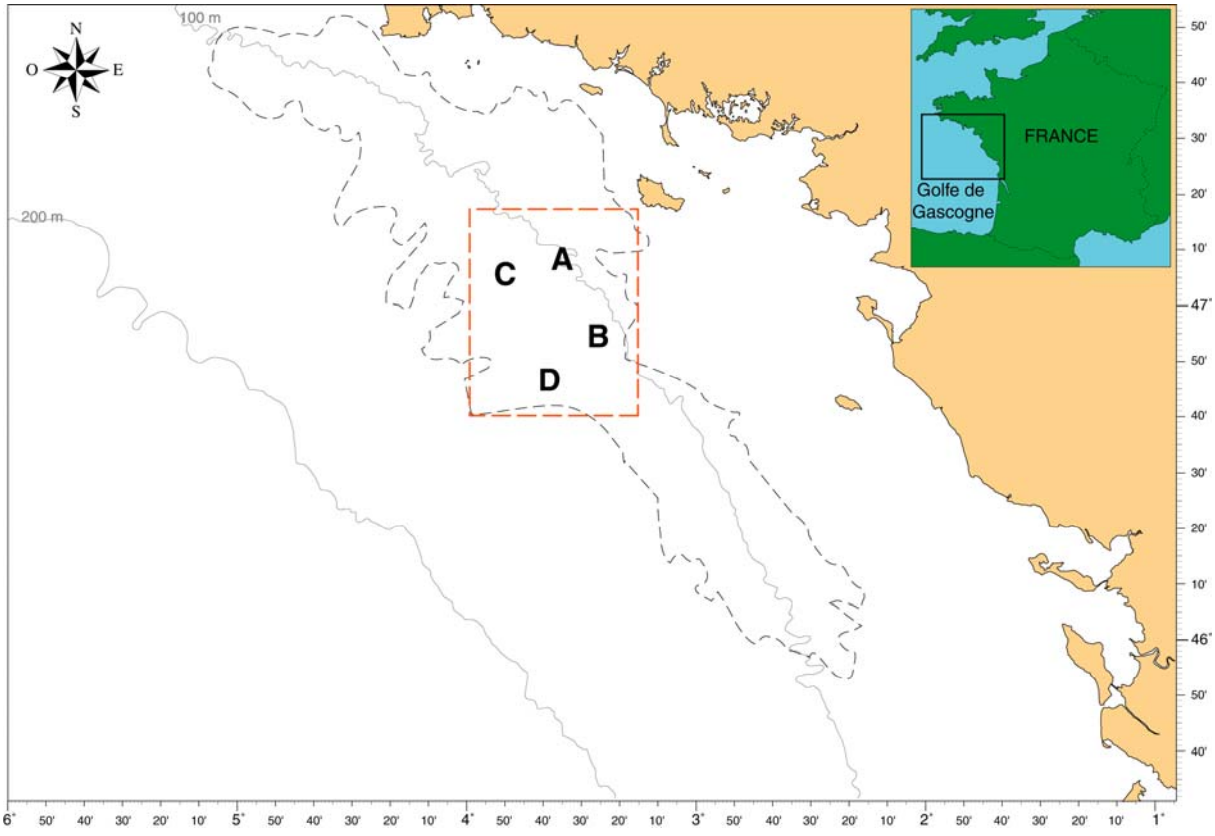


Figure 3.3 1 : Partie centrale (pointillés rouges) de la Grande Vasière (pointillés noirs) du plateau continental du Golfe de Gascogne utilisée comme zone d'étude pour la modélisation du réseau trophique bentho-démersal avec les quatre sites d'échantillonnage des peuplements (A, B, C et D).

La représentation du modèle conceptuel est un modèle à compartiments (figure 3.3 2). Chaque compartiment est défini sur la base d'un regroupement trophique fonctionnel des taxons. L'unité des équations de bilan est le milligramme de carbone par mètre carré (mg C.m^{-2}). Le modèle de réseau trophique comporte quinze compartiments fonctionnels (tableau 3.3 1) :

- Quatre compartiments de poissons :
    - Poissons benthiques benthivores
    - Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores
    - Poissons benthivores et piscivores
    - Poissons piscivores
- Huit compartiments d'invertébrés :
    - Méiofaune
    - Suspensivores suprabenthiques
    - Suspensivores benthiques
    - Déposivores de surface
    - Déposivores de sub-surface
    - Nécrophages
    - Invertébrés carnivores I
    - Invertébrés carnivores II
- Deux compartiments détritiques :
    - Détritus (compartiment de bouclage du modèle)
    - Détritus fraîchement sédimentés (matière organique particulaire détritique)
- Un compartiment de rejets de pêche

Le fonctionnement du système benthique et démersal est basé, en termes d'apports trophiques, sur la sédimentation de la matière particulaire d'origine pélagique, qui alimente les compartiments de consommateurs primaires. Dans ce modèle, la pêche au chalut de fond a deux impacts sur le fonctionnement trophique du système : d'une part le retrait d'espèces par capture et d'autre part la mise à disposition pour l'écosystème bentho-démersal des rejets de pêche. Une différenciation a été réalisée entre les suspensivores suprabenthiques et benthiques sur la base de l'origine de la nourriture ingérée par ces organismes. Les prédateurs ont, quant à eux, été séparés en six groupes (quatre de poissons et deux d'invertébrés) en fonction de leur régime alimentaire.

Les entrées d'énergie dans le système bentho-démersal résultent de la sédimentation de la matière organique particulaire détritique d'une part et des imports de petits pélagiques par le biais du régime alimentaire des poissons d'autre part.

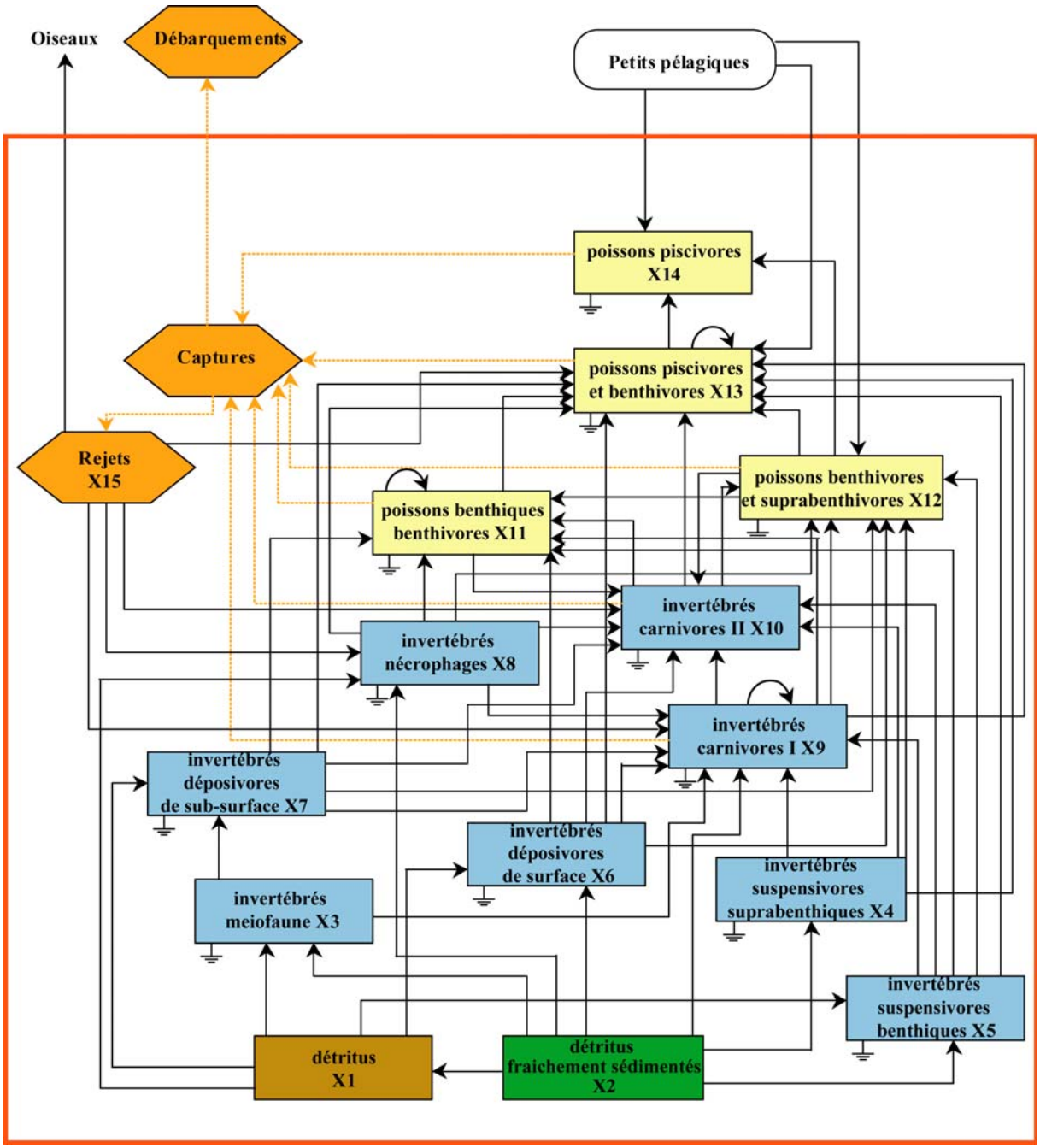


Figure 3.3 2 : Modèle conceptuel du réseau trophique bentho-démersal de la Grande Vasière. Les invertébrés sont représentés dans les compartiments bleus, les poissons dans les jaunes, les captures et rejets de pêche dans les oranges, les détritus dans le marron et le matériel fraîchement sédimenté dans le vert. Les flèches noires rectilignes indiquent un flux trophique et les circulaires du cannibalisme. Les flèches rectilignes en pointillés orange indiquent les captures par pêche.

Les principales compositions spécifiques des différents compartiments du modèle ECOPATH, ainsi que l'origine des données de biomasse nécessaires au fonctionnement du modèle, sont détaillées dans le tableau 3.3 1.

Tableau 3.3 1 : Description de la composition faunistique (principales espèces) des différents compartiments et des sources à l'origine des données utilisées pour le fonctionnement du modèle.

Compartiments	Nombre d'espèces	Espèces ou taxons dominant en biomasse	Origine des biomasses
1-Détritus	-	-	
2-Détritus fraîchement sédimenté	-	-	Présente étude (données 2002) et Loyer comm. pers.
3-Méiofaune	-	Nématodes	Duchemin comm. pers. (données printemps 2002)
4-Suspensivores suprabenthiques	-	*Nyctiphanes couchi*	Sorbe comm. pers. données printemps 2001
5-Suspensivores benthiques	16	*Ampelisca spinipes, Amphiura filiformis Aponuphis fauveli Callianassa subterranea, Dosinia lupinus Labidoplax digitata Lanice conchylega, Turritella communis Venus ovata*	Présente étude (données printemps 2001)
6-Déposivores de surface	21	*Abra nitida, Alpheus glaber, Ampherete grubei, Lumbrineris fragilis, Lumbrineris impatiens, Nucula sulcata, Owenia fusiformis, Terebellides stroemi,*	Présente étude (données printemps 2001)
7-Déposivores de sub-surface	8	*Brissopsis lyrifera, Euclymene oerstedii,* Holothuries*, Notomastus latericeus*	Présente étude (données printemps 2001)
8-Nécrophages	4	*Euridice affinis, Natatolana borealis, Pleurocrypta longibranchiata*	Présente étude (données printemps 2001)
9-Invertébrés carnivores I	18	*Leanira yhleni, Marphysa belli, Munida rugosa,* Némerte, *Nephrops norvegicus, Nephtys caeca*	Présente étude (données printemps 2001)
10-Invertébrés carnivores II	5	*Glycera rouxii, Goneplax rhomboïdes, Liocarcinus depurator*	Présente étude (données printemps 2001)
11-Poissons benthiques benthivores	6	*Arnoglossus laterna, Callionymus lyra, Microchirus variegatus, Solea vulgaris*	Présente étude (données automne 2002) et Blanchard comm. pers. (données automne 2000)
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	7	*Enchelyopsus cimbrius, Lesueuriogobius friseii, Merluccius merluccius (<10 cm), Micromesistius poutassou*	Présente étude (données automne 2002) et Blanchard comm. pers. (données automne 2000)
13-Poissons benthivores et piscivores	10	*Conger conger, Eutriglia gurnardus, Gaidropserus vulgaris, Lepidorhombus whiffiagonis Lophius piscatorius, Lophius budegasa, Merlangius merlangus, Scyliorhinus canicula, Trisopterus luscus, Trisopterus minutus*	Présente étude (données automne 2002) et Blanchard comm. pers. (données automne 2000)
14-Poissons piscivores	1	*Merluccius merluccius* (>10 cm)	Présente étude (données automne 2002) et Blanchard comm. pers. (données automne 2000)
15-Rejets de pêche	22		Présente étude et Blanchard comm. pers.

Un total de 72 espèces d'invertébrés benthiques de la macrofaune et de la mégafaune, représentant 90 % de la biomasse de ces groupes, a été utilisé pour ce modèle, sans compter celles de la méiofaune et du suprabenthos (essentiellement *Nyctiphanes couchi*). Les principales espèces en biomasse de poissons benthiques et démersaux sont au nombre de 23. Ces espèces ont été classées en fonction de leur régime alimentaire, à partir des résultats obtenus en isotopie stable, des contenus stomacaux (pour les poissons), ainsi qu'à partir de données issues de la littérature. Les déterminations spécifiques et les biomasses proviennent de différentes campagnes échelonnées du printemps 2000 à l'automne 2002.

3.3 1 3 Obtention des différents paramètres du modèle

Biomasse

Les biomasses des compartiments sont supposées constantes sur la période considérée par le modèle (une année). Les biomasses des invertébrés en poids sec libre de cendre (PSLC) ont été converties en milligrammes de carbone organique par mètre carré (mg $C.m^{-2}$) en utilisant le coefficient de conversion proposé par Steele (1974) :

$$\mathbf{C / PSLC = 0,4} \qquad \text{(eq. 3.3)}$$

Les biomasses des poissons benthiques et démersaux disponibles en poids frais ont été estimées en poids de carbone organique à partir des coefficients de conversion suivants :

Poids sec = 0,33 poids frais (Vinogradov, 1953) (eq. 3.4)

Poids de carbone organique = 0,475 poids sec (Bowen, 1966) (eq. 3.5)

Productivité

La productivité annuelle moyenne de chaque compartiment de macrofaune benthique (P/B) a été calculée à l'aide de l'équation allométrique établie par Schwinghamer *et al.* (1986) :

$$\mathbf{P/B = 0,525 \times M^{-0.304}} \qquad \text{(eq. 3.6)}$$

où M est le poids individuel moyen exprimé en équivalent énergétique (Kcal).
Les valeurs exprimées en g $C.ind^{-1}$ ont été converties en contenu énergétique par le facteur de conversion suivant :

1 g de C = 11,4 Kcal (Platt et Irwin, 1973) (eq 3.7)

Pour les poissons benthiques et démersaux, le P/B dans une situation d'équilibre est égal à la mortalité totale (Z = M + F où M est la mortalité naturelle et F la mortalité par pêche ; Allen, 1971). La mortalité totale de chacune des espèces de poissons utilisée dans ce modèle est disponible sur le site : www.fishbase.org. Fishbase est une banque de données biologiques développée à l'ICLARM, (« International Center for Living Aquatic Resources Management ») en collaboration avec la FAO et d'autres organisations nationales et internationales. Pour cette étude, la mortalité totale a été estimée égale à la productivité annuelle moyenne pour une température de 11°C, *i.e.* la température moyenne

annuelle mesurée sur la Grande Vasière (Vincent et Kurc, 1969). La productivité annuelle moyenne d'un compartiment trophique de poisson est la moyenne pondérée par la biomasse des productivités des espèces présentes au sein du compartiment.

Consommation

La consommation est définie comme l'utilisation de la nourriture par un groupe sur la durée du modèle (Christensen et Pauly, 1993). La consommation absolue calculée par ECOPATH est un flux exprimé en biomasse par unité de surface et de temps (mg $C.m^{-2}.an^{-1}$). Pour les poissons, les valeurs de taux de consommation (C/B) sont disponibles sur le site Fishbase. Le taux de consommation d'un compartiment de poissons est la moyenne pondérée par la biomasse des taux de consommation des espèces présentes au sein du compartiment pour une température de 11°C. Pour les compartiments d'invertébrés benthiques, il n'a pas été entré de valeurs de C/B, mais des valeurs de Production/Consommation (P/C), disponibles dans la littérature. Le P/C correspond à l'efficacité de conversion de la nourriture « brute ». Il est généralement compris entre 0,05 et 0,3, ce qui signifie que la consommation est généralement 3 à 20 fois supérieure à la production. Cependant, des exceptions existent dans le cas des mammifères (valeurs de P/C plus faibles) et à l'opposé les larves ou les bactéries (P/C supérieurs en raison d'une forte croissance). Les P/C employés ici pour les invertébrés sont les valeurs moyennes couramment rencontrées dans la littérature (Christensen et Pauly, 1993).

Régimes alimentaires

Dans un modèle trophique comme ECOPATH, c'est la prédation qui lie les différents groupes dans le système. La consommation d'un groupe prédateur définit partiellement la mortalité de ses groupes proies. Ainsi, les informations sur la prédation sont importantes pour la compréhension de la dynamique du système. Les données utilisées ici proviennent de plusieurs sources : les contenus stomacaux des poissons analysés dans cette étude, les valeurs disponibles dans la littérature ou dans Fishbase et les résultats obtenus en isotopie stable pour les invertébrés de la Grande Vasière (cette étude dans Le Loc'h et Hily, soumis).

3.3 1 4 Paramètres initiaux en entrée du modèle ECOPATH Grande Vasière

Biomasse, productivité, Production/Consommation et taux de consommation

Le tableau 3.3 2 présente les biomasses (B), les productivités (P/B), les rapports production/consommation (P/C) et les taux de consommation (C/B) utilisés comme entrées pour le modèle ECOPATH Grande Vasière.

Tableau 3.3 2 : Paramètres d'entrée pour le modèle ECOPATH Grande Vasière.
***[1] : flux moyen annuel de sédimentation pour l'année 1998 au-dessus de la zone d'étude, sortie du modèle MARS 3D physique/biologie de Lazure/Loyer. Données de sortie en mmol $N.m^{-2}.J^{-1}$ transformées en mg $C.m^{-2}.an^{-1}$ en utilisant un rapport C/N moyen de 8 (valeur mesurée dans les pièges à particules dans la présente étude). *[2] : biomasse des rejets de pêche calculée suivant le tableau 3.3 3**

Nom du compartiment	Biomasse (mg $C.m^{-2}$)	P/B (an^{-1})	P/C	C/B
1-Détritus	10 000	-	-	-
2-Détritus fraîchement sédimentés*[1]	48 160	1,00		
3-Méiofaune	100	10,00	0,2	
4-Suspensivores suprabenthiques	12	5,00	0,2	
5-Suspensivores benthiques	105	1,64	0,2	
6-Déposivores de surface	60	2,71	0,2	
7-Déposivores de sub-surface	130	1,24	0,2	
8-Nécrophages	12	1,70	0,1	
9-Invertébrés carnivores I	90	1,35	0,2	
10-Invertébrés carnivores II	24	1,54	0,2	
11-Poissons benthiques benthivores	16	0,76		4,91
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	45	0,38		3,82
13-Poissons benthivores et piscivores	55	0,29		2,57
14-Poissons piscivores	12	0,17		2,00
15-Rejets de pêche*[2]	5,8	-	-	-

Captures

Les captures sur la zone ont été calculées à partir des données de débarquements moyens sur la période 1999 - 2002 pour les zones CIEM 22 E 6 et 23 E 6 à des sous ensembles correspondant à la Grande Vasière de la zone VIIIa du CIEM. Les biomasses capturées ont été calculées en appliquant le taux de rejet aux biomasses des espèces débarquées. Ces taux de rejets proviennent d'estimations réalisées par l'IFREMER lors de campagnes de pêche à bord de chalutiers professionnels pêchant sur la zone (Blanchard, comm. pers.). Il a ainsi été possible d'estimer les rejets totaux. La consommation des oiseaux de mer sur les rejets de pêche a également été estimée en utilisant les coefficients proposés par Garthe *et al.* (1996) pour la Mer du Nord (Tableau 3.3 3).

Tableau 3.3 3 : Paramètres de calcul des biomasses capturées et des biomasses des rejets de pêche pour chaque compartiment sur les zones 22 E 6 et 23 E 6 (biomasse en mg C.m^{-2}). * : consommations estimées des rejets de pêche par les oiseaux de mer d'après Garthe *et al.* (1996) en Mer du Nord (la part des rejets de pêche consommée par les oiseaux correspond à 79 % des rejets de poissons ronds, 13 % des rejets de poissons plats et 6 % des rejets d'invertébrés benthiques)

Nom du compartiment	Estimation des captures			Rejets de pêche		
	Débar-quements	Taux de rejet (%)	Capture totale	Rejets totaux (captures – débarquements)	rejets consommés par les oiseaux*	rejets non consommés par les oiseaux
9-Invertébrés carnivores I	5,70	0,51	11,30	5,6	0,34	5,26
11-Poissons benthiques benthivores	2,00	0,09	2,22	0,22	0,03	0,18
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	0,17	0,75	0,68	0,51	0,40	0,11
13-Poissons benthivores et piscivores	3,20	0,26	4,35	1,15	0,91	0,24
14-Poissons piscivores	1,79	0,00	1,79	0	0,00	0,00
TOTAL (*[2] moyenne)	**12,86**	***0,37*[*2]**	**20,34**	**7,48**	**1,68**	**5,79**

Régimes alimentaires

La matrice des régimes alimentaires des différents compartiments utilisée pour le modèle ECOPATH Grande Vasière est présentée dans le tableau 3.3 4. Un import de petits pélagiques (essentiellement sardines, chinchards et anchois) dans le système alimente les poissons piscivores.

Tableau 3.3 4 : Matrice des compositions des régimes alimentaires utilisée par le modèle ECOPATH Grande Vasière

PROIE	PREDATEUR 14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3
15-Rejets de pêche		0,01			0,01	0,00	0,02					
14-Poissons piscivores												
13-Poissons benthivores et piscivores	0,20	0,04										
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	0,05	0,06		0,03	0,01							
11-Poissons benthiques benthivores		0,04		0,01	0,01							
10-Invertébrés carnivores II		0,13	0,03	0,03	0,05							
9-Invertébrés carnivores I		0,27	0,13	0,18	0,20	0,06						
8-Nécrophages		0,02	0,02	0,05	0,01	0,01						
7-Déposivores de sub-surface		0,02	$<10^{-2}$	0,12	0,30	0,15						
6-Déposivores de surface		0,04	0,02	0,23	0,18	0,15						
5-Suspensivores benthiques		0,05	0,02	0,35	0,23	0,20						
4-Suspensivores supra-benthiques		0,02	0,55		$<10^{-2}$	0,03						
3-Méiofaune						0,30		0,40				
2-Détritus fraîchement sédimentés						0,10			0,50	0,75	1,00	0,10
1-Détritus							0,98	0,60	0,50	0,25		0,90
Import (petits pélagiques)	0,75	0,30	0,23									
total	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

3.3 2 Résultats du modèle ECOPATH équilibré pour la Grande Vasière

Le modèle tel que décrit ci-dessus n'est pas à l'équilibre des masses. En effet, certaines biomasses d'invertébrés benthiques entrées dans le modèle ne sont pas suffisantes pour soutenir la production de leurs consommateurs (efficacité écotrophique supérieure à 1). L'Efficacité Ecotrophique (EE) doit avoir une valeur comprise entre 0 et 1. La valeur 0 pour un compartiment indique que celui-ci n'est ni consommé par un autre compartiment ni exporté. A l'inverse, une valeur proche ou égale à 1 reflète une forte prédation ou une forte pression de pêche, c'est-à-dire une utilisation quasi optimale de ce compartiment par la chaîne trophique et/ou par l'homme. Dans les écosystèmes, toute la gamme des EE peut être rencontrée (Christensen *et al*., 2000). Une EE de 0,95 traduit le fait que, dans les écosystèmes marins, la plupart de la production est utilisée par la prédation ou les pêcheries (Christensen et Pauly, 1992 ; Christensen, 1998). Pour que le modèle soit à l'équilibre des masses, nous avons choisi de ne modifier que les biomasses des invertébrés benthiques dont les EE étaient supérieures à 1, pour qu'elles puissent soutenir les biomasses des poissons démersaux et benthiques. Pour ce faire, nous avons imposé une efficacité écotrophique de 0,95 aux compartiments des suspensivores benthiques et suprabenthiques, des déposivores de surface et des invertébrés carnivores I (Sanchez *et al.*, 2002). Les conséquences de cette option sont détaillées en 3.3 3 1 (Validité du modèle). Les résultats sont tout d'abord présentés en termes de paramètres généraux des compartiments trophiques, puis du système modélisé, et enfin de fonctionnement trophique de l'écosystème bentho-démersal.

3.3 2 1 Paramètres généraux des compartiments trophiques

Le modèle ECOPATH équilibré pour la Grande Vasière conduit à une représentation des compartiments trophiques de l'écosystème dont les caractéristiques sont exprimées dans les tableaux 3.3 5 à 3.3 9.

Biomasses et productions

Les plus grandes biomasse et production du système (détritus et sédimentation exclus) sont celles du compartiment méiofaune (100 mg $C.m^{-2}$ et 1 000 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$), alors que la biomasse de la sédimentation particulaire (détritus fraîchement sédimentés) atteint 48 160 mg $C.m^{-2}$ (tableau 3.3 5). L'ensemble des poissons ne représente que 15,2 % (128 mg $C.m^{-2}$) de la biomasse de la faune et seulement 2,2 % de la production (47,3 mg C. $m^{-2}.an^{-1}$; figure 3.3 3). Le compartiment méiofaune constitue 47,2 % de la production du système pour 11,8 % de la biomasse, alors que les autres invertébrés réunis équivalent à 73 % de la biomasse pour 50,6 % de la production. Les compartiments de rejets de pêche, des poissons piscivores et des nécrophages présentent les plus faibles biomasses (5,8 à 12 mg $C.m^{-2}$, respectivement). Les rejets de pêche arrivant au réseau bentho-démersal ne correspondent que à 0,6 % de la biomasse de l'ensemble de la faune du système.

Tableau 3.3 5 : Résultats de biomasse (B), de production (P), de taux de consommation (C/B), d'Efficacité Ecotrophique (EE), de niveau trophique et d'indice d'omnivorie issus de la paramétrisation du modèle ECOPATH Grande Vasière. Les valeurs en gras sont celles issues du modèle

Nom du compartiment	B ($mg\ C.m^{-2}$)	P ($mg\ C.m^{-2}.an^{-1}$)	C/B	EE	Niveau trophique	Indice omnivorie
1-Détritus	10 000	-	-	**0,13**	**1,0**	**0,08**
2-Détritus fraîchement sédimentés	48 160	-	-	**0,06**	**1,0**	**0**
3-Méiofaune	100	**1 000,0**	**50,00**	**0,70**	**2,0**	**0**
4-Suspensivores suprabenthiques	**26**	**132,5**	**25,00**	0,95	**2,0**	**0**
5-Suspensivores benthiques	**169**	**277,1**	**8,20**	0,95	**2,0**	**0**
6-Déposivores de surface	**77**	**208,1**	**13,55**	0,95	**2,0**	**0**
7-Déposivores de sub-surface	**174**	**215,6**	**6,20**	0,95	**2,4**	**0,24**
8-Nécrophages	12	**20,4**	**17,00**	**0,88**	**2,0**	**0**
9-Invertébrés carnivores I	**135**	**182,1**	**6,70**	0,95	**3,0**	**0,19**
10-Invertébrés carnivores II	24	**37,0**	**7,70**	**0,95**	**3,4**	**0,22**
11-Poissons benthiques benthivores	16	**12,2**	4,91	**0,85**	**3,3**	**0,23**
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	45	**17,1**	3,82	**0,80**	**3,4**	**0,26**
13-Poissons benthivores et piscivores	55	**16,0**	2,57	**0,93**	**4,0**	**0,21**
14-Poissons piscivores	12	**2,0**	2,00	**0,87**	**4,2**	**0,16**
15-Rejets de pêche	5,8	-	-	**0,95**	**3,1**	-

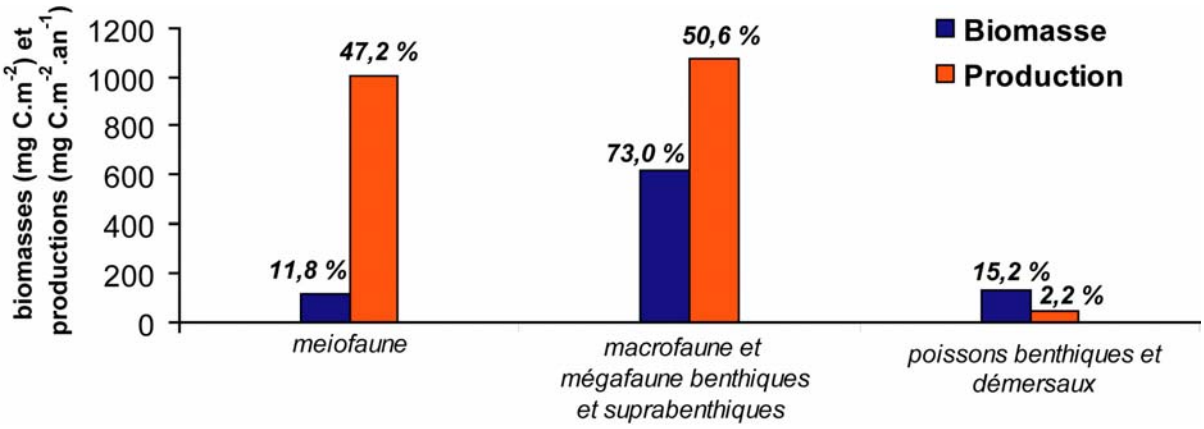


Figure 3.3 3 : Biomasses et productions en valeur absolue et en pourcentage, des invertébrés de la méiofaune, des invertébrés de la macrofaune et de la mégafaune et des poissons benthiques et démersaux.

Les résultats en sortie du modèle révèlent une augmentation de la biomasse pour les cinq compartiments d'invertébrés dont l'EE a été fixée à 0,95 (tableau 3.3 6). Les déposivores de surface et de sub-surface voient leur biomasse augmenter modérément de 28 et 34 %, alors que les suspensivores suprabenthiques subissent la plus forte variation de biomasse pour pouvoir équilibrer le modèle (+ 117 %).

Tableau 3.3 6 : Modifications des biomasses pour obtenir le modèle à l'équilibre des masses. Les biomasses sont en $mg\ C.m^{-2}$. Les valeurs en gras sont celles issues du modèle.

Nom du compartiment	Biomasse en entrée du modèle	Biomasse en sortie du modèle	% de variation
4-Suspensivores suprabenthiques	12	**26**	+ 117
5-Suspensivores benthiques	105	**169**	+ 61
6-Déposivores de surface	60	**77**	+ 28
7-Déposivores de sub-surface	130	**174**	+ 34
9-Invertébrés carnivores I	90	**135**	+ 50

Efficacités éco-trophiques

Les EE montrent une large gamme de variation traduisant une utilisation trophique inégale des différents compartiments. En effet, les deux compartiments de sédimentation et de détritus sont peu consommés (EE de 0,06 et 0,13). Outre les EE de 0,95 imposées à la plupart des compartiments d'invertébrés, les EE des poissons et des invertébrés nécrophages et carnivores II sont comprises entre 0,80 et 0,95 indiquant une forte consommation de ces compartiments (prédation et pêche). La valeur de EE pour la méiofaune est la plus faible de la faune (0,70 ; tableau 3.3 5).

Niveaux trophiques et indices d'omnivorie

Dans ECOPATH, les niveaux trophiques ne sont pas forcément des entiers comme proposé par Lindeman (1942) mais peuvent être fractionnels comme suggéré par Odum et Heald (1975). Les niveaux trophiques des prédateurs ont été estimés à partir des moyennes pondérées des niveaux trophiques des proies auxquelles est ajouté le nombre 1 correspondant au changement de niveau trophique (tableau 3.3 5). Ils varient de 1 pour les détritus et la sédimentation fraîche à 4,2 pour les poissons piscivores (merlus adultes). Un niveau trophique de 3 a été assigné pour les petits pélagiques entrant dans le système par le biais des régimes alimentaires des poissons. Les deux compartiments associés au niveau trophique 1 (détritus et sédimentation) représentent les biomasses les plus élevées dans le modèle. Les compartiments des poissons du modèle ont des niveaux trophiques compris entre 3,3 et 4,2. Le niveau trophique des rejets de pêche (3,2) tient compte à la fois de celui des poissons et de celui des invertébrés carnivores I (3,0 ; tableau 3.3 5).

L'indice d'omnivorie (IO) est calculé comme la variance du niveau trophique des proies d'un compartiment prédateur. Une valeur d'IO de zéro indique un consommateur spécialisé, c'est-à-dire qu'il se nourrit sur un seul niveau trophique. Ainsi, le IO des consommateurs primaires est égal à 0 (sténophages), ils se nourrissent sur un seul niveau trophique : détritus et/ou sédimentation. Les prédateurs ont des IO relativement proches dont la gamme s'étend de 0,16 pour les merlus à 0,26 pour les poissons démersaux benthivores et suprabenthivores dont la nourriture est la plus diversifiée en terme de niveaux trophiques modélisés.

Mortalités

A l'équilibre, trois sources de mortalité caractérisent chaque compartiment : la mortalité par prédation, les captures par pêche et les mortalités autres (tableau 3.3 7). Pour le modèle développé dans cette étude, la mortalité par pêche n'est due qu'aux captures. Elle ne tient pas compte de la perturbation (casses et mortalités benthiques) engendrée par le passage des engins traînants. Dans le modèle, la mortalité totale doit être compensée par la production pour chacun des compartiments. La mortalité par pêche est la plus importante sur le compartiment cible des merlus (poissons piscivores), elle représente 88 % de la mortalité totale, alors qu'elle ne représente que de 5 à 28 % de la mortalité totale pour les autres groupes de poissons. La mortalité par prédation est la plus faible pour les compartiments des poissons piscivores (ceux-ci n'ayant pas de prédateurs autres que la pêche dans le modèle) et de la méiofaune. Il faut rappeler que le modèle développé dans cette étude ne considère l'impact de la pêche que sur les espèces capturées.

Tableau 3.3 7 : Distribution des différentes causes de mortalités sur les compartiments du modèle. En gras les valeurs issues du modèle.

Nom du compartiment	Mortalité par pêche	Mortalité par prédation	Mortalités autres	Mortalité totale	Mortalité par pêche (%)	Mortalité par prédation (%)
3-Méiofaune	**0**	**7,04**	**2,96**	10,00	**0**	**38**
4-Suspensivores suprabenthiques	**0**	**4,75**	**0,25**	5,00	**0**	95
5-Suspensivores benthiques	**0**	**1,56**	**0,08**	1,64	**0**	95
6-Déposivores de surface	**0**	**2,58**	**0,14**	2,71	**0**	95
7-Déposivores de sub-surface	**0**	**1,18**	**0,06**	1,24	**0**	95
8-Nécrophages	**0**	**1,49**	**0,21**	1,70	**0**	**88**
9-Invertébrés carnivores I	**0,08**	**1,20**	**0,07**	1,35	**7**	**89**
10-Invertébrés carnivores II	**0**	**1,47**	**0,07**	1,54	**0**	**95**
11-Poissons benthiques benthivores	**0,14**	**0,51**	**0,12**	0,76	**18**	**67**
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	**0,02**	**0,29**	**0,07**	0,38	**5**	**76**
13-Poissons benthivores et piscivores	**0,08**	**0,19**	**0,02**	0,29	**28**	**66**
14-Poissons piscivores	**0,15**	**0**	**0,02**	0,17	**88**	**0**

3.3 2 2 Paramètres de l'écosystème global

Un certain nombre de statistiques descriptives de l'écosystème dans son intégralité ont été incluses dans le logiciel ECOPATH. Plusieurs de celles-ci sont présentées dans la suite de cette étude.

Biomasse, production, consommation, flux détritique et respiration

La biomasse totale du système (faune et sédimentation fraîche), à l'exclusion des détritus, est de 49 009 mg $C.m^{-2}$, dont seulement 845 mg $C.m^{-2}$ pour les 12 compartiments faunistiques. La production totale de la faune est de 2 120 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$, les consommations totales sont de 10 881 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$ dont 1 513 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$ pour les prédateurs. Le flux détritique est constitué de la nourriture non assimilée et de la mortalité naturelle (vieillesse, maladie). Pour la faune, il est de 2 535 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$. En y ajoutant la matière particulaire sédimentée non consommée directement, il atteint 47 780 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$. La respiration de la faune est évaluée à 6 583 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$ (tableau 3.3 8).

Indices de connectance et d'omnivorie

L'indice de connectance pour un système dans son intégralité est le ratio entre le nombre de liens réels et le nombre de liens possibles entre les différents compartiments du modèle. Il est ici de 0,35. L'indice d'omnivorie du système est la moyenne pondérée des différents IO des compartiments, il permet de mettre en évidence la distribution des interactions trophiques. Pour l'ensemble de la Grande Vasière, il est de 0,13 (tableau 3.3 8).

Captures et efficacité de la pêcherie

La somme des captures pour l'écosystème Grande Vasière est de 20,34 mg C.m^{-2}.an^{-1}. Le niveau trophique moyen de toutes les captures est de 3,4 (3,8 pour les poissons capturés), il est de 3,2 pour les rejets de pêche (tableau 3.3 8). L'indice d'efficacité de la pêcherie est le ratio de la somme des captures par la pêche et de l'énergie entrant dans le système, il est de 4,22.10^{-4} pour la présente étude. Les captures et les débarquements représentent respectivement 2,4 et 1,7 % de la biomasse totale de la faune de l'écosystème (tableau 3.3 8). Les captures des seuls poissons correspondent à 7 % de la biomasse des compartiments de poissons du modèle.

Tableau 3.3 8 : Résumé des statistiques descriptives de l'écosystème bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière du plateau continental Nord Gascogne modélisé avec ECOPATH. Les biomasses sont exprimées en mg C.m^{-2} et les flux en mg C.m^{-2}.an^{-1}. * : entrant dans l'écosystème bentho-démersal.

Sommes	
Somme de toutes les consommations	**10 881**
Somme des consommations des prédateurs	**1 513**
Somme des flux respiratoires	**6 583**
Somme des flux vers les détritus	**47 780**
Somme des flux issus de la faune vers les détritus	**2 535**
Biomasses	
Biomasse de la sédimentation	**48 160**
Biomasse totale de la faune	**845**
Biomasse des captures	**20,3**
Biomasse des rejets*	**5,8**
Ratios	
Sédimentation/respiration	**7,31**
Sédimentation/biomasse totale	**0,98**
Indices	
Indice de connectance	**0,35**
Indice d'omnivorie du système	**0,13**
Pêcherie	
Part des captures/sédimentation (%)	**0,04**
Part des rejets*/sédimentation (%)	**0,01**
Part des captures dans la biomasse de la faune (%)	**2,4**
Part des rejets* dans la biomasse de la faune (%)	**0,7**
Biomasse des débarquements	**12,8**
Part des débarquements dans la biomasse de la faune (%)	**1,7**
Niveau trophique moyen de l'ensemble des captures	**3,4**
Niveau trophique moyen des poissons capturés	**3,8**
Niveau trophique moyen de l'ensemble des rejets	**3,2**
Niveau trophique moyen des poissons rejetés	**3,6**

3.3 2 3 Interactions trophiques

ECOPATH permet également de décrire les interactions trophiques au sein du système modélisé.

Efficacité du transfert trophique

L'efficacité du transfert trophique entre les compartiments (calculée comme la moyenne géométrique pour les niveaux trophiques de 2 à 4) est égale à 11,8 % pour le modèle ECOPATH Grande Vasière.

Sédimentation requise

Seulement 6,1 % de la sédimentation totale (2 915 mg $C.m^{-2}$) est utilisée directement par les consommateurs primaires et 6 115 mg $C.m^{-2}$ sont indirectement consommés par les consommateurs primaires par le biais des détritus. Le modèle ECOPATH calcule également les quantités d'énergie entrant dans le système (ici la sédimentation) nécessaires au soutien des différents compartiments. (tableau 3.3 9).

La production primaire requise d'ECOPATH a été modifiée ici en Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 (BENT). La BENT correspond à la quantité de carbone issue des apports par sédimentation nécessaire à la consommation d'un compartiment de consommateurs. La BENT est calculée pour chaque transfert trophique en élevant le flux de consommation en équivalent niveau trophique 1 en tenant compte du niveau trophique du prédateur, de l'efficacité de transfert entre les niveaux trophiques et du nombre de liens trophiques. Cela signifie que pour chacun de ces liens, la consommation du prédateur est calculée et transformée en équivalent niveau trophique 1 en considérant son niveau trophique et l'efficacité de transfert entre les compartiments.

Les BENT les plus grandes sont celles des compartiments d'invertébrés carnivores I, de poissons benthivores et piscivores, de déposivores de sub-surface et de la méiofaune. Ainsi, elles correspondent respectivement à un équivalent de 19,9, 15,6, 12,8 et 10,3 % de la sédimentation totale annuelle. Les BENT de toutes les captures représentent 5 322,7 mg $C.m^{-2}$, ce qui équivaut à 11,1 % de la biomasse annuelle de sédimentation. La BENT des captures par rapport à la biomasse réelle capturée par la pêche a également été calculée (tableau 3.3 9).

Tableau 3.3 9 : Biomasses en équivalent niveau trophique 1 (BENT), correspondances en sédimentation totale, BENT des captures et rapports aux biomasses capturées. Les BENT sont exprimées en mg C.m^{-2}.
***[1] : la Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 ou BENT correspond à la quantité de carbone issue du niveau trophique 1 nécessaire à la consommation du compartiment du consommateur considéré.**
***[2] : correspondance en sédimentation totale = biomasse en équivalent niveau trophique 1 / sédimentation totale annuelle x 100.**
***[3] : BENT des captures ou biomasse en équivalent niveau trophique 1 des captures = mortalité par pêche x biomasse en équivalent niveau trophique 1.**
***[4] : BENT des captures / biomasse des captures = biomasse en équivalent niveau trophique 1 des captures / biomasse réelle capturée par la pêche.**

Nom du compartiment	Biomasse en Equivalent Niveau Trophique 1 (BENT)*[1]	Correspondance en sédimentation totale (%)*[2]	BENT des captures *[3]	BENT des captures / biomasse des captures*[4]
3-Méiofaune	5 000,0	10,7	-	-
4-Suspensivores suprabenthiques	662,2	1,4	-	-
5-Suspensivores benthiques	1 385,6	2,9	-	-
6-Déposivores de surface	1 040,4	2,2	-	-
7-Déposivores de sub-surface	6 157,7	12,8	-	-
8-Nécrophages	204,0	0,4	-	-
9-Invertébrés carnivores I	9 581,6	19,9	670,7	57,3
10-Invertébrés carnivores II	4 672,9	9,7	-	-
11-Poissons benthiques benthivores	2 030,7	4,2	365,5	164,7
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	3 260,1	6,8	163,0	239,7
13-Poissons benthivores et piscivores	7 514,0	15,6	2 103,9	483,7
14-Poissons piscivores	2 295,0	4,8	2 019,6	1 128,3

Ainsi, 1 mg de C de merlu pêché équivaut à 1 128,3 mg de C de niveau trophique 1 alors qu'1 mg de C du compartiment des invertébrés carnivores I (langoustine par exemple) pêché équivaut à 54,6 mg de C de niveau trophique 1. Sur la pyramide trophique, 1 128,3 g de C issus de la sédimentation permettent la production de 1 g C de poissons piscivores ou 19,7 g C d'invertébrés carnivores I (figure 3.3 3).

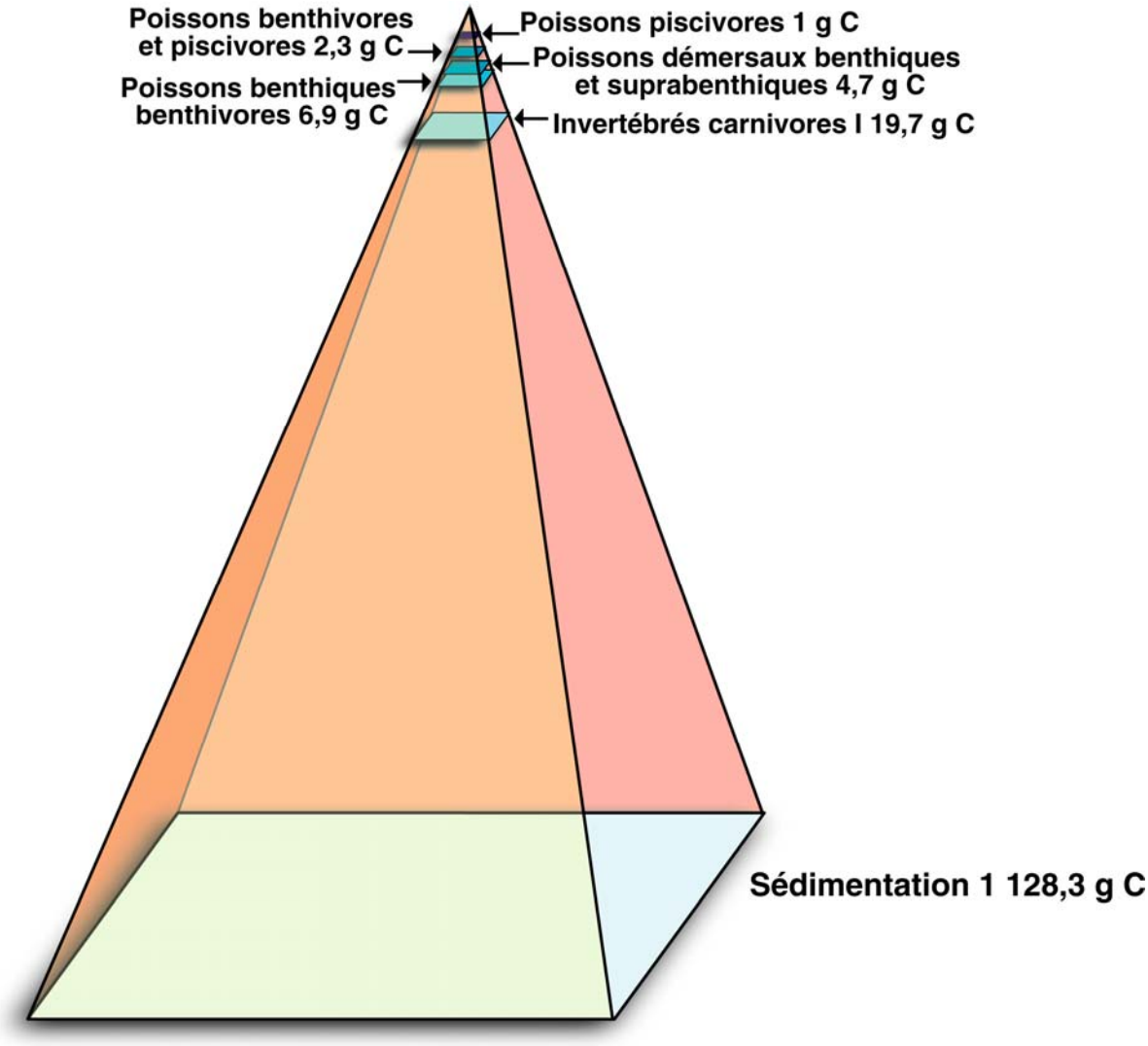


Figure 3.3 3 : Biomasse capturée par la pêche à partir de 1 128,3 g C d'après les calculs d'ECOPATH (calculs réalisés sur la base des Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1).

Relation proies/prédateurs

Le tableau 3.3 10 indique les valeurs absolues des consommations des proies par leurs prédateurs. Trois groupes de carnivores montrent des dominances dans les consommations. Les poissons benthivores et piscivores sont les principaux consommateurs de cinq compartiments dont quatre de poissons. Les invertébrés carnivores I dominent cinq compartiments (essentiellement des invertébrés benthiques) et les invertébrés carnivores II présentent une dominance secondaire sur huit groupes, à la fois des poissons et des invertébrés. Les détritus sont, quant à eux, essentiellement consommés par la méiofaune, tandis que ce sont principalement les suspensivores benthiques et suprabenthiques, les déposivores de surface et la méiofaune qui consomment des détritus fraîchement sédimentés.

Tableau 3.3 10 : Consommation (mg C.m^{-2}.an^{-1}) des différents prédateurs (colonnes) sur leurs proies (lignes). Les prédateurs les plus importants pour une proie donnée sont présentés dans les cases colorées (rouge : premier prédateur en importance, jaune : second).

PROIE	PREDATEUR 14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3
15-Rejets de pêche	-	0,7	-	-	**0,9**	**0,9**	**3,3**	-	-	-	-	-
14-Poissons piscivores	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
13-Poissons benthivores et piscivores	**4,8**	**5,7**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	1,2	**8,1**	-	**1,9**	**1,9**	-	-	-	-	-	-	-
11-Poissons benthiques benthivores	-	**5,7**	-	0,6	**1,9**	-	-	-	-	-	-	-
10-Invertébrés carnivores II	-	**18,5**	4,8	2,7	**9,2**	-	-	-	-	-	-	-
9-Invertébrés carnivores I	-	**38,3**	21,8	14,4	**37,0**	**50,1**	-	-	-	-	-	-
8-Nécrophages	-	2,8	2,9	**3,9**	1,8	**6,4**	-	-	-	-	-	-
7-Déposivores de sub-surface	-	3,3	0,3	9,3	**55,4**	**136,5**	-	-	-	-	-	-
6-Déposivores de surface	-	5,5	4,1	18,2	**33,3**	**136,5**	-	-	-	-	-	-
5-suspensivores benthiques	-	7,1	4,1	27,5	**42,5**	**182,1**	-	-	-	-	-	-
4-suspensivores supra-benthiques	-	3,4	**94,2**	-	0,9	**27,3**	-	-	-	-	-	-
3-Méiofaune	-	-	-	-	-	**273,1**	-	**431,3**	-	-	-	-
2-Détritus fraîchement sédimentés	-	-	-	-	-	97,41	101,4	-	**520,2**	**1 039,0**	**662,2**	**500,0**
1-Détritus	-	-	-	-	-	-	102,0	**646,9**	**520,2**	346,4	-	**4 500,0**
Import (petits pélagiques)	18,0	**42,4**	**39,5**	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Chevauchement des niches trophiques

L'indice de chevauchement des niches trophiques calculé par le modèle ECOPATH révèle les similitudes parmi les prédateurs et les proies communes aux différents compartiments trophiques. Une valeur proche de 0 suggère que les compartiments ne partagent pas les mêmes ressources trophiques et ne sont pas soumis à une prédation par les mêmes compartiments. Dans le modèle développé pour la Grande Vasière, quatre couples de compartiments présentent un indice de chevauchement trophique supérieur à 0,75 pour leurs proies et leurs prédateurs :

- nécrophages et déposivores sélectifs,
- nécrophages et suspensivores benthiques,
- déposivores sélectifs et suspensivores benthiques,
- poissons benthiques benthivores et invertébrés carnivores II.

3.3 3 Discussion

Après avoir évoqué les précautions à considérer lors de l'analyse du modèle (limites de la conceptualisation et des données disponibles), les principaux apports en terme de fonctionnement trophique du système seront discutés (bilan annuel de carbone et paramètres généraux, relations trophiques et incidence de la pêche). Enfin, les perpectives permettront de mettre en relief les développements possibles du modèle, afin d'en améliorer les paramétrisations et la représentativité.

3.3 3 1 Validité du modèle

Par définition, le modèle mathématique est une schématisation simplifiée de l'écosystème décrit. L'interprétation des résultats doit donc tenir compte des limitations induites par les simplifications réalisées.

Limites de la conceptualisation

L'objectif de la conceptualisation est de schématiser sans dénaturer. La définition des variables d'état impose déjà une première simplification souvent dictée par ce que l'on pense savoir de l'écosystème et par la disponibilité des données. Ainsi, les écosystèmes comportent des interactions complexes entre espèces et pour appréhender le fonctionnement trophique de la Grande Vasière, les variables d'état sont issues de regroupements d'espèces basés sur les régimes alimentaires. Dans un souci de simplification, certains groupes entrant potentiellement dans la composition des régimes alimentaires n'ont pas été inclus dans le modèle comme le zooplancton, proie de certaines espèces du compartiment des poissons benthivores et suprabenthivores (Sorbe, 1980) ou les céphalopodes, proies de poissons démersaux (Velasco *et al.*, 1998). De même, les super-prédateurs du système (mammifères marins et grands requins) n'ont pas été pris en compte par le modèle.

D'autre part, le modèle développé au cours de cette étude décrit le fonctionnement trophique d'un point géographique moyen de l'écosystème benthique et démersal de la partie centrale de la Grande Vasière pour une année moyenne sur la période 2000-2002 (date d'origine des données utilisées). Ainsi, les variabilités spatiales et saisonnières des variables d'état et des paramètres physiologiques au sein de la zone modélisée ne sont pas prises en compte.

Limites des données et des paramètres en entrée du modèle

Une fois la structure du modèle ECOPATH établie, l'étape suivante consiste à définir les données en entrée nécessaires pour équilibrer le modèle. A ce stade, les difficultés rencontrées concernent les biomasses et les régimes alimentaires.

- Biomasse

La conservation de la masse, pour chacun des compartiments et pour l'ensemble du système, est une condition indispensable pour le fonctionnement du modèle. Dans le cas de la Grande Vasière, les données en entrée ne permettaient pas au modèle d'être à l'équilibre des masses, les EE de cinq compartiments étant supérieures à 1. Cela signifie que la production estimée (P/B x B) dans un compartiment proie était insuffisante pour soutenir la consommation de ses prédateurs. Il n'est pas rare d'obtenir ce genre de déséquilibre lors de cette première étape d'ajustement des modèles de type

ECOPATH (Christensen *et al*., 2000). Pour pallier à cette difficulté, nous avons choisi d'ajuster le modèle en imposant une EE de 0,95 aux compartiments dont la EE était supérieure à 1 (invertébrés suspensivores benthiques et suprabenthiques, déposivores de surface et de sub-surface et carnivores I) en ne leur fixant pas de biomasse.

D'autre part, l'acquisition des données de biomasse pour les compartiments a été réalisée par différents types d'engin et ceci à différentes périodes de l'année. Les poissons ont été échantillonnés à l'aide du chalut à panneaux GOV lors des campagnes automnales *EVHOE* (automne 2000), ainsi qu'aux chaluts à perche de 6 m et de 2 m lors de la campagne automnale *TROPHAL II* (septembre 2002). Ainsi, le croisement des données de ces trois engins permet d'avoir une vision relativement réaliste du peuplement de poissons benthiques et démersaux. Cependant, pour cette étude, il n'a pas été tenu compte de l'efficacité de capture des arts traînants. En effet, la capacité d'échappement des poissons liée à la fois à leur mobilité et à l'efficacité intrinsèque du chalut (taille des mailles, vitesse de traîne, pénétration dans le sédiment) et au type de sédiment et aux conditions hydrodynamiques ne permettent pas un échantillonnage absolu de l'ichtyofaune (Lindeboom et de Groot, 1998).

De la même manière, les données de biomasse d'invertébrés benthiques utilisées pour cette approche de modélisation ont été acquises lors de la campagne *INTRIGAS II* (mai 2001) à l'aide d'engins présentant également des efficacités variables. Les échantillonneurs utilisés pour la collecte des invertébrés présentent aussi des carences. Le traîneau suprabenthique (MACER GIROQ) ne prélève que dans les 2 premiers mètres au-dessus du fond et une partie du suprabenthos présente des capacités natatoires non négligeables (péracarides) pouvant lui permettre d'échapper à la capture. Enfin, ces petits organismes du suprabenthos sont capables de migrations nycthémérales (Brunel *et al.*, 1978) rendant leur collecte d'autant plus difficile. D'autre part, les invertébrés benthiques et notamment les crustacés échantillonnés à la benne (macrofaune) ou au chalut à perche de 2 m avec des mailles de 4 et 20 mm (mégafaune) présentent en milieu meuble, comme la Grande Vasière, des capacités d'enfouissement les rendant difficilement accessibles aux échantillonneurs (terriers de *Callianassa subterranea*, *Nephrops norvegicus*, *Alpheus glaber*, *Jaxea nocturna*, *Upogebia deltaura*).

Dans les écosystèmes côtiers peu profonds, les biomasses benthiques sont généralement maximales à la fin de l'automne (Maurer *et al.*, 1979 ; Josefson et Conley, 1997). Or sur la Grande Vasière, la biomasse globale de la macrofaune benthique ne semble pas montrer de différence entre le printemps et l'automne. Néanmoins, des évolutions importantes de la structure trophique ont été observées avec notamment des fluctuations de contribution des groupes de consommateurs primaires. De plus, une variabilité saisonnière des grands prédateurs (mégafaune épigée et poissons) a été mise en évidence. Ainsi, les contraintes liées à notre échantillonnage (saisonnalité, échantillonneurs, capacités des organismes à « éviter » la collecte), permettent de supposer une biomasse moyenne réelle supérieure à celle échantillonnée pour certains compartiments notamment ceux des invertébrés benthiques. C'est pourquoi, le forçage par les EE engendrant une augmentation de la biomasse des compartiments d'invertébrés benthiques nous est apparu comme la meilleure solution, pour équilibrer le modèle.

- Régimes alimentaires, productivités, taux de consommation

Les régimes alimentaires, productivités et taux de consommation sont issus de mesures à un instant t (contenus stomacaux), de mesures isotopiques plus intégratives, de la littérature et de calculs. Mais les régimes alimentaires de carnivores sont probablement plus flexibles et opportunistes que la représentation figée de la chaîne alimentaire. Ces paramètres contraignent fortement le modèle d'autant plus qu'ils évoluent au cours de l'année. De telles difficultés avec les données de P/B et de C/B ont été soulignées lors de précédentes études (Bundy *et al.*, 2000). Une meilleure connaissance de ces paramètres aboutirait à une augmentation de la qualité des modèles. Néanmoins, les variabilités des P/B et C/B sont moins importantes que celles des biomasses.

Validité du modèle : comparaison des niveaux trophiques

Les niveaux trophiques des compartiments calculés, par le modèle ECOPATH, ont été comparés à ceux obtenus par une analyse isotopique stable sur les espèces appartenant à chaque compartiment trophique (tableau 3.3 11). Les résultats du modèle sont en accord avec ceux obtenus par isotopie stable pour les compartiments de suspensivores, invertébrés carnivores I et II, poissons benthiques benthivores, poissons démersaux benthivores et suprabenthivores. Par contre, pour les deux compartiments de déposivores et celui des nécrophages, les niveaux trophiques apparaissent sous-évalués dans le modèle. Ceci est dû à l'attribution du niveau trophique 1 au compartiment détritique, alors que celui-ci est composé à la fois de la sédimentation non consommée (phytoplancton plus ou moins dégradé, pelotes fécales,…), des faeces benthiques et d'individus des différents groupes trophiques qui subissent la mortalité naturelle (vieillesse, maladie). Or, les déposivores et les nécrophages se nourrissent spécifiquement sur une partie seulement du compartiment détritique. Le modèle révèle également un niveau trophique supérieur pour les compartiments de poissons piscivores (adultes de merlus) et de poissons benthivores et piscivores ; ceci est probablement la conséquence de l'analyse en isotopie stable d'individus de taille relativement petite par rapport à ceux évoluant sur la zone d'étude et pris en compte par le modèle.

La comparaison des ratios isotopiques d'une même espèce au printemps et à l'automne révèle également des variabilités saisonnières. Ainsi au cours de l'année, les organismes montrent un signal isotopique variable en fonction de la signature isotopique de la nourriture disponible et de l'âge des individus dont dépend le « turn-over » cellulaire contrôlant le temps d'intégration de la signature isotopique.

Tableau 3.3 11 : Estimation des niveaux trophiques par le modèle ECOPATH Grande Vasière (en gras) et par isotopie stable. [1] : Le Loc'h et Hily, soumis, [2] : Le Loc'h et Hily, en prep.

	Niveau trophique estimé par le modèle ECOPATH Grande Vasière	Espèces	Niveau trophique estimé par isotopie stable (automne)[1]	Espèces	Niveau trophique estimé par isotopie stable (printemps)[2]
4-Suspensivores suprabenthiques	**2,0**		-	-	2,0
5-Suspensivores benthiques	**2,0**	*Callianassa subterranea*	2,0	*Venus ovata* *Aponuphis fauveli* *Callianassa subterranea*	1,6 2,1 2,2
6-Déposivores de surface	**2,0**	*Alpheus glaber* *Nucula sulcata*	2,7 2,5	*Alpheus glaber* *Ampharete grubei* *Nucula sulcata*	2,4 2,4 2,3
7-Déposivores de sub-surface	**2,4**	*Notomastus latericeus*	3,0	*Notomastus latericeus*	3,0
8-Nécrophages	**2,0**		-	*Natatolana borealis*	3,0
9-Invertébrés carnivores I	**3,0**	*Nephrops norvegicus* *Munida rugosa* *Nephtys caeca*	3,0	*Nephrops norvegicus* *Munida rugosa* *Nephtys caeca*	2,7 2,5 2,8
10-Invertébrés carnivores II	**3,4**	*Goneplax rhomboides* *Liocarcinus depurator* *Glycera rouxii*	3,3 3,4 3,6	*Goneplax rhomboides* *Liocarcinus depurator* *Glycera rouxii*	2,9 3,2 3,7
11-Poissons benthiques benthivores	**3,3**	*Callyonimus lyra*	3,5	*Arnoglossus laterna* *Microchirus variegatus* *Solea vulgaris*	3,2 3,6 4,1
12-Poissons démersaux benthivores et suprabenthivores	**3,4**	*Merluccius merluccius* (8-15 cm) *Micromesistius poutassou*	3,2 3,4	*Merluccius merluccius* (4-10 cm) *Enchelyopsus cimbrius* *Lesueuriogobius friseii*	2,7 3,3 3,4
13-Poissons benthivores et piscivores	**4,0**	*Trisopterus minutus*	3,7	*Lepidorhombus whiffiagonis* *Lophius piscatorius* *Scyliorhinus canalicula*	3,5 3,7 3,6
14-Poissons piscivores	**4,2**	*Merluccius merluccius* (19-36 cm) *Merluccius merluccius* (39-47 cm)	3,7 4,0	*Merluccius merluccius* (19-36 cm)	3,3

3.3 3 2 Fonctionnement du système

L'approche de fonctionnement trophique écosystémique développée par le logiciel ECOPATH permet avant tout la quantification des ordres de grandeur des productions et des flux trophiques au sein de l'écosystème modélisé et leur comparaison avec d'autres modèles d'écosystème.

Bilan annuel et paramètres généraux du réseau trophique de la Grande Vasière

Le modèle développé avec ECOPATH permet de synthétiser les caractéristiques générales de l'écosystème bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière. L'ensemble des flux modélisés est résumé sur la figure 3.3 4 (flux trophiques, respiratoires, détritiques et pêche). La biomasse totale de la faune du système est de 845 mg $C.m^{-2}$ dominée par les invertébrés benthiques de la macrofaune et de la mégafaune (0,62 g $C.m^{-2}$ soit 73 %), les poissons ne représentant que 15 % de la biomasse du système. Ces valeurs de biomasse d'invertébrés benthiques sont très faibles par rapport à celles rencontrées en milieu côtier proche de la Grande Vasière par Hily (1976) dans les Perthuis (4,4 à 9,2 g $C.m^{-2}$), Le Bris (1988) en Baie de Vilaine (0,4 à 6 g $C.m^{-2}$) et en rade de Lorient (8 g $C.m^{-2}$), Jean (1994) pour la rade de Brest (9,29 g $C.m^{-2}$), Wattimena et Thouzeau (1995) pour le Trezen Vraz (2,3 g $C.m^{-2}$) ou Chardy et Dauvin (1992) pour la Baie de Morlaix (3,28 g $C.m^{-2}$). Par contre, elles sont assez proches des biomasses de macrofaune benthique en Mer du Nord avec une moyenne de 1,28 g $C.m^{-2}$ et des valeurs de 0,40 g $C.m^{-2}$ pour la partie correspondant au circalittoral du

large (Rachor, 1982). Duineveld *et al.* (1991) estimaient ces mêmes biomasses à 2,12 g $C.m^{-2}$ pour l'ensemble de la Mer du Nord en 1986.

La production annuelle du système bentho-démersal de la Grande Vasière est dominée par le compartiment de la méiofaune (47 % de la production de la faune), les invertébrés de la macro- et mégafaune benthiques représentant 1,07 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (51 %) et les poissons seulement 0,05 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (2 %). Rachor (1982) estimait la production des invertébrés benthiques en Mer du Nord à 2,4 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ et à seulement 0,28 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ pour le circalittoral du large soit près de 4 fois moins que sur la partie centrale de la Grande Vasière.

Les flux annuels de carbone engendrés par la respiration de la faune sont de 6,58 g $C.m^{-2}.an^{-1}$, dont 50 % engendré par la macro- et mégafaune benthiques et 46 % par la méiofaune. Ces valeurs sont une nouvelle fois bien inférieures à celles rencontrées en écosystèmes côtiers comme la rade de Brest (77 g $C.m^{-2}.an^{-1}$; Jean, 1994) ou la Baie de Morlaix (61 g $C.m^{-2}.an^{-1}$; Chardy et Dauvin, 1992) et même à celles mesurées en Mer du Nord sur le Fladen Ground (50 à 70 g $C.m^{-2}.an^{-1}$; de Wilde *et al*., 1986) ou sur l'Oyster Ground (23 g $C.m^{-2}.an^{-1}$; de Wilde *et al*., 1984).

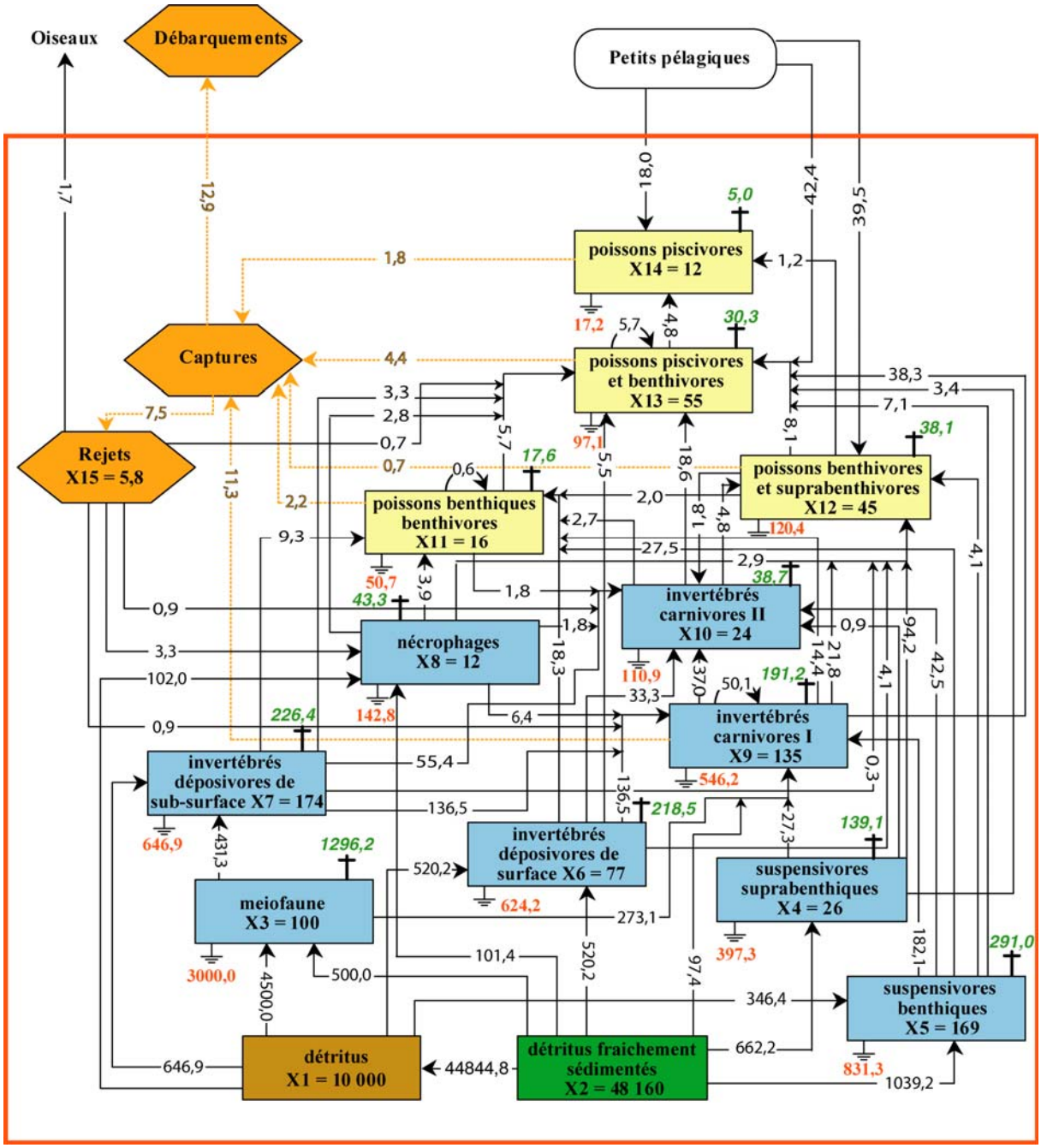


Figure 3.3 4 : Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique benthique de la partie centrale de la Grande Vasière : résultats du modèle ECOPATH. Les biomasses sont représentées dans les compartiments (mg C.m^{-2}), les flux (mg C.m^{-2}.an^{-1}) trophiques sont en noir, détritiques en vert, respiratoires en rouge et ceux liés à la pêche en orange.

Production phytoplanctonique et transferts vers le benthos

Loyer (2001) estime la production phytoplanctonique moyenne (modélisée sur 9 années de 1990 à 1998) sur notre zone d'étude entre 60 et 90 g C.m^{-2}.an^{-1} (10 à 15 g N.m^{-2}.an^{-1}). Ces productions sont caractéristiques des eaux océaniques oligotrophiques avec des valeurs comprises entre 4 et 15 g N.m^{-2}.an^{-1} (Gong *et al.*, 1999 ; Maranon *et al.*, 2000). En comparaison, la production phytoplanctonique est de 120 à 150 g C.m^{-2}.an^{-1} à la côte et elle atteint 270 à 300 g C.m^{-2}.an^{-1} à l'embouchure de la Loire (Loyer, 2001). Pour la Mer du Nord, cette même production primaire est

comprise entre 150 et 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ d'après des estimations récentes (Reid *et al.*, 1990 ; Joint et Pomeroy, 1993 ; Greenstreet *et al.*, 1997).

La sédimentation représente 48 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ soit de 53 à 80 % de la production phytoplanctonique. La demande annuelle des suspensivores, des déposivores et de la méiofaune est de 8,7 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (soit 18 % des apports annuels par sédimentation) ; elle est satisfaite par consommation directe de la sédimentation fraîche (2,7 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ soit 5,6 %) et indirectement par le biais des détritus (6,0 g $C.m^{-2}.an^{-1}$). La faible EE de la sédimentation (0,06) révèle ce faible impact direct de la prédation par les consommateurs primaires, la fraction non consommée rejoignant le compartiment détritique. De même, la EE du compartiment des détritus est faible (0,13), ce qui traduit également une faible consommation. Cela reflète une accumulation de détritus dans le compartiment, un enfouissement dans le sédiment ou encore l'exportation d'une quantité significative de détritus. La quantité des apports trophiques issus de la sédimentation de la matière particulaire d'origine pélagique ne semble donc pas être limitante pour le système benthique. Cela a également été observé par Sanchez *et al*. (2002) en Mer Cantabrique (écosystème pélago-benthique) où la pression de prédation sur le phytoplancton est faible (EE = 0,2) et une partie importante de celui-ci transite donc par le compartiment détritique. Ces auteurs relient cette faible consommation du phytoplancton à la saisonnalité des blooms phytoplanctoniques qui se produisent lors des périodes de transition entre les périodes hivernale (eaux mélangées) et estivale (stratification). Ils attribuent à la saisonnalité un effet significatif sur la dynamique de l'écosystème. La réactivité de la matière organique sédimentée peut également être évoquée pour expliquer partiellement cette faible consommation. En effet, sa qualité nutritive peut ne pas permettre une assimilation totale par le réseau trophique benthique modélisé dans cette étude, la fraction labile variant suivant l'état de dégradation de la matière organique. Conjugué à la dégradation bactérienne, cet aspect pourrait expliquer partiellement l'excès d'apports trophiques par rapport aux besoins de la macro- et mégafaune benthique.

Les résultats du modèle démontrent l'existence sur la Grande Vasière d'un large flux de matériel organique du pelagos vers le benthos en comparaison aux biomasses et consommations bentho-demersales. Ce découplage entre les apports par la sédimentation et la consommation a déjà été démontré par Pace *et al.* (1984) dans leur analyse de simulations des écosystèmes des plateaux continentaux et par Chardy *et al.* (1993) en Baie de Saint-Brieuc. Ce modèle à l'équilibre des biomasses à l'échelle annuelle ne peut tenir compte de la variabilité saisonnière des apports par sédimentation. En effet, le plateau continental Nord Gascogne reçoit des apports par sédimentation qui sont maximaux à la fin de l'hiver et au printemps (avec un maximum en avril en fonction des conditions météorologiques et hydrodynamiques forcées par les débits des rivières), alors qu'ils sont très faibles lorsque la stratification est établie au cours de l'été et jusqu'à la fin de l'hiver (Loyer, 2001 ; figure 3.3 5). Les invertébrés benthiques subissent donc cette discontinuité annuelle dans les apports trophiques. Or du printemps à l'automne, la biomasse de la macrofaune benthique, composée essentiellement de consommateurs primaires, ne montre pas de tendance évolutive (présente étude, sous-chapitre 2.4). Cette stabilité est probablement liée à la stabilité de l'environnement dans l'étage circalittoral du large de la Grande Vasière avec notamment une faible variation des températures à l'échelle annuelle. Cette stabilité thermique annuelle relative n'engendre donc pas de modification métabolique, comme généralement observée dans les écosystèmes côtiers soumis à l'alternance saisonnière des températures. Les faibles apports trophiques par la sédimentation d'août à

mars pourraient contraindre les biomasses de la macrofaune benthique. Or, l'importance de la saisonnalité de la production phytoplanctonique a déjà été montrée pour les invertébrés benthiques (Christensen et Kanneworff, 1985 ; Josefson et Conley, 1997 ; Le Pape *et al.*, 1999) et pour les niveaux trophiques supérieurs (Cushing, 1975). Ainsi, sur la Grande Vasière, la forte saisonnalité des apports par sédimentation pourrait être un facteur contrôlant la biomasse des consommateurs primaires.

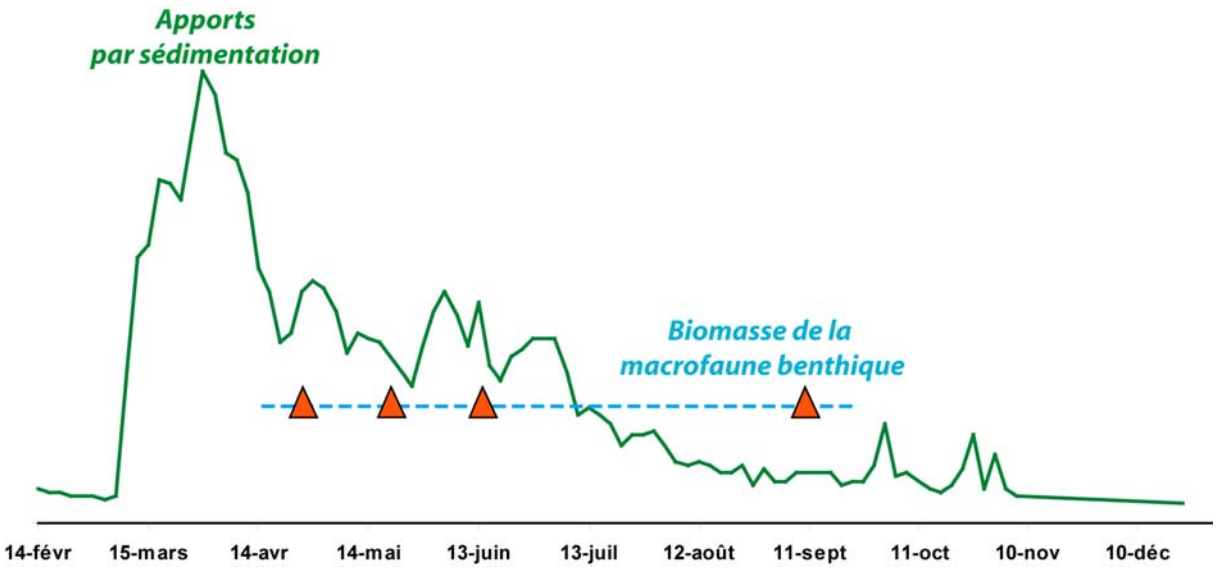


Figure 3.3 5 : Illustration de la variabilité des apports trophiques annuels par sédimentation sur la Grande Vasière (Loyer comm. pers.) et de la stabilité de la biomasse de la macrofaune benthique (d'avril à septembre ; présente étude). Les triangles rouges représentent les mesures de biomasse, la courbe en pointillé bleu l'interpolation de ces biomasses.

Une hypothèse complémentaire à la limitation par la nourriture est la forte prédation exercée sur les consommateurs primaires de la macrofaune. Le modèle à l'équilibre indique en effet une forte prédation des invertébrés benthiques de la macro- et de la mégafaune (tableau 3.3 12). Même en admettant que les biomasses benthiques soient sous-estimées par l'échantillonnage, elles sont ré-haussées partiellement pour obtenir l'équilibre du modèle lors de la paramétrisation. La prédation sur les consommateurs primaires est due essentiellement aux invertébrés carnivores (73 %), les poissons exercent une prédation de 22 % sur les consommateurs primaires et de 42 à 70 % sur les invertébrés carnivores. Cette hypothèse de régulation de la biomasse des consommateurs primaires par les invertébrés carnivores, essentiellement ceux de l'épifaune, semble être confirmée.

Tableau 3.3 12 : Taux de consommation (%) des compartiments prédateurs sur les compartiments proies de la macro- et de la mégafaune benthique.

Proies	Prédateurs				Total
	Invertébrés carnivores I et nécrophages	Invertébrés carnivores II	Poissons	Pêche	
Invertébrés consommateurs primaires de la macrofaune	57	16	22	0	95
Invertébrés carnivores I et nécrophages	28	19	42	5	94
Invertébrés carnivores II	-	25	70	-	95
Invertébrés de la macro- et de la mégafaune	50	17	27	1	95

La prédation des poissons peut grandement influencer les communautés benthiques (Frid et Hall, 1999). En Mer du Nord, l'intensité de prédation des poissons sur le benthos est estimée de 20 à 45 % (Frid et Hall, 1999). La valeur moyenne calculée par le modèle de 27 % pour l'ensemble des invertébrés de la macro- et de la mégafaune de la Grande Vasière, est dans la gamme de celles rencontrées en Mer du Nord. Greenstreet *et al.* (1997) également en Mer du Nord estiment la prédation des poissons sur la macrofaune benthique à 39 %. Dans cette région marine, en dépit de la prédation relativement forte exercée par les poissons, le premier facteur de structuration des communautés benthiques semble être leur dynamique interne (Christensen, 1995). Ce même constat semble pouvoir être fait dans la situation modélisée dans cette étude. La forte prédation exercée sur les invertébrés benthiques suggère que cette ressource trophique pourrait être limitante et donc que les prédateurs benthiques et aussi les démersaux seraient en compétition trophique.

Relations trophiques

L'efficacité moyenne du transfert trophique pour la Grande Vasière (11,8 %) est proche de la valeur couramment supposée de 10 % dans les écosystèmes aquatiques (Pauly et Christensen, 1995). Les flux énergétiques les plus élevés sont rencontrés dans les compartiments des consommateurs primaires et particulièrement dans celui de la méiofaune, l'un des groupes fonctionnels les plus importants du système. Ce compartiment présente les plus fortes consommation, production, respiration, assimilation ainsi que les plus importants flux détritiques des compartiments de faune. La gamme des niveaux trophiques pour l'écosystème bentho-démersal de la Grande Vasière s'étend de 1 pour les compartiments détritus et sédimentation à 4,2 pour le compartiment des poissons piscivores. Ces valeurs sont en adéquation avec celles mesurées par isotopie stable sur la Grande Vasière et avec celles d'autres écosystèmes benthiques de plateaux continentaux (Davenport et Bax, 2002 ; Hobson *et al.*, 2002), ainsi qu'avec celles rencontrées dans des modélisations d'écosystèmes benthiques de plateaux continentaux (Golfe du Mexique, Manickchand-Heileman *et al.*, 1998). Sur la Grande Vasière, la forte dominance de la consommation de la méiofaune, des invertébrés carnivores I et des poissons piscivores et benthivores par rapport aux autres compartiments révèle leur importance dans le réseau trophique benthique.

Tous les consommateurs secondaires (niveau trophique supérieur à 2) se nourrissent sur plusieurs niveaux trophiques comme indiqué par l'indice d'omnivorie qui reflète la distribution des interactions trophiques. Cet indice est compris entre 0,26 (poissons benthivores et suprabenthivores qui se nourrissent sur des niveaux trophiques de 2 à 3,4) et 0,16 (poissons piscivores qui ne consomment que des hauts niveaux trophiques supérieur à 3). L'indice d'omnivorie du système de 0,13 est quant à lui, essentiellement dû à la forte contribution des détritus dans son calcul ; il serait de 0,22 sans ceux-ci. Cet indice a été proposé par Pauly *et al*. (1993) comme une alternative à l'indice de connectance qui est largement fonction du nombre de compartiments définis dans le modèle. Cet indice d'omnivorie est proche de ceux rencontrés pour des écosystèmes de plateaux continentaux (0,16 pour Manickchand-Heileman *et al*., 1998). Seuls quatre couples de compartiments montrent un chevauchement de leurs niches trophiques. Mais, ils ne peuvent cependant pas être fusionnés car ils présentent de grandes différences du point de vue faunistique (poissons ou invertébrés), spatial (benthique ou pélagique) et comportemental.

L'estimation des EE pour les compartiments d'ichtyofaune varie de 0,80 à 0,93, valeurs généralement rencontrées chez les poissons (Ricker, 1969). Les valeurs élevées chez ces compartiments de hauts niveaux trophiques suggèrent que les relations trophiques sont étroites et que la plupart de la production secondaire du système est consommée par les prédateurs et/ou pêchée. La EE plus faible de la méiofaune est en adéquation avec les observations de Mac Intyre (1969), qui indique que les prédateurs ne se nourrissent pas efficacement sur ce compartiment.

Pêche

La pêche modélisée dans cette étude agit par capture des espèces et rejet des individus non commercialisés, qui alimentent alors le réseau trophique. Dans ce contexte, elle n'est pas une grande source de mortalité à l'échelle de l'ensemble du système, les biomasses capturées ne représentant que 2,4 % de la faune. Par contre, l'impact de l'exploitation est important pour certains compartiments de poissons et notamment celui des poissons piscivores (88 % de la mortalité de ce compartiment sont engendrés par la pêche).

Les débarquements représentent 63 % des captures soit une biomasse de 12,8 mg $C.m^{-2}$ ce qui équivaut à 1,7 % de la biomasse totale de la faune. La biomasse de poissons capturés correspond à 19 % de la production annuelle des poissons, les débarquements de poissons représentant 15 % de cette production annuelle. En considérant l'ensemble des captures (poissons et invertébrés) 9 % de la production annuelle des poissons et des invertébrés carnivores I sont capturés et 6 % sont débarqués.

Les captures correspondent à une biomasse en équivalent niveau trophique 1 de 5,3 g $C.m^{-2}.an^{-1}$. Cela signifie que compte tenu des efficacités de transferts trophiques entre les différents niveaux trophiques (ici 11,8 %), la production de la biomasse débarquée a nécessité la consommation par les différents maillons du réseau trophique de 5,3 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ ramenée au niveau trophique 1 ce qui correspond à 11 % de la sédimentation de la matière particulaire. Les modèles, incluant à la fois les écosystèmes benthiques et pélagiques, estiment généralement que la production primaire requise pour soutenir leurs pêcheries doit être comprise entre 24 et 35 % de la production primaire totale (Pauly et Christensen, 1995). Elle est de 29 % en Mer du Nord (Christensen, 1995) et de 36 % en Mer Cantabrique (Sanchez *et al*., 2002). A l'échelle mondiale, Pauly et Christensen (1995) ont estimé la production primaire requise pour soutenir les pêcheries mondiales à 8 % de la production primaire globale. Les 11 % calculés dans cette étude ne prenant en compte que l'écosystème bentho-démersal, il faudrait y ajouter l'impact de la pêcherie pélagique pour connaître la part de la production primaire requise pour soutenir les pêcheries du Golfe de Gascogne.

Il est également remarquable que l'augmentation simulée des rejets de pêche n'engendre aucune modification des autres compartiments du système. Les seuls rejets de pêche de poissons entrant dans le système bentho-démersal représentent 0,04 % de la consommation annuelle totale des prédateurs benthiques et démersaux. Cette valeur est beaucoup plus faible que celles calculées par Fonds et Groenewold (2000) pour le Sud de la Mer du Nord qui estiment entre 0,5 et 1,3 % la part des rejets de poissons (dûe au chalut à perche) dans la consommation des prédateurs. Ces auteurs évaluent également que la part du benthos endommagé par le passage du chalut correspond à 6 % de la consommation des prédateurs. En prenant en compte les rejets d'invertébrés benthiques, les rejets de pêche représentent 0,4 % de la consommation annuelle totale des prédateurs sur la Grande Vasière. Dans ce modèle il n'a pas été tenu compte des conséquences d'un impact de la pêche, autre que par

captures et rejets, sur le benthos. Or, il apparaît que cette « mise à disposition trophique » par destruction et perturbation de la faune benthique peut être de 4 à 10 fois supérieure à celle des seuls rejets dans une pêcherie chalutière (Fonds et Groenewold, 2000). La prédation estimée des oiseaux de mer sur les rejets de pêche apparaît importante, et notamment les poissons ronds. Ainsi, 23 % des rejets totaux (1,7 mg $C.m^{-2}.an^{-1}$) sont consommés par les oiseaux de mer.

Le niveau trophique des débarquements est supérieur à celui des rejets, ce qui implique que ce sont les espèces de plus hauts niveaux trophiques qui sont débarquées et commercialisées. En effet, les taux de rejet les plus élevés correspondent aux compartiments de bas niveaux trophiques (invertébrés carnivores I et poissons démersaux benthivores et suprabenthivores, taux de rejet de 50 à 75 %), alors que les compartiments de hauts niveaux trophiques (poissons piscivores) ne sont pas rejetés. Cette observation est une caractéristique classique des écosystèmes démersaux exploités par la pêche. Mais l'écart de niveau trophique entre les débarquements et les rejets de pêche tend à s'amenuiser. Cette tendance est illustrée par l'observation de la diminution des niveaux trophiques des débarquements (« Fishing down marine food web », Pauly *et al.*, 1998). Les débarquements concernent de plus en plus d'espèces zooplanctivores au détriment des piscivores devenus moins abondants (Caddy et Garibaldi, 2000).

En terme de pêcherie benthique et démersale, les résultats en sortie du modèle ECOPATH Grande Vasière indiquent que dans la situation actuelle, la production halieutique totale ne semble plus pouvoir être augmentée de manière notable. Au contraire, une augmentation de l'effort de pêche se traduirait par une diminution des débarquements des principales espèces exploitées. Ce résultat est en accord avec les modèles utilisés pour l'évaluation des stocks de poissons pour le Golfe de Gascogne. En effet, les stocks des principales espèces benthiques et démersales d'intérêt halieutique du Golfe de Gascogne pour l'année 2002 sont considérés en état de mésexploitation[1] (lotte, sole, merlu) de surexploitation[2] (sole, merlu) et/ou de surpêche[3] (lotte, sole, merlu).

Ce modèle équilibré à l'état stable ne permet pas de modéliser les conséquences d'une modification importante sur le fonctionnement des caractéristiques du modèle (exemple : arrêt de la pêche). En effet, la modification d'un des compartiments engendre souvent par le biais des interactions trophiques une situation de non équilibre et donc un dysfonctionnement du programme. De plus, cette modification peut avoir des conséquences sur les paramètres en entrée, notamment la matrice des régimes alimentaires qui est fonction de la disponibilité des proies potentielles. Ce type de modèle, contraint par son architecture fixée, ne peut pas décrire le devenir d'un écosystème en cas de changement structural.

[1] la mésexploitation signifie qu'il est possible de tirer un meilleur parti du stock en l'exploitant moins ou mieux.
[2] la surexploitation d'un stock se produit lorsque la diminution du stock parental atteint un niveau correspondant au seuil retenu pour respecter une approche de précaution en dessous duquel la probabilité d'assurer un recrutement permettant le renouvellement de la population est faible.
[3] la surpêche est atteinte lorsque le taux de prélèvement (mortalité par pêche) dépasse le seuil retenu pour respecter une approche de précaution, c'est-à-dire une mortalité au-dessus de laquelle la biomasse des géniteurs a de fortes chances de tomber en dessous du seuil de précaution (Biseau *et al.*, 1999).

3.3 4 Conclusions-Perspectives

Ce travail a permis de construire un modèle trophique préliminaire permettant de quantifier les flux d'énergie au sein de l'écosystème bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière et de décrire son fonctionnement trophique en soulignant l'impact de la pêche. Les principales avancées de cette étude sont que :

- La majeure partie des apports trophiques d'origine pélagique sédimentant annuellement sur la Grande Vasière n'est pas consommée par les invertébrés benthiques (meio-, macro- et mégafaune).
- La Grande Vasière est un écosystème peu productif par rapport à des écosystèmes côtiers mais apparaît proche d'autres écosystèmes de plateaux continentaux.
- La pêche semble exploiter la ressource halieutique à son maximum de disponibilité actuelle. Une augmentation de l'effort de pêche engendrerait une diminution des débarquements.
- L'incidence des rejets de pêche sur le fonctionnement trophique global de l'écosystème est faible.
- Deux hypothèses pourraient expliquer la régulation des biomasses des consommateurs primaires benthiques de la Grande Vasière : la saisonnalité et la qualité nutritive des apports trophiques d'origine pélagique et la forte prédation exercée par les invertébrés carnivores et dans une moindre mesure par les poissons.

La force de la modélisation ECOPATH est d'identifier les manques de connaissance du fonctionnement trophique et de permettre les comparaisons avec d'autres écosystèmes. Les développements analytiques réalisés lors de cette étude mériteraient d'être poursuivis voire améliorés à différents niveaux :

- L'écosystème bentho-démersal de la Grande Vasière présente des variations saisonnières et annuelles de nombreuses variables forçantes (apports de sédimentation en liaison avec les conditions météorologiques et les débits des rivières, migrations de certaines espèces de poissons, recrutements des invertébrés et des poissons, pêche et rejets associés). Ce modèle à l'état stable n'est valable que pour la période considérée, c'est-à-dire les années 2000-2002. Il semble nécessaire d'appliquer ce modèle à d'autres situations temporelles, notamment sur des périodes antérieures, pour appréhender les modifications de l'écosystème actuel et ses possibles dérives futures sous la triple influence du changement climatique global, des modifications de la production primaire et des activités de pêche. Une analyse de la dynamique des variables forçantes permettra de déterminer les effets de ces variations sur la dynamique de l'écosystème.

- Les seuls impacts de la pêche, modélisés dans cette étude, sont le retrait d'espèces par capture et la mise à disposition des rejets de pêche. Or, d'autres impacts sont susceptibles d'être modélisés (revus dans Robinson et Frid, 2003). Ainsi, les dommages directs, engendrés sur la faune par le passage des engins traînants, n'ont pas été considérés dans ce modèle. Or, ces dégâts engendrent

des modifications non négligeables dans les interactions trophiques (mortalités, prédation facilitée). Une incorporation de cette action des engins de pêche paraît souhaitable dans l'avenir.

- L'exclusion de la boucle microbienne dans ce modèle préliminaire pourrait avoir masqué quelques-unes des caractéristiques du système, en particulier pour la consommation de la sédimentation, le recyclage et les indices relatifs au fonctionnement du système dans son intégralité (indices de connectance et d'omnivorie). L'importance de la boucle microbienne dans les écosystèmes marins est reconnue (Simon *et al.*, 2002). Du point de vue de l'importance des flux énergétiques, la chaîne trophique « détritus → bactéries → méiofaune » pourrait être la principale voie de transfert énergétique au sein de l'écosystème benthique comme dans certaines zones côtières (Chardy et Dauvin, 1992 ; Jean, 1994) ou sur les plateaux continentaux (Pace *et al*., 1984). Une partie du devenir de la matière organique sédimentée sur la Grande Vasière pourrait ainsi être expliquée.

- Le couplage d'un modèle trophique benthique dynamique avec un modèle trophique pélagique semble être une évolution future cruciale dans la compréhension du fonctionnement trophique de cet écosystème (rôles des petits pélagiques, des apports par sédimentation, mais aussi migrations nycthémérales du suprabenthos, du zooplancton, des crevettes péracarides et des poissons).

- La spatialisation par un développement de ce modèle à l'ensemble de la surface de la Grande Vasière doit être envisagée. En effet, cette étude préliminaire n'a pris en compte que la partie centrale de la zone, notamment du fait de l'important effort d'échantillonnage de la faune benthique qui y a été réalisé. Si la communauté benthique des sables fins envasés, correspondant à la partie centrale de la Grande Vasière, a été caractérisée, la Grande Vasière et plus largement le plateau continental Nord Gascogne est composé d'une mosaïque sédimentaire, allant des vases pures aux graviers, avec leurs cortèges de peuplements benthiques associés.

En dépit de ces imperfections, ce modèle de réseau trophique fournit un bon aperçu de la structure et du fonctionnement trophique de la partie centrale de la Grande Vasière.

Chapitre 4

Synthèse
et discussion générale

Basé sur le constat que les écosystèmes du plateau continental du Golfe de Gascogne étaient encore mal connus et soumis à des pressions anthropiques fortes (pêche, apports de sels nutritifs, de contaminants métalliques et organiques par les rivières, etc ; Herbland, 2002), le chantier Golfe de Gascogne du PNEC s'est orienté vers une approche écosystémique. L'identification et la compréhension du fonctionnement des écosystèmes pélagiques et benthiques (quantification, variabilité) et l'estimation des conséquences des différents forçages (naturels et anthropiques) sur la structuration des communautés et sur la ressource halieutique en sont ses principaux axes de recherche. L'intérêt majeur d'un tel chantier sur une zone géographique définie est l'approche pluridisciplinaire intégrative des processus de la colonne d'eau, du sédiment et des interactions entre organismes.

Les principaux apports des résultats obtenus lors de ce travail sont synthétisés et analysés dans ce chapitre. La structure des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne, le fonctionnement du réseau d'interactions trophiques au sein de la Grande Vasière, les impacts et les conséquences de la pêche, l'évolution au cours des 35 dernières années et la situation actuelle seront successivement abordées. Les propositions de gestion durable et les perpectives de recherches nouvelles à envisager seront finalement discutées.

4.1 Structure des communautés benthiques de la Grande Vasière et de sa marge externe.

L'état de référence des connaissances des peuplements benthiques du Golfe de Gascogne était ancien et qualitatif (Glémarec, 1969). Le premier objectif de ce travail de thèse visait à caractériser la structure actuelle des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne. La présente étude est la première à quantifier les éléments de ces communautés. Une approche assez exhaustive, considérant à la fois les différents types sédimentaires, les différentes échelles de taille des organismes ainsi que leur localisation par rapport à l'interface eau-sédiment, a permis de mettre en évidence l'existence d'un gradient croissant de richesse spécifique des organismes de la macro- et de la mégafaune épi- et endogée, en relation avec le type sédimentaire, de la Grande Vasière à la marge externe.

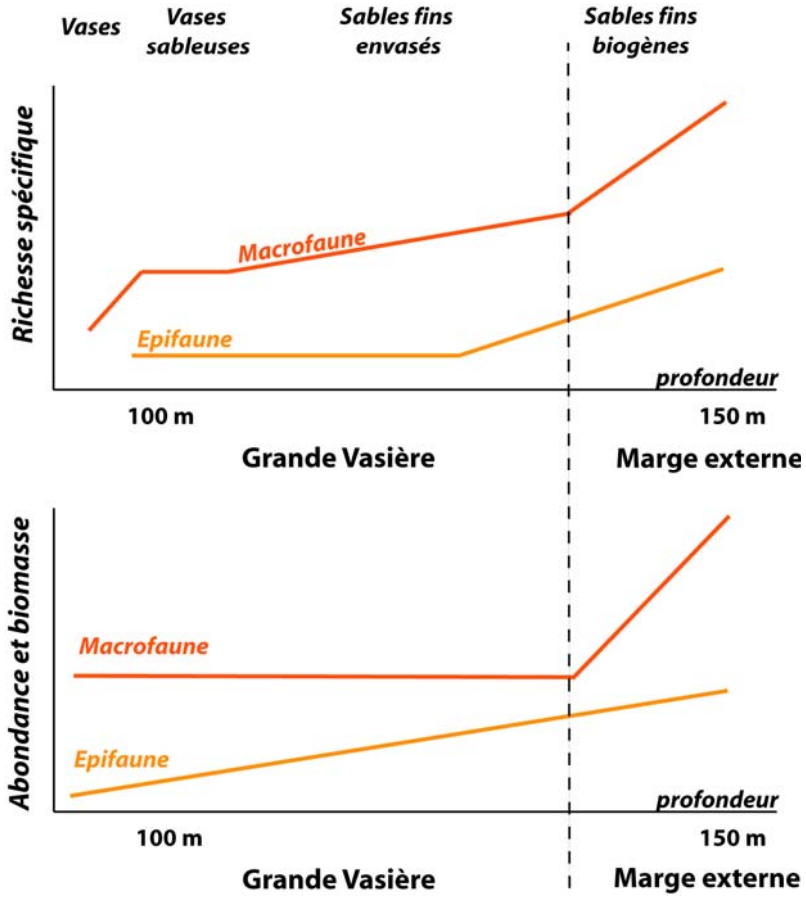
Sur les sédiments de sables fins biogènes de la marge externe, la richesse spécifique de l'épifaune est forte. La complexité de l'habitat benthique (au sens architectural de ce terme classiquement utilisé en écologie) induite par la présence de débris coquilliers sur la marge externe est propice à l'installation d'un plus grand nombre d'espèces par rapport au sédiment moins complexe des sables fins envasés ou des vases sableuses de la Grande Vasière. Cette complexité de l'habitat crée des micro-habitats favorables au développement d'une faune riche en espèces. Par ailleurs, la macrofaune de la marge externe montre une plus grande diversité d'espèces de prédateurs par rapport à la Grande Vasière, alors que cette proportion est moindre au sein de la mégafaune.

L'hypothèse de Gause (1934) peut également être avancée pour expliquer la diversité mesurée au sein de la faune benthique de la marge externe. En effet, par leur large spectre alimentaire, les prédateurs peuvent avoir des effets directs sur les communautés. Ils affectent plusieurs niveaux trophiques et empêchent la monopolisation de la ressource par un seul groupe trophique voire une

seule espèce. L'élévation du nombre de prédateurs peut donc niveler les dominances de leurs proies et conduire à la hausse de la diversité spécifique.

Les résultats fournis par l'analyse des compositions spécifiques et des descripteurs synthétiques des peuplements ont mis en évidence deux grandes zones différentes : la partie centrale de la Grande Vasière et la marge externe.

Les abondances et les biomasses de la macrofaune benthique sont homogènes au sein des stations de la Grande Vasière et plus élevées sur la marge externe (figure 4.1). La faune épigée montre, quant à elle, un gradient croissant d'abondance et de biomasse de la Grande Vasière vers la marge externe. Ces différences d'abondances et de biomasses traduisent un fonctionnement différent de ces deux écosystèmes contraints par des apports trophiques (quantité et disponibilité), des relations biotiques (prédation et compétition) et des régimes de perturbations (naturels et anthropiques) différents.



<u>Figure 4.1</u> : Schéma de synthèse illustrant l'évolution spatiale des différents descripteurs des peuplements sur le plateau continental Nord Gascogne en fonction du gradient côte - large et du type sédimentaire.

A l'échelle de la zone d'étude, la richesse spécifique de la macrofaune benthique est élevée, mais faible à l'échelle de la station d'échantillonnage du fait de la sur-dispersion de la faune. Les abondances faibles de la majorité des populations engendrent en effet une grande dispersion des espèces présentes. Ces faibles abondances expliquent les forts pourcentages d'espèces rares (40 %) collectées dans la drague Rallier du Baty. Les communautés benthiques de la Grande Vasière sont structurées, en terme d'abondance et de biomasse, par un nombre d'espèces relativement faible.

L'hétérogénéité des biomasses au sein des réplicats d'une même station est liée à la présence d'un petit nombre d'espèces de grande taille (*Brissopsis lyrifera*, *Alpheus glaber*, *Callianassa subterranea*, *Upogebia deltaura*, etc.), comme c'est souvent le cas dans les études de peuplements benthiques.

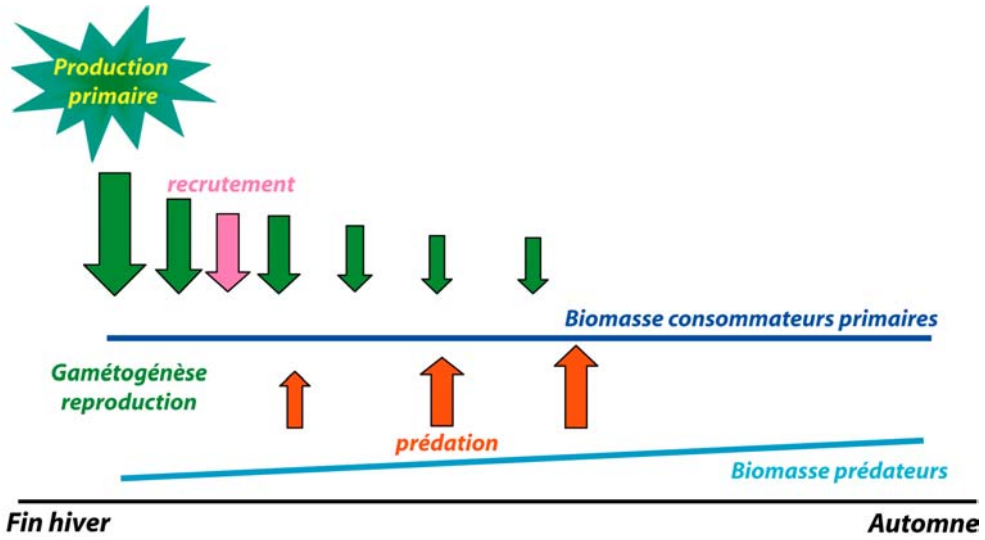
Les différents niveaux d'observation de la faune benthique abordés au cours de cette étude ont permis de mettre en évidence une organisation taxonomique différente selon les entités faunistiques considérées.

Les polychètes dominent la macrofaune benthique, essentiellement endogée. En terme de structure fonctionnelle, les richesses spécifiques, les abondances et les biomasses de la macrofaune benthique de la Grande Vasière et de la marge externe sont essentiellement composées de consommateurs primaires (déposivores ou suspensivores).

Sur la Grande Vasière, les espèces épigées, de la mégafaune en majorité, sont fortement dominées par les crustacés prédateurs. Sur la marge externe, elle est plus diversifiée et abondante que sur la Grande Vasière et se caractérise par une part presque égale de consommateurs primaires et de prédateurs.

A l'échelle temporelle d'observation de cette étude (juin-septembre), la macrofaune benthique de la Grande Vasière présente une remarquable stabilité à la fois en terme de richesse spécifique, d'abondance totale et de biomasse totale. A l'inverse, la faune épigée montre sur cette même période une augmentation de sa biomasse.

L'apparente stabilité de la macrofaune benthique serait la conséquence de sa consommation par les prédateurs épibenthiques dont la biomasse augmente sur cette même période. Les apports trophiques par sédimentation des blooms phytoplanctoniques post-hivernaux et printaniers sont probablement le signal de déclenchement de la gamétogénèse, de la reproduction puis de la croissance somatique pour les consommateurs primaires benthiques (Christensen et Kanneworff, 1985 ; Josefson et Conley, 1997). La biomasse des prédateurs (consommateurs secondaires) augmenterait dans un second temps. L'augmentation de biomasse de la macrofaune benthique liée à la consommation des apports trophiques serait *pro parte* masquée par la prédation. Cette hypothèse suggère donc un rôle de régulation joué par les prédateurs de la méga-épifaune sur la biomasse de la macrofaune (figure 4.2).



<u>Figure 4.2</u> : Schéma théorique illustrant l'augmentation de la biomasse des prédateurs de grande taille de l'épifaune et la stabilité de la biomasse des consommateurs primaires de la macrofaune.

Au regard d'autres écosystèmes plus côtiers du Golfe de Gascogne ou de la Mer du Nord, la macrofaune benthique de la Grande Vasière apparaît relativement pauvre en abondance et en biomasse. Une limitation des apports énergétiques, conséquence de la faiblesse de la sédimentation de matière organique particulaire une partie de l'année (automne et hiver) alliée à la réactivité de cette dernière, et une prédation élevée par la mégafaune (invertébrés et poissons) pourraient être les facteurs explicatifs agissant en synergie pour limiter la biomasse de la macrofaune benthique.

4.2 Contribution à la connaissance du réseau trophique bentho-démersal de la partie centrale de la Grande Vasière

Un des objectifs de cette étude était de définir le réseau d'interactions trophiques au sein de la Grande Vasière pour comprendre le fonctionnement de son réseau trophique bentho-démersal.

Le fonctionnement des écosystèmes de plateaux continentaux est induit par les forçages physiques : climat, ondes internes, circulation générale, apports terrigènes, stratification de la colonne d'eau. Sur la Grande Vasière et la marge externe, les forçages climatiques sont tamponnés par la profondeur (100 à 150 m). Ainsi, par exemple, la température y est peu variable à l'échelle annuelle, même si des événements ponctuels de type grandes houles lors des tempêtes hivernales ou ondes internes, générées au niveau des accores et arrivant sur la marge externe, peuvent engendrer des perturbations au sein de l'écosystème. Sur le plateau continental Nord Gascogne, les forçages physiques contrôlent la production primaire (ensoleillement, température, disponibilité des sels nutritifs, extension des panaches, stratification ; Lampert, 2001 ; Loyer, 2001 ; Lampert *et al*., 2002 ; Gohin *et al*., 2003) et donc la sédimentation de la matière organique particulaire d'origine pélagique alimentant les consommateurs primaires.

Flux particulaire détritique

Cette étude est la première à s'être intéressée et à avoir quantifié le flux particulaire détritique sur le plateau continental Nord Gascogne et ce en relation avec la biomasse benthique. Bien que les résultats portent sur un nombre limité de mesures spatio-temporelles, la mesure du flux particulaire détritique, en relation avec les paramètres hydrologiques, a permis de mettre en évidence un gradient décroissant côte-large de ce flux sédimentant sur les fonds du plateau continental Nord Gascogne ainsi qu'une relative homogénéité au sein de la partie centrale de la Grande Vasière. Toutefois, les deux situations saisonnières de collecte (printemps et automne) ne correspondaient pas à des périodes de forte sédimentation de la production primaire. Des observations récentes de blooms post-hivernaux sur le plateau continental (Gohin *et al.*, 2003) et de production phytoplanctonique printanière aux accores (Lampert *et al.*, 2002) suggèrent que ce gradient n'existe pas à la fin de l'hiver. Pour compléter l'étude des apports trophiques par sédimentation de la production primaire, une approche de la saisonnalité liée à l'extension spatiale des panaches des rivières sur le plateau continental et ses conséquences en terme d'apports trophiques pour les organismes benthiques sur la Grande Vasière serait nécessaire.

Le rôle majeur du courant de marée sur les processus de remise en suspension des particules dans la colonne d'eau et sur leur re-déposition a été montré. Ces processus sont à l'origine de fortes concentrations particulaires des eaux de fond au-dessus de la Grande Vasière.

Le flux particulaire capté dans les pièges à particules disposés sur le fond de la Grande Vasière intègre à la fois la sédimentation nette et une composante remise en suspension et redéposée. Ce flux particulaire brut montre une forte variabilité à l'échelle horaire. Il est la résultante, entre autres, de la charge particulaire dans la colonne d'eau et de la vitesse du courant sur le fond.

Ces mesures suggèrent que les processus à l'interface eau-sédiment, et notamment le rôle clé de la remise en suspension des particules sédimentées, ont un rôle dans le fonctionnement des communautés benthiques de la Grande Vasière. En effet, la sédimentation nette de matière organique particulaire est variable dans l'espace et dans le temps. Les processus de remise en suspension et de re-

dépôt remobilisent la matière organique, la rendant de nouveau disponible aux consommateurs primaires, qu'ils soient suprabenthiques ou benthiques. De cette façon, la période de mise à disposition de la matière organique issue des forts apports post-hivernaux et printaniers pourrait être bien plus large que la stricte période de sédimentation nette. Il faut toutefois s'interroger sur la dégradation de la matière organique et donc sur sa qualité nutritive (labile/réfractaire) lors de son arrivée sur le fond et après plusieurs épisodes de remise en suspension et de redéposition. Les valeurs du rapport carbone/azote dans la matière sédimentée dans les pièges sembleraient caractériser une matière organique encore relativement labile, à l'échelle des périodes d'études considérées.

La problématique associée aux mesures de flux trophiques pelago-benthiques est complexe dans la mesure où les transferts de matière s'effectuent sous le contrôle de mécanismes et de processus physiques, chimiques et biologiques intégrant la variabilité spatiale (dimensionnelle : espace 3D et structurelle : colonne d'eau, interface eau-sédiment et sédiment) et présentant une variabilité temporelle importante (Thouzeau et Gros, 1993).

Cependant, la compréhension de ces processus est cruciale dans ce type d'écosystème où les apports trophiques pourraient être limitants à certaines périodes de l'année, même si le bilan global annuel est largement excédentaire, comme l'a montré la confrontation des résultats issus de la modélisation de la sédimentation du modèle de Loyer (2001) à ceux issus de ce travail (modèle trophique ECOPATH et collecte par les pièges à particules).

Interactions trophiques

L'étude des interactions trophiques a été réalisée par l'intermédiaire de quatre méthodes complémentaires : une analyse du comportement des espèces dans leur milieu basée sur la bibliographie et la comparaison morphologiques des habitudes alimentaires des taxons les plus proches, une étude *in situ* des nécrophages potentiels, un examen des contenus stomacaux de poissons et une analyse de traceurs isotopiques stables.

Une des questions posées était de déterminer si les nécrophages sont favorisés par la pêche, par l'intermédiaire des rejets ou des mortalités induites sur le fond par le passage des engins traînants.

Dans les écosystèmes terrestres et marins, les nécrophages jouent un rôle important dans le réseau trophique par l'assimilation des animaux morts. De nombreux carnivores sont des nécrophages opportunistes qui profitent de cette ressource lorsqu'ils la rencontrent (Kaiser et Moore, 1999). Les espèces susceptibles d'utiliser cette ressource trophique sur le plateau continental Nord Gascogne ont été identifiées. Elles ont été regroupées en deux catégories : celles n'ayant pas été capturées au cours de l'échantillonnage de routine donc probablement peu abondantes mais attirées par les appâts, et celles structurant le peuplement de la mégafaune épigée. Ces catégories tirent donc très probablement un avantage compétitif des mortalités induites par le passage des engins de pêche sur la Grande Vasière comme dans d'autres écosystèmes (Britton et Morton, 1994 ; Kaiser et Spencer, 1994 ; Ramsay *et al.*, 1997 ; 1998 ; Kaiser *et al.*, 1998 ; Groenewold et Fonds, 2000). Cependant, la faible précision de l'intensité de l'effort de pêche et de sa localisation a empêché une réelle quantification de ce processus.

Divers auteurs considèrent généralement que l'action principale exercée sur les communautés benthiques par les poissons benthiques et démersaux est la prédation (Whitman et Sebens, 1992). L'analyse des contenus stomacaux de poissons a permis de déterminer les régimes alimentaires des principales espèces benthiques et démersales collectées sur la zone et de les classer en guildes trophiques.

Ainsi, des prédateurs sténophages (merlu adulte) aux euryphages (petite roussette), et des piscivores pélagiques (merlu adulte) aux espèces à régimes alimentaires basés sur les invertébrés benthiques (sole), plusieurs modes d'alimentation différents ont été observées, avec des espèces en compétition pour la même ressource trophique. L'étude des différents compartiments faunistiques mis en évidence a permis une intégration dans le modèle trophique de la Grande Vasière.

Les ratios isotopiques stables du carbone et de l'azote ont permis de définir la structure du réseau d'interactions trophiques (niveaux trophiques et origine de la nourriture) pour les principales espèces de la Grande Vasière (poissons et invertébrés). Nos résultats mettent en évidence l'existence de deux signaux isotopiques différents parmi les consommateurs primaires. Ainsi, les suspensivores « vrais », s'alimentant dans la colonne d'eau, ont un signal isotopique proche de celui du phytoplancton, tandis que les déposivores sélectifs consomment majoritairement la matière sédimentée plus dégradée. Cette différence mesurée chez les consommateurs primaires suggère des processus différents de tri des particules organiques avant ingestion. L'existence de la boucle microbienne dégradant la matière organique sédimentée ainsi que celle produite par les communautés benthiques (faeces, pseudo-faeces, etc.) est bien entendu à mettre en avant pour expliquer ces changements, même si ce travail n'a pas pris en compte le compartiment microbien dans l'approche de modélisation écosystémique. Ces processus sont également à mettre en relation avec la remise à disposition de la matière organique par le biais des phénomènes de remise en suspension et de re-déposition de la matière organique.

Le signal isotopique, distinguant des consommateurs primaires à régime pélagique ou benthique, est retrouvé tout au long de la chaîne trophique et au cours de la vie des organismes. Les ratios isotopiques stables ont ainsi permis de tracer les changements de régime alimentaire au cours de la vie des organismes (niveau trophique et/ou origine de la matière ingérée), complétant les observations réalisées dans les contenus stomacaux des poissons. Par exemple, le changement de régime alimentaire du merlu, basé sur le suprabenthos pour les juvéniles de moins de 10 cm et évoluant vers un régime piscivore strict a été mesuré à la fois dans les contenus stomacaux et par les ratios isotopiques. De plus, les relations proies-prédateurs entre, par exemple, le merlu et des poissons pélagiques (chinchard) ou bentho-pélagiques (merlan bleu), ainsi que celles entre les petits tacauds et les crevettes, ont été définies. Enfin, des processus de compétition trophique ont été mis en évidence dans le cas de la langoustine et de la galathée. Ces deux espèces montrent des signaux isotopiques très proches tout au long de leur vie, indiquant les mêmes sources de nourriture. De même chez les poissons, les juvéniles de merlus (inférieur à 10cm), les chinchards et les merlans bleus présentent des signaux isotopiques proches, indiquant une alimentation sur des crustacés planctoniques et suprabenthiques.

Fonctionnement trophique

Les connaissances acquises au cours de cette étude sur l'écosystème bentho-démersal de la Grande Vasière, en terme de biomasses et d'interactions trophiques, ont permis le développement d'un modèle trophique à l'état stable. Ce modèle écosystémique ECOPATH est un modèle d'équilibre des masses et de leurs interactions, représentées par des compartiments de biomasse liés par des flux trophiques. Il a permis la quantification par méthode inverse des flux trophiques à l'état stable au sein de l'écosystème modélisé. Plusieurs éléments essentiels pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème s'en dégagent :

Ce modèle trophique a tout d'abord révélé que la majeure partie des apports d'origine pélagique sédimentant annuellement sur la Grande Vasière n'est pas consommée par les invertébrés benthiques (meio-, macro- et mégafaune). Une nouvelle fois, le rôle de la boucle microbienne benthique et son action dans le recyclage de la matière apparaissent de première importance. Cette action peut avoir lieu à la surface du sédiment mais également en profondeur sous l'action de la bioturbation, au regard de la présence de nombreux organismes endogés et terricoles dans les sédiments meubles de la Grande Vasière. Néanmoins, ce modèle à l'état stable à l'échelle annuelle ne rend pas compte de la saisonnalité des apports trophiques par sédimentation. Or, cette saisonnalité est particulièrement marquée sur le plateau continental Nord Gascogne, avec de très forts apports post-hivernaux et printaniers et une faible sédimentation à partir de la fin de l'été (Loyer, 2001). Elle pourrait donc réguler potentiellement les consommateurs primaires.

La situation spatio-temporelle modélisée (partie centrale de la Grande Vasière, années 2000-2002) révèle également la forte prédation sur les consommateurs primaires de la macro- et de la mégafaune (benthiques et suprabenthiques) par les invertébrés carnivores (les deux tiers de la prédation) et les poissons (le quart de la prédation), et également la forte consommation des invertébrés carnivores par les poissons. Cette forte prédation confirme le rôle régulateur des prédateurs qui seraient en forte compétition pour une ressource trophique, fortement consommée.

Un autre résultat majeur est que la pêche, telle qu'elle est modélisée par cette approche écosystémique, exploiterait la ressource halieutique à son maximum de disponibilité actuelle. Par ailleurs, les résultats montrent que l'incidence des seuls rejets de pêche sur le fonctionnement trophique global de l'écosystème bentho-démersal est faible. Néanmoins, seul l'impact des rejets de pêche a été modélisé ; les conséquences du passage du chalut en terme de casse n'ont pas été prises en compte.

4.3 Impacts et conséquences de la pêche au sein des communautés benthiques de la Grande Vasière

La mesure de l'impact de la pêche sur les communautés benthiques locales présente deux difficultés majeures. La première est la quantification de l'effort de pêche réel exercé sur la zone et la connaissance de son historique. En effet, des écosystèmes impactés de manière chronique n'ont pas les mêmes réponses aux perturbations que des écosystèmes sporadiquement impactés (Kaiser, 2003). La seconde réside dans le fait de pouvoir échantillonner des communautés subissant les mêmes conditions environnementales et des niveaux d'exploitation différents.

Les effets directs de la pêche sur les peuplements benthiques sont bien documentés dans les études récentes (Jennings et Kaiser, 1998 ; Kaiser et de Groot, 2000). La pêche agit évidemment directement par capture des individus commercialisables (poissons et invertébrés benthiques), mais aussi par casse induite sur les espèces benthiques (principalement épigées) et par rejets d'espèces non désirées, provoquant ainsi une mortalité directe.

Un calcul simplifié de la surface chalutée par les langoustiniers dans le Golfe de Gascogne met en évidence que l'équivalent de la surface de la Grande Vasière est raclé une à deux fois par an. Or, l'effort de pêche n'est pas homogène, certains secteurs n'étant pas chalutables. Les efforts de pêche se concentrent dans certaines zones, les pêcheurs revenant sur les zones les plus rentables. De plus, ce chiffre n'inclut pas les autres métiers de chalut de fond, il est donc sous-estimé. Déjà en 1969, Glémarec soulignait l'impact de la pêche sur certaines espèces benthiques : « les *Pinna rudis* constituaient autrefois d'abondants peuplements aujourd'hui en grande partie détruits par le chalutage, tel ce chenal entre Ar Vein et le Karreg Jean, appelé Kanal ar Meskled, ce qui signifie : Chenal des " Moules " ».

Au cours de cette étude, l'utilisation de multiples indicateurs a permis de déceler des perturbations au sein des peuplements benthiques et des différences de structure au sein de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière. L'endofaune apparaît par contre moins perturbée, mais la détection de cet impact est plus difficile que pour l'épifaune dans ce type d'approche comparative à grande échelle. Les impacts de la pêche chalutière sur l'habitat benthique, la diversité, la structure et le fonctionnement trophiques sont évoqués ci-dessous.

Impacts sur l'habitat benthique

Le chalutage agit en réduisant la complexité et l'hétérogénéité de la structure sédimentaire (Auster *et al*, 1996 ; Lindeboom et de Groot, 1998 ; Schwinghamer *et al*., 1998 ; Gordon *et al.,* 2002). Il facilite les transports de particules fines par remise en suspension (Churchill, 1989). Ainsi, le chalutage conduit à une homogénéisation générale des fonds par lissage des structures tri-dimensionnelles et réduction des microstructures sédimentaires (Gordon *et al*., 2002). Or, dans les habitats des sédiments meubles, la création de micro-habitats structurés par des constructions biogéniques peut jouer un rôle important en influençant positivement la diversité et la résilience. La diminution de l'hétérogénéité à l'échelle fine et l'homogénéisation des habitats est par définition une perte de diversité (Thrush et Dayton, 2002). Au sein de la partie centrale de la Grande Vasière, les communautés benthiques présentent aujourd'hui une même base dans leur composition faunistique, reflétant cette homogénéisation de l'habitat.

De plus, les structures épigées (animales ou minérales) constituent des substrats facilitant la fixation et le recrutement des post-larves d'invertébrés benthiques (Thouzeau, 1991 ; Thouzeau *et al.*, 1991 ; Harvey et Bourget, 1997 ; Kamenos *et al.*, sous presse). L'augmentation de la complexité structurelle de l'habitat benthique, induite par la présence d'organismes épigés de grande taille, fournit, en outre, des refuges et des aires de nourriceries aux juvéniles et adultes de poissons commerciaux (Walters et Juanes, 1993). L'exploitation par la pêche au chalut de fond a néanmoins des conséquences différentes si l'habitat impacté est originellement complexe ou si au contraire il est relativement simple (Kaiser *et al.*, 1999). Ces diverses observations ont conduit à définir la notion de « Essential Fish Habitat ». Cette notion est différente selon les espèces : en effet, la limande et la plie préféreront par exemple des habitats complexes alors que la sole préférera des habitats plus simples (Kaiser *et al.*, 1999). Frid et Hall (2001) ont appliqué ce concept aux communautés benthiques et l'ont nommé « Essential Benthic Habitat ». Ils préconisent le développement d'un effort de recherche accentué sur le benthos afin de mieux définir ce concept et de le rendre opérationnel. L'utilisation d'indicateurs appliqués aux peuplements comme ceux développés dans cette étude (le ratio espèces sessiles/espèces vagiles par exemple) pourrait contribuer à sa définition. Le manque de sites de références non perturbés sur lesquels la complexité naturelle de l'habitat pourrait être caractérisée avant perturbation limite la comparaison des « effets pêche » entre différents types de substrat (avec l'exemple de la marge externe). D'autres développements de cette approche seraient à mener.

Impacts sur la diversité et le fonctionnement

L'une des interrogations actuelles majeures de l'écologie, suscitée par la réduction de la diversité, est de comprendre dans quelle mesure la richesse en espèces contribue au fonctionnement des écosystèmes (Loreau, 2000 ; Tilman, 2000 ; Loreau *et al.*, 2001). La diversité au sein des écosystèmes marins est encore méconnue, mais des changements sur une échelle globale au sein de ces écosystèmes sont manifestes (Mc Gowan *et al.*, 1998 ; Snelgrove *et al.*, 2000).

La capacité des écosystèmes à remplir ces fonctions dépend de l'intégrité de la diversité à plusieurs échelles (du gène aux écosystèmes). Sur la partie centrale de la Grande Vasière, des richesses spécifiques moindres ont été mises en évidence au sein de l'épifaune des zones les plus pêchées. L'impact de la pêche sur la diversité est donc susceptible de modifier les fonctions de ces écosystèmes. Est-il besoin de rappeler que les écosystèmes marins remplissent des fonctions indispensables à l'homme ? Ils génèrent des biens incluant la production de nourriture et de médicaments et accomplissent de nombreux « services » dont le piégeage et le retrait des sels nutritifs et des contaminants en excès, le recyclage de la matière organique et des sels nutritifs, la régulation du climat ou encore le maintien de la composition gazeuse de l'atmosphère (Costanza *et al.*, 1997 ; Chapin *et al.*, 2000).

Plusieurs hypothèses considèrent les effets de changements de la diversité spécifique sur le fonctionnement global des écosystèmes (revue dans Johnson *et al.*, 1996).

En plus de l'hypothèse nulle évoquant l'absence d'effets de la diversité sur la fonctionnalité de l'écosystème et de celle de l'« idiosyncrasie » suggérant une relation indéterminée et erratique entre diversité et fonctionnalité, trois autres hypothèses sont proposées. L'hypothèse des « rivets pop » tout d'abord, stipule que chaque espèce joue un rôle majeur dans l'écosystème et que le fonctionnement de celui-ci est altéré à partir d'un seuil de disparition, fonction du nombre, de la position et des espèces

voisines immédiates. L'hypothèse de la « diversité-stabilité » postule que l'efficacité énergétique et la stabilité d'un système augmentent avec la diversité et que toutes les espèces jouent un rôle identique. Enfin, l'hypothèse de la « redondance » considère que des analogues fonctionnels peuvent se remplacer dès lors qu'ils appartiennent à des groupes fonctionnels identiques. Les conséquences de la perte de diversité sur le fonctionnement de l'écosystème sont différentes selon les hypothèses.

Alors qu'aucune relation n'existe entre la diminution de la diversité et les conséquences prévisibles sur le fonctionnement des écosystèmes dans l'hypothèse de l'« idiosynchrasie », une diminution des attributs fonctionnels des écosystèmes est associée à l'altération de la diversité dans les hypothèses de la « redondance » et des « rivets pop ». Enfin, l'hypothèse de la « diversité-stabilité » prévoit une diminution linéaire des attributs fonctionnels avec la diminution de la diversité. Ces différentes hypothèses sont dépendantes de différentes échelles temporelles. Ainsi, la redondance d'espèces assurant la même fonction à un instant donné permet le maintien de cette fonction au cours du temps face aux variations du milieu et à ses perturbations, chaque espèce différant cependant par ses traits adaptatifs (Clarke et Warwick, 1998).

Les écosystèmes peu diversifiés sont particulièrement sensibles à la perte de certaines espèces, elles sont qualifiées d'espèces clés (Paine, 1966). A l'échelle de la Grande Vasière, la diversité spécifique est élevée, impliquant la redondance de certaines fonctions chez différentes espèces. Sur la partie centrale de la Grande Vasière, les faibles différences de diversité sur les deux zones impactées ne permettent pas la détection de différences effectives dans les fonctionnalités analysées. Les deux hypothèses de la « redondance » et des « rivets pop » pourraient donc s'appliquer.

Néanmoins, au sein d'un écosystème, les espèces n'ont pas exactement les mêmes fonctions, la même localisation spatiale (épigée ou endogée plus ou moins profonde), la même échelle de taille (meio-, macro, mégafaune) ou les mêmes cycles et durée de vie par exemple. La perte d'une espèce peut donc entraîner une perte de fonctionnalité(s) qui peut être d'une importance majeure (espèce clé) et donc aisément détectable, ou ne pas être apparente ou voir tout simplement ne pas être détectée par l'observateur. Ainsi, la perte d'une espèce entamerait les « réserves » de fonctionnalités efficaces et potentielles d'un écosystème. Cependant, une théorie globale applicable aux écosystèmes complexes et fédérant les théories existantes reste à établir pour appréhender les conséquences de la diminution de la diversité spécifique. Dans notre cas, la perte d'espèces engendrée par le chalutage sur la Grande Vasière conduit inévitablement à se poser la question de la résilience de cet écosystème à moyen et à long terme face aux forçages imposés par les actions de l'homme, qu'ils soient directs (pêche, rejets de contaminants métalliques et organiques) ou indirects (changement global climatique). Dans un objectif de développement durable, il importerait donc de connaître le seuil d'altération qui conduirait à des modifications profondes de fonctionnalités de l'écosystème. Certaines fonctions auraient-elles déjà disparu ?

La pêche impactant directement l'habitat benthique et la structure des communautés, elle engendre la mise en œuvre de processus écologiques liés ou en cascades (Auster et Langton, 1999). De forts niveaux de perturbations du benthos par la pêche conduisent à une dérive dans la composition faunistique des peuplements, des espèces à cycle de vie long et à recrutement lent, vers des espèces plus opportunistes et moins sensibles pouvant coloniser rapidement les zones perturbées grâce à leur recrutement et leur croissance rapide (Mac Donald *et al.*, 1996). Ainsi, le remplacement des espèces à

stratégie K par des espèces à stratégie r, à cycle de vie court et plus tolérantes aux perturbations, modifie les processus de séquestration et de recyclage de la matière et de l'énergie, essentiels aux fonctions de l'écosystème (figure 4.3). Citons à titre d'illustration le rôle plus important que pourraient jouer les espèces à stratégie K, à « turn-over » plus long que les espèces à stratégie r, dans la séquestration du carbone.

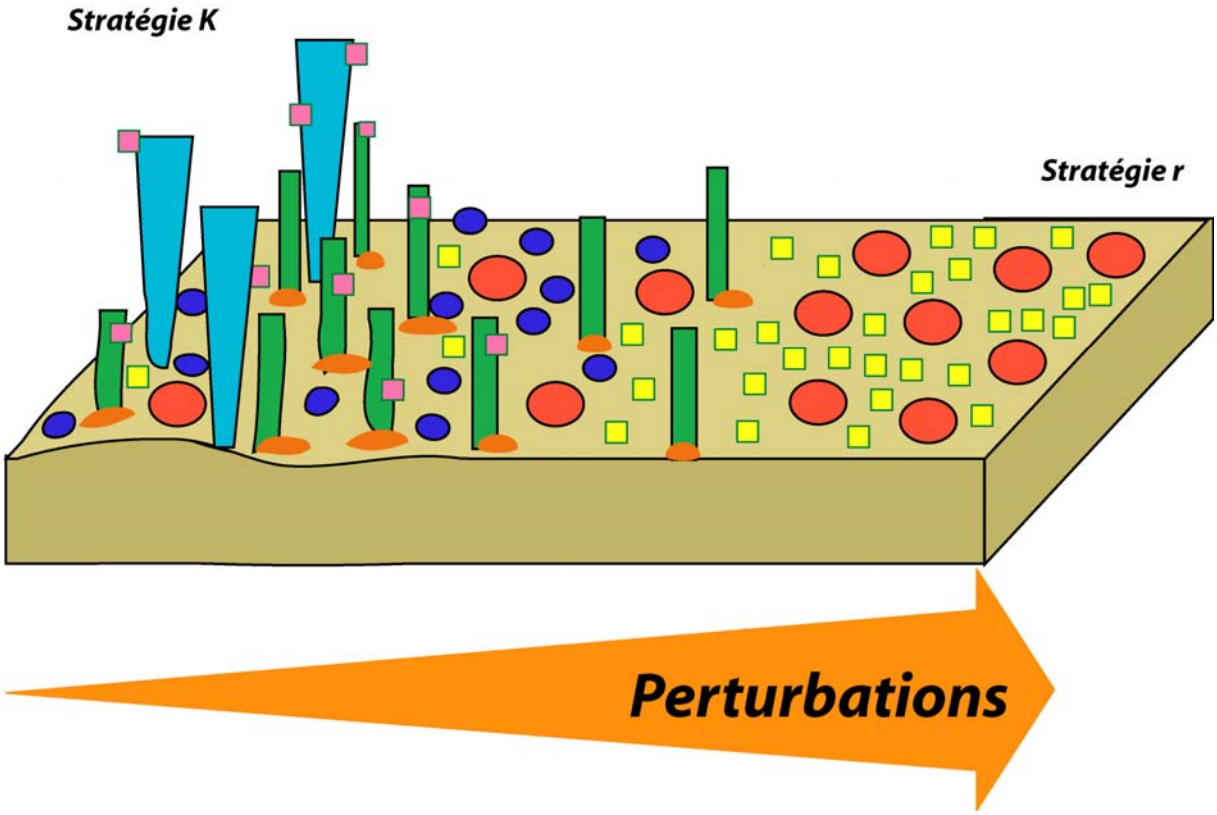


Figure 4.3 : Schématisation de la structure de l'épifaune benthique soumise à une perturbation croissante. Chaque symbole représente une espèce, par exemple les ronds rouge une espèce à stratégie r, les triangles bleu clair une espèce épigée à stratégie K.

Sur la Grande Vasière, certaines espèces à stratégie K de l'épifaune sont devenues rares, comme le grand bivalve épigé *Atrina fragilis* (*A. rudis* dans Glémarec, 1969), le bryozoaire *Hippoplodisia foliacea* (dans Le Danois, 1948) ou encore les cnidaires *Virgularia mirabilis* et *Pennatula phospharea* observés dans cette étude. A l'inverse, les crustacés décapodes opportunistes comme *Liocarcinus depurator* et *Munida rugosa* occupent un rôle majeur dans le fonctionnement actuel de cet écosystème. Elles font aujourd'hui partie des espèces « leaders » de l'épifaune de la Grande Vasière et sont capables de profiter des rejets de pêche (nécrophages).

Impacts sur la structure et le fonctionnement trophiques

Dans les zones les plus exploitées au monde, la pêche a induit des effets à l'échelle de l'écosystème et des changements se sont produits au sein des communautés benthiques (Auster et Langton, 1999). Nos résultats montrent qu'au sein de l'épifaune de la partie centrale de la Grande Vasière, la proportion de carnivores (prédateurs et nécrophages) est supérieure sur les zones les plus pêchées.

La pêche agit également sur les interactions biotiques du type compétition. Un des exemples développés à partir de l'analyse des ratios isotopiques stables du carbone et de l'azote révèle que la langoustine (*Nephrops norvegicus*) et la galathée (*Munida rugosa*) sont en compétition trophique. Sur la Grande Vasière, la pêche au chalut sélectionne préférentiellement les langoustines, la galathée, à valeur commerciale moindre, étant souvent rejetée. Or, la survie de ces rejets de pêche est plutôt grande (estimée en Ecosse entre 51 et 72 % ; Bergmann et Moore, 2001). La galathée est, de plus, capable de nécrophagie (elle a été retrouvée dans nos pièges). Elle est ainsi favorisée par rapport à la langoustine par la pression de sélection anthropique.

En terme de fonctionnement trophique, la pêche agit par retrait d'espèces, par rejet d'espèces non commercialisées et par casse des espèces les plus fragiles sur le fond. Il s'en suit une modification des interactions trophiques au sein des peuplements benthiques. Les effets indirects engendrés par le passage du chalut sur le fond sont probablement plus importants que les seuls effets directs. La casse induite sur les espèces benthiques est la principale perturbation. Elle engendre après le chalutage une prédation facilitée sur les individus morts, endommagés ou perturbés, par des migrations d'espèces nécrophages et carnivores opportunistes (poissons : Kaiser et Spencer, 1994 ; invertébrés : Ramsay *et al*., 1996 ; 1998).

La modification des réseaux trophiques complexes n'est pas sans répercussion sur les ressources exploitées. Il importe donc de mieux connaître les réseaux d'interactions biotiques à différentes échelles spatio-temporelles pour pouvoir quantifier les conséquences qu'engendreraient des modifications de l'effort de pêche.

4.4 Evolution des peuplements de la macrofaune benthique au cours des 35 dernières années

Même à 100-150 m de profondeur, les habitats et les communautés benthiques ne sont pas figés, mais ont une dynamique permanente autour d'un point d'équilibre. Une évolution au-delà de cet équilibre dynamique survient si certaines conditions environnementales changent durablement. Sur le plateau continental Nord Gascogne, la variabilité naturelle à moyen et long termes des peuplements benthiques est encore méconnue, en raison du nombre limité d'études et de l'absence de séries temporelles. En comparant dans cette étude deux situations temporelles espacées de 35 ans, la perception qui en résulte est bien entendue une vision très figée des évolutions qui se sont produites, en particulier, la compréhension de ces évolutions sur cette échelle de temps. Quelles ont été ces évolutions : changements progressifs sur la période, accidents ponctuels, accélération récente des changements ? Seules des séries temporelles auraient pu répondre à ces questions. Cependant, la comparaison des deux situations (années 1960 / années 2000) révèle des éléments intéressants et robustes : deux motifs principaux de changements à long terme ont été observés. La Grande Vasière a subi de remarquables modifications, tant au niveau des habitats sédimentaires que des communautés de macrofaune benthique ; à l'inverse, la marge externe est restée relativement stable depuis 1966.

Tout d'abord, il faut remarquer qu'à l'échelle du plateau continental Nord Gascogne, la couverture sédimentaire s'est homogénéisée, les taux de pélites et de sédiments grossiers ayant régressé au profit des sables fins. Cette homogénéisation sédimentaire sur 35 ans implique une dynamique de transports sédimentaires vraisemblablement active sur le plateau continental Nord Gascogne.

Ensuite, bien qu'aucune différence en terme de richesse spécifique totale n'ait été constatée entre les deux situations temporelles, la composition spécifique des communautés de la macrofaune benthique a profondément changé. Ces changements faunistiques associés aux modifications sédimentaires, ont engendré des changements d'identité des entités biosédimentaires décrites précédemment sur le plateau continental (figure 4.4).

Si la marge externe a peu évolué, le peuplement d'origine à *Aponuphis bilineata* n'est plus associé à *Ditrupa arietina* mais à *Nephtys caeca* et *Antalis entalis*. Par contre, sur la Grande Vasière, le peuplement de graviers envasés à *Dasybranchus* a disparu, remplacé par un peuplement à *Terebellides* qui s'étend par rapport à 1966. Toutefois, les espèces qui lui sont associées actuellement sont différentes ; *Nothria britannica* a régressé alors que *Aponuphis fauveli* au Sud, *N. caeca* au Nord et *Ampelisca spinipes* au large dominent aujourd'hui. Les vases sableuses à *Ninoe armoricana* n'ont pas été retrouvées, leurs équivalents actuels seraient les vases sableuses à *Callianassa subterranea*. Les peuplements les plus côtiers ont également subi de fortes modifications, les peuplements de sables à *A. bilineata* associés à *N. caeca* et *A. entalis* bordant actuellement la Grande Vasière à la côte comme au large. Les peuplements de faciès à *Chaetopterus* n'ont également pas été retrouvés malgré un échantillonnage systématique des secteurs signalés par Glémarec (1969).

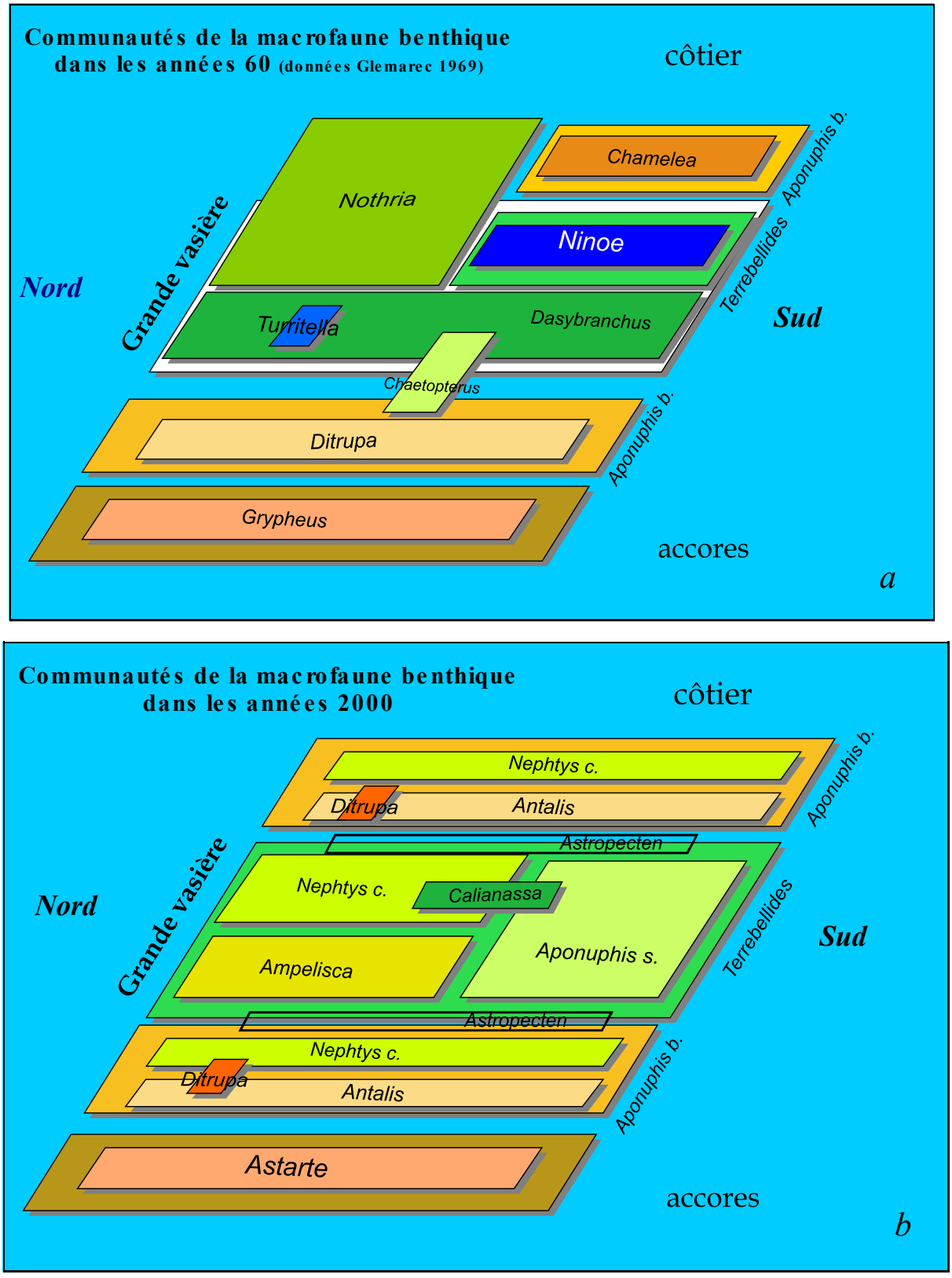


Figure 4.4 : Situations synthétiques comparées des entités biosédimentaires échantillonnées en 1966 (Glémarec ; a) et en 2001-2002 (présente étude ; b).

Les causes des évolutions observées entre 1966 et 2001-2002 sont certainement multiples et la déconvolution des signaux climatiques et anthropiques est encore difficile. Néanmoins les principaux facteurs explicatifs de ces modifications peuvent être analysés.

Aspect sédimentaire

La dynamique sédimentaire à long terme dépend des forçages hydroclimatiques qui agissent sur la colonne d'eau, des apports terrigènes par le biais des rivières et des forçages anthropiques directs et indirects.

L'analyse des évolutions du vent, de la houle et des débits de la Loire n'a pas mis en évidence des différences entre les deux périodes d'échantillonnage. Par contre, l'indice NAO moyen (négatif en 1966 et positif en 2001) ainsi que la température de l'eau de mer (réchauffement) ont changé.

Les forçages anthropiques directs agissant sur la dynamique sédimentaire du Golfe de Gascogne sont liés essentiellement à la pêche et aux aménagements côtiers. La pêche au chalut de fond peut induire des changements au niveau du sédiment. Les données relatives aux modifications des engins, des efforts et des zones de pêche ne sont malheureusement pas disponibles pour l'instant. Elles pourraient permettre d'apporter une réponse quant à l'impact à long terme de la pêche sur cette zone ; cet impact sur le sédiment ne doit pas être occulté. La diminution du taux de pélites constatée dans cette étude pourrait être partiellement due à la remise en suspension des particules engendrée par le passage des chaluts (Churchill, 1989), celles-ci pouvant être ensuite transportées ailleurs par les courants. A l'inverse, la réduction probable de la pêche dans la zone la plus côtière peut expliquer en partie le phénomène d'envasement constaté à la côte (Glémarec *et al*., 1986). Les aménagements côtiers liés au remembrement agricole (Afli et Glémarec, 2000 ; Glémarec et Grall, sous presse) ou au barrage d'Arzal (Le Bris, 1988) participent également à cet engraissement des vasières côtières.

Bien que la dynamique sédimentaire propre au système Golfe de Gascogne sous l'action des seuls forçages physiques ne soit pas encore très bien connue, il semble qu'elle puisse expliquer partiellement les changements sédimentaires, en plus de l'impact direct de l'homme sur la dynamique des sédiments.

Aspect peuplement

En plus du rôle majeur du sédiment structurant les peuplements benthiques (Gray, 1981), les forçages climatiques et anthropiques agissent également sur ces derniers.

La température des eaux de surface du plateau continental du Golfe de Gascogne révèle une tendance à l'augmentation au cours de ces vingt dernières années (Koutsikopoulos *et al.*, 1998 ; Planque *et al.*, 2003). De plus, l'extension spatio-temporelle du bourrelet froid isolant la Grande Vasière en période estivale n'est pas constante d'une année sur l'autre. Les peuplements benthiques de la Grande Vasière pourraient potentiellement être soumis à ces fluctuations thermiques. La présence d'*Aponuphis fauveli* dans nos prélèvements pourrait en être un révélateur. En effet, cette espèce, courante dans le Sud Gascogne dans les années 1970, n'avait été que peu recensée par Glémarec en 1966 alors qu'elle est maintenant une espèce « leader ».

Les fortes augmentations de présence de certains déposivores de surface et de suspensivores mesurées dans cette étude pourraient, comme en Mer du Nord, être reliées à une augmentation des

apports trophiques par la sédimentation de la production primaire. En effet, une augmentation des apports de sels nutritifs par le biais des rivières a été constatée dans le Golfe de Gascogne. Pour l'instant, ces augmentations n'ont pas été reliées à une augmentation des apports trophiques pour les consommateurs primaires benthiques. L'hypothèse de l'eutrophisation demeure à vérifier.

Finalement, la pêche, par la casse engendrée sur le fond et les modifications des interactions biotiques qui en résultent, peut être évoquée pour expliquer des modifications trophiques au sein des peuplements et notamment la plus grande occurrence des carnivores endogés.

4.5 Le passé, le présent et l'avenir de l'écosystème benthique de la Grande Vasière : de la Grande Vasière vers la Grande Sablière ?

Les systèmes complexes sont caractérisés notamment par leur hiérarchisation : ils sont à la fois composés de sous-systèmes et éléments de super-systèmes (Frontier et Pichod-Viale, 1993). Des changements sont apparus au cours des 35 dernières années au sein de l'écosystème benthique de la Grande Vasière. Les causes en sont multiples et elles sont imbriquées tant au niveau spatial que temporel.

Une des principales difficultés rencontrées lors de cette étude est justement cette imbrication des différentes échelles spatio-temporelles auxquelles se déroulent les phénomènes. La compréhension du fonctionnement des écosystèmes considérés en est d'autant plus compliquée. Ces différentes échelles concernent à la fois les observations séparées de 35 ans, les échelles de dynamique des différents forçages et les échelles d'interactions biotiques, conséquences de ces forçages. Une des limites de la comparaison réside également dans l'absence de connaissance de l'état d'équilibre des communautés dans les années soixante : étaient-elles dans un état d'équilibre dynamique ou étaient-elles déjà en dérive sous l'action des forçages anthropiques ? L'évolution s'est-elle faite progressivement tout au long de l'intervalle entre les deux observations ou au contraire y a-t-il eu des « accidents » et des phases d'évolution rapide entrecoupées de périodes plus stables ? Enfin, aujourd'hui, les communautés décrites dans ce travail sont-elles toujours en évolution ? Seul un suivi régulier aurait évidemment permis de répondre à ces questions, cependant plusieurs hypothèses peuvent être émises et certains indices peuvent les étayer.

La figure 4.5 illustre de façon théorique des évolutions possibles d'écosystèmes soumis à une évolution des contrôles interne et externe. A faible régime de perturbation, les communautés sont contrôlées par les interactions biologiques et sédimentaires. Elles montrent une stabilité cyclique, oscillant plus ou moins régulièrement mais de façon incessante autour d'un point d'équilibre (attracteur). Lorsque les forçages externes augmentent, les communautés subissent des dérives de trajectoire qui modifient leur équilibre. Des changements d'identité des communautés se produisent quand la dérive de trajectoire entraîne le système au-delà d'une ligne de catastrophe (Frontier et Pichod-Viale, 1993).

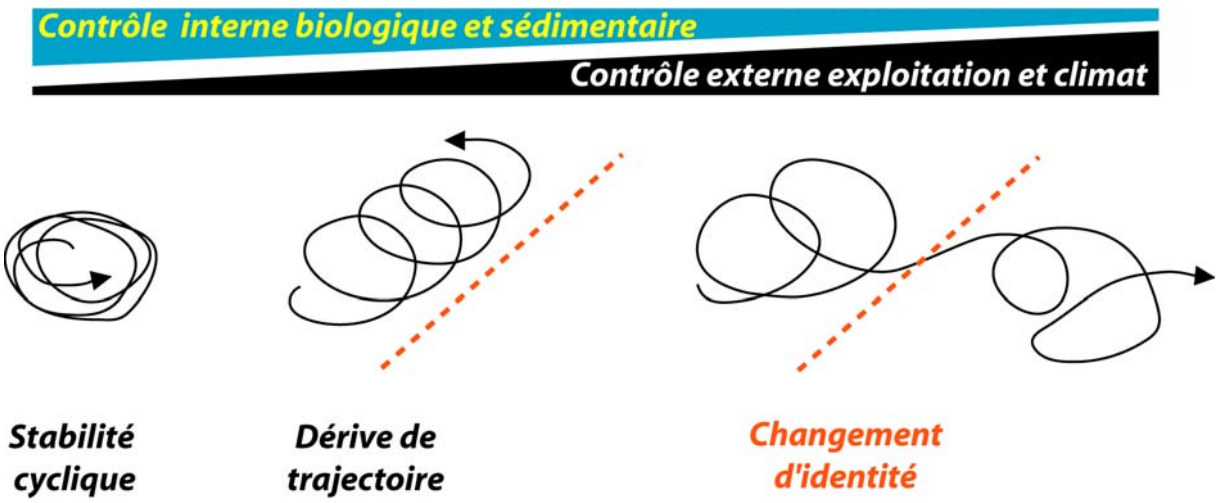


Figure 4.5 : Divers types d'évolution possible des systèmes sous l'influence des forçages (inspirée de Frontier et Pichod-Viale, 1993).

Ainsi, la question de la résilience des systèmes est posée. Il apparaît donc crucial de connaître l'ampleur de ces modifications pour pouvoir appréhender les conséquences qu'elles engendrent en terme de préservation de l'écosystème et de développement durable. Les rythmes auxquels se déroulent ces différents processus sont également à prendre en compte.

Il est très probable que la pêche avait déjà une action perturbatrice sur les peuplements benthiques en 1966, l'écosystème n'était alors déjà plus dans un état d'équilibre dynamique mais sur une dérive de trajectoire. Les changements d'identité des communautés mis en évidence sur la Grande Vasière montrent que cette dérive a depuis franchi des seuils suffisants pour changer profondément et durablement les structures des communautés d'origine. Sous l'action de la variabilité spatio-temporelle des forçages anthropiques et climatiques actuels, il est probable que l'écosystème n'ait pas atteint un nouvel état d'équilibre.

Il est actuellement difficile d'envisager des scénarii d'évolution de l'écosystème Grande Vasière tant les impacts des multiples facteurs forçants, abiotiques et biotiques sont encore mal connus. Cependant, si l'homogénéisation des fonds observée dans cette étude vers un sédiment de type sables fins envasés est confirmée à l'échelle du plateau continental, une banalisation à très grande échelle spatiale des peuplements associés est prévisible. L'évolution de cette supra-communauté du plateau continental Nord Gascogne sera elle-même fonction de l'évolution des forçages, tant climatiques qu'anthropiques, qui s'y appliqueront et des conséquences qu'ils engendreront sur les interactions biotiques au sein des peuplements.

Outre la banalisation des fonds, les hypothèses sur l'évolution de l'écosystème doivent inclure, dans le contexte actuel de changement des processus climatiques à l'échelle planétaire, la remontée des espèces d'affinité chaude, ainsi que les modifications potentielles des courants locaux, des forçages physiques haute fréquence (ondes internes), de l'extension des panaches des fleuves et des apports trophiques sur la Grande Vasière.

La question de la résilience des systèmes se pose aussi en terme d'actions de préservation et de développement durable à entreprendre pour maintenir la diversité des espèces et des habitats tout en maintenant une exploitation des ressources.

4.6 Propositions de gestion

A la suite de cette étude, trois types de propositions peuvent être formulés dans l'objectif de l'amélioration des connaissances, de la préservation et de la gestion durable des activités de pêche de la Grande Vasière.

Suivi opérationnel des communautés benthiques

A l'instar des populations de poissons étudiées annuellement lors des campagnes récurrentes d'halieutique, un suivi des peuplements benthiques doit être mis en place. En effet, pour comprendre l'évolution des écosystèmes benthiques du Golfe de Gascogne face aux pressions anthropiques et aux changements à l'échelle planétaire, un suivi des évolutions des peuplements de la Grande Vasière aux accores paraît indispensable. L'exemple des nombreuses études réalisées en Mer du Nord devrait être suivi pour permettre une meilleure connaissance de la variabilité inter-annuelle des peuplements benthiques. L'utilisation d'indicateurs simples et généralisables comme ceux employés dans cette étude et la caractérisation d'espèces sentinelles (ICES, 2003) sont des pistes de recherche pour la détection de l'impact de la pêche et la définition des habitats essentiels, à la fois pour les poissons et pour le benthos. Ce suivi pourrait être effectué dans le cadre de réseaux de surveillance du benthos tels que le REBENT qui se met en place aujourd'hui en milieu côtier.

Considération sur la création d'une Aire Marine Protégée

Dans un écosystème exploité comme la Grande Vasière, il importe d'identifier les mesures de gestion appropriées pour le maintien de l'intégrité à long terme de la diversité spécifique, de la fonctionnalité et de la production liées aux écosystèmes benthiques et aux pêcheries qu'ils supportent. En effet, les perturbations ou les destructions des habitats benthiques peuvent par exemple, conduire à une augmentation de la prédation sur les juvéniles d'espèces exploitées (Walters et Juanes, 1993) voir à réduire le recrutement de certains stocks (Auster *et al*., 1996). De même la remise en suspension des particules fines et la sédimentation conséquente à celle-ci dans le sillage des chalutiers peut engendrer d'importants impacts sur les habitats et les juvéniles de poissons (Caddy, 2000)

Actuellement, un engagement politique clair en faveur de mesures de gestion spatialisée pour la protection de caractéristiques locales émerge. L'utilisation de telle mesure de protection, souvent nommée aire marine protégée, est de plus en plus reconnue comme une condition nécessaire dans le cadre d'une approche écosystémique pour la protection à la fois des espèces et de l'habitat (ICES, 2003a). Ainsi, dans l'optique de protection des écosystèmes benthiques des perturbations liées à l'activité de pêche et de compréhension des conséquences des autres forçages sur le fonctionnement de ces communautés, des zones de fermeture à la pêche pourraient être mises en place dans le cadre d'une aire marine protégée.

Une telle aire, au sein ou dans le voisinage immédiat d'une zone déjà exploitée, doit permettre la protection d'espèces et d'habitats benthiques considérés comme sensibles, mais également avoir des répercussions positives sur la pêcherie. Choisie dans un but précis, cette zone d'interdiction de pêche peut avoir une taille variable en fonction de l'objectif recherché et du type d'organismes à préserver

(espèces grégaires, migratrices,…), elle peut notamment concerner des aires marines particulièrement sensibles comme les frayères ou les zones de nourriceries de juvéniles (merlu par exemple).

La concertation et la coopération des différents partenaires et usagers est une étape indispensable dans la définition et le développement de tels plans de gestion des écosystèmes exploités. Les pêcheurs ont notamment un rôle majeur à jouer. Ainsi, leurs connaissances et opinions doivent être considérées, évaluées et comparées à celles des scientifiques pour aboutir à des bases claires dans l'identification de mesures de gestion acceptables et donc effectives.

L'efficacité de telles zones repose sur un suivi scientifique mené sur du long terme, avec des paramètres de suivi clairement définis et permettant l'évaluation et la réussite des objectifs fixés pour l'aire marine protégée. Mais actuellement, les outils de gestion requis pour une application pratique dans le cadre d'un plan de gestion basée sur l'écosystème sont encore sous développés (Paramor *et al*., 2002).

Les inconvénients de ce genre de mesures, quand elles sont acceptées par les différentes parties en présence (pêcheurs, politiques, scientifiques) sont d'une part le déplacement des efforts de pêche dans les zones adjacentes, augmentant l'impact de la pêche sur celles-ci et d'autre part, les difficultés liées à la surveillance et au respect de l'interdiction de pêche sur la zone.

Par contre, les avantages offerts sont multiples. Ces zones servent de source aux nouvelles recrues de poissons exploités, notamment pour repeupler les zones adjacentes (Mc Clanahan et Mangi, 2000 ; Roberts *et al.*, 2001). En tant que zones naturelles de contrôle, elles permettent également les comparaisons avec les zones perturbées, notamment dans le cadre d'études à long terme. Ainsi, par exemple, la dynamique de restauration de l'écosystème préalablement impacté par la pêche peut être suivie.

Si de telles propositions peuvent apparaître aujourd'hui très utopiques, elles le seront sans doute moins dans quelques années si les fortes diminutions de certains stocks de poissons exploités comme le merlu ou la sole se confirment et s'amplifient. Déjà l'OSPAR cherche à définir une telle zone dans la Grande Vasière et l'Union Européenne met en place une démarche de création de zones Natura 2000 « offshore » au delà des 12 milles. Si ce type de mesures paraît pour l'instant irréalisable pratiquement du fait notamment de la difficulté de contrôle, l'évolution des appareils de mesure et de localisation par satellite mis en place sur les navires de pêche devrait faciliter le respect progressif de zones de protection.

Gestion durable des activités de pêche

La troisième proposition émise dans le cadre de ce travail concerne le développement durable de l'activité de pêche. Une gestion durable des ressources naturelles renouvelables doit inclure un équilibre entre l'exploitation et ses effets négatifs sur les autres composants de l'écosystème (Thrush *et al.,* 1998). Au cours de cette étude, des relations de compétition trophique ont été mises en évidence. L'exemple de la compétition entre la langoustine, espèce emblématique de la Grande Vasière, et la galathée est particulièrement instructif. Ces deux espèces sont en compétition pour la ressource qui semble être limitante. La pêche exerce une pression sélective différentielle sur ces deux espèces puisque les langoustines (espèces cibles) sont ciblées par la pêche alors que les galathées (prises accessoires) ne sont que peu débarquées et majoritairement rejetées. Or, cette dernière espèce a

une bonne capacité de survie même après être restée plusieurs dizaines de minutes sur le pont d'un chalutier (Bergmann et Moore, 2001), de plus elle est capable de profiter des rejets de pêche (nécrophagie). Ainsi, les galathées qui survivent ou échappent aux engins de pêche se trouvent favorisées d'une part par l'action de la pêche via le retrait d'un compétiteur et d'autre part par l'augmentation des apports trophiques par le biais des rejets et de la casse engendrée sur le fond. Des mesures concrètes d'incitations (financières, par exemple) aux débarquements des galathées auprès des pêcheurs pourraient permettre de rééquilibrer la compétition et à terme d'augmenter les biomasses de langoustines, à moins qu'un troisième compétiteur (*Liocarcinus depurator*) ne prenne la place de la galathée.

4.7 Perpectives

Certaines des questions scientifiques soulevées par cette étude font actuellement l'objet de travaux dans le cadre des deux programmes nationaux de recherche menés sur le Golfe de Gascogne (PNEC et Défi). La question de la variabilité spatio-temporelle de l'habitat au sens large du terme, celle du rôle essentiel des apports trophiques alimentant les communautés benthiques et l'impact et la quantification de la pêche font partie des interrogations fondamentales prises en compte. La première partie de ces perspectives y fait allusion. D'autres questions pourraient être étudiées directement dans la continuité de ce travail. Elles concernent la variabilité spatio-temporelle des communautés benthiques, la dynamique des apports trophiques et le fonctionnement général du réseau trophique bentho-démersal du plateau continental Nord Gascogne.

Variabilité spatio-temporelle de l'habitat

Cette étude a mis en évidence des modifications des habitats benthiques à long terme et également dans une moindre mesure à l'échelle de la saison. Ces modifications concernent essentiellement la couverture sédimentaire et les remaniements des fonds sablo-vaseux de la Grande Vasière. Dans ce cadre, une meilleure caractérisation des processus sédimentaires actifs sur le plateau continental est de première importance, notamment la déconvolution des forçages hydrodynamiques (courant de marée, houles) et anthropiques (action du chalut) ainsi que la caractérisation de la couche néphéloïde et l'impact des ondes internes générant les épisodes de turbidité observés près du fond.

De plus, la variabilité spatio-temporelle du bourrelet froid au dessus de la Grande Vasière qui est directement dépendant des forçages physiques de la colonne d'eau et notamment des forçages des rivières, doit être précisée. En effet, son extension spatio-temporelle est variable d'une année sur l'autre, voire au sein d'une même année. L'isolation de la Grande Vasière est ainsi fluctuante ce qui engendre des conditions physiques (thermique) et biotiques (disponibilité trophique potentiellement variable) différentes entraînant des conséquences au sein des populations sous forme de processus de facilitation ou d'inhibition induits par les réactions variables du métabolisme basal et de la reproduction.

Enfin, dans le cadre du changement climatique global, des signes de réchauffement des eaux du Golfe de Gascogne ont été mesurés (Koutsikopoulos *et al.*, 1998 ; Planque *et al.*, 2003). Ce réchauffement se traduit déjà par des changements faunistiques (Quéro *et al.*, 1998).

Devenir des apports trophiques

Le modèle de fonctionnement trophique de la Grande Vasière développé au cours de cette étude révèle que les apports par sédimentation de la production primaire pélagique sont nettement supérieurs à ceux pouvant être consommés par la faune benthique. Le devenir de cette matière organique non utilisée doit être quantifié et notamment les importances respectives du recyclage, du piégeage, et de l'export de matière en dehors de la zone. La qualité nutritive de cette matière organique pour les organismes benthiques après de nombreuses remises en suspension nécessiterait également une étude plus approfondie.

L'étude de la bioturbation permettrait de mieux comprendre la dynamique de la couche sédimentaire superficielle, notamment en termes de redistribution, d'enfouissement, et de mise à disposition de la matière organique sédimentée pour les organismes endogés (macrofaune, meiofaune

et bactéries). *In fine*, la caractérisation de l'impact de la remise en suspension dans la mise à disposition de la matière organique sédimentée sur une plus grande échelle spatio-temporelle constituerait le dernier volet à prendre en compte afin d'avoir une vision globale du devenir de la matière particulaire sur les fonds de la Grande Vasière.

Enfin, les fortes biomasses benthiques mesurées au niveau des accores suggèrent une dynamique des apports trophiques différente de celle existant au niveau de la Grande Vasière. Les facteurs conduisant à cette forte production primaire (apports en profondeur de sels nutritifs, rôle des ondes internes…), le devenir de cette dernière et notamment son export éventuel sur le plateau, et l'utilisation qui en est faite par les organismes benthiques méritent d'être précisés. En particulier, l'utilisation du bloom de fin d'hiver – début du printemps pourrait s'avérer essentielle pour initier la gamétogénèse des organismes.

Est-il possible que, par le jeu des forces hydrodynamiques agissant en profondeur, les particules organiques déposées après le bloom post hivernal puissent être reprises et dispersées plus largement sur la Grande Vasière, ou au contraire celles-ci restent-elles strictement cantonnées aux fonds immédiatement situés sous la zone de production primaire ?

Variabilité spatio-temporelle des communautés benthiques

Ce travail de thèse a mis en évidence la nécessité d'un suivi régulier des peuplements benthiques pour pouvoir appréhender les processus d'évolution au sein de ces écosystèmes. La connaissance des communautés benthiques du Golfe de Gascogne passe aussi par un élargissement de la couverture spatiale réalisée au cours de cette étude et par l'échantillonnage d'autres entités biosédimentaires. L'échantillonnage doit également pouvoir être étendu à la meiofaune et aux bactéries dont le rôle, essentiel dans le fonctionnement d'un réseau trophique et notamment dans le recyclage de la matière organique, est moins bien connu.

Fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du plateau continental Nord Gascogne

Le modèle de réseau trophique développé dans cette étude pourrait être amélioré en y intégrant la casse sur le fond, ainsi que la dynamique saisonnière des apports par sédimentation, la prédation et de l'impact de la pêche. De plus, l'emprise de ce modèle pourrait être étendue aux autres zones du plateau continental Nord Gascogne échantillonnées au cours de cette étude : les accores et la zone de vases pures.

Activités de pêche

La variabilité spatio-temporelle de l'effort de pêche à l'échelle du Golfe de Gascogne, son évolution depuis les années 1960 ainsi que les interactions entre les différents métiers sont des informations nécessaires dans le cadre de la compréhension du forçage engendré par les engins de pêche sur les communautés benthiques. Il est surprenant aujourd'hui de constater le peu d'informations disponibles sur la répartition de l'effort de pêche et leur fiabilité, alors que le Golfe de Gascogne constitue l'une des principales pêcheries françaises. D'autre part, la quantification de l'impact réel du chalutage sur la remise en suspension des particules fines et la destruction de l'épifaune benthique permettrait de mieux comprendre les dynamiques observées aux différentes échelles de temps.

Conclusion

Dans le double cadre de la conservation des écosystèmes soumis à l'exploitation et du développement durable d'une pêcherie bentho-démersale, cette étude intégrée d'écologie a abordé la structure, le fonctionnement et l'évolution des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne.

Ce travail est le premier à quantifier les éléments de la structure actuelle des communautés benthiques sur ce plateau continental. Deux communautés distinctes ont été mises en évidence : une première dans la partie centrale de la Grande Vasière et une autre plus au large, au niveau de la marge externe. Les divergences structurelles au sein de ces communautés traduisent un fonctionnement différent de ces deux écosystèmes contraints par des apports trophiques (quantité et disponibilité), des relations biotiques (prédation et compétition) et des régimes de perturbations (naturels et anthropiques) très différents.

La mesure du flux particulaire détritique d'origine pélagique sur le plateau continental a révélé un gradient décroissant de la côte vers le large. Ce flux intègre à la fois la sédimentation nette et la remise en suspension et re-déposition. Il montre une forte variabilité à l'échelle horaire, traduisant le rôle majeur des courants de marée dans les processus de re-mobilisation des particules et dans la dynamique de disponibilité de la matière organique pour les organismes benthiques.

La structure du réseau d'interactions trophiques a été précisée, en termes de niveaux trophiques et d'origine de la nourriture, pour les principales espèces d'invertébrés benthiques et de poissons démersaux. Son analyse a mis en évidence les relations de prédation et de compétition trophique au sein de la communauté bentho-démersale de la Grande Vasière.

Les données acquises au cours de cette étude, en terme de biomasse et d'interactions trophiques, ont été utilisées pour développer un modèle de réseau trophique à l'état stable de l'écosystème de la Grande Vasière. A l'échelle annuelle, ce modèle révèle que la majeure partie des apports trophiques par sédimentation n'est pas consommée, que la pression de prédation exercée sur les consommateurs primaires benthiques est forte et que l'incidence des rejets de pêche dans le fonctionnement trophique de l'écosystème bentho-démersal est faible.

La partie centrale de la Grande Vasière est soumise à différents efforts de pêche au chalut de fond. Des différences remarquables au sein des communautés benthiques, en particulier sur l'épifaune, ont été détectées en relation avec les perturbations engendrées par le passage des engins traînants.

La comparaison des communautés à 35 ans d'intervalle révèle une évolution à long terme des entités biosédimentaires du plateau continental Nord Gascogne. Les tendances générales mises en évidence sont une homogénéisation du type sédimentaire sur la Grande Vasière alors que les sédiments de la marge externe apparaissent plus stables. Des modifications de la composition spécifique des communautés de la macrofaune benthique ont également été décelées, conduisant à des changements d'identité des entités biosédimentaires. Les causes des évolutions observées sont certainement multiples et de plus, la déconvolution des signaux climatiques et anthropiques est encore

difficile à appréhender. Néanmoins, des hypothèses explicatives de ces évolutions ainsi que leurs conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème ont été discutées.

Il apparaît crucial de connaître l'ampleur et les rythmes de ces modifications pour pouvoir appréhender les conséquences qu'elles engendrent en terme de préservation de l'écosystème et de développement durable. Des perpectives de recherches et des propositions de gestion ont été formulées dans ce sens.

La poursuite des études sur cet écosystème s'avère nécessaire afin de garantir l'exploitation raisonnée du milieu et d'assurer la pérennité de la pêcherie bentho-démersale du plateau continental Nord Gascogne.

Références bibliographiques

Afli A., 1999. Variabilité temporelle du benthos de la partie orientale du Golfe du Morbihan (Bretagne). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 194 p.

Afli A. et Glémarec M., 2000. Fluctuations à long terme des peuplements macrobenthiques dans le Golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Cahiers de Biologie Marine* 41: 67-89.

Allen G.P., 1971. Relationship between grain size parameter distribution and current patterns in the Gironde estuary. *Journal of Sedimentary Petrology* 41: 74-88.

Alverson D.L., Freeberg M.H., Murawski S.K. et Pope J.G., 1994. A global assessment of fisheries by-catch and discards. Fisheries technical paper 339. FAO: 233 p.

Anonyme, 1973. Effects of trawls and dredges on the seabed. *ICES CM* 1972/B:2: 4 p.

Arbouille D., 1987. La sédimentation de la plate-forme continentale nord-aquitaine au Quaternaire terminal : un exemple de système transgressif. Thèse de Doctorat, Bordeaux I: 196 p.

Armstrong M.J., 1982. The predator-prey relationships of Irish poor-cod (*Trisopterus minutus* L.), pouting (*Trisopterus luscus* L.), and cod (*Gadus morhua* L.). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 40: 135-152.

Auster P.J. et Langton R.W., 1999. The effects of fishing on fish habitat. *American Fisheries Society Symposium* 22: 150-187.

Auster P.J., Malatesta R.J., Langton R., Watling L., Valentine P.C., Donaldson C.-L.S., Langton E.W., Shepard A.N. et Badd I.G., 1996. The impacts of mobile fishing gear on seafloor habitats in the Gulf of Maine (Northwest Atlantic): Implications for conservation of fish populations. *Reviews of Fisheries Science* 4: 185-202.

Barbera C., Bordehore C., Borg J.A., Glémarec M., Grall J., Hall-Spencer J.M., De La Huz C., Lanfranco E., Lastra M., Moore P.G., Mora J., Pita M.E., Ramos-Esplá A.A., Rizzo M., Sánchez-Mata A., Seva A., Schembri P.J. et C. V., 2003. Conservation and management of Northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem* 13 : 65-76.

Basford D.J., Eleftheriou A. et Raffaelli D., 1989. The epifauna of the northern North Sea. *Journal of Marine Biological Association of the united Kingdom* 69: 387-407.

Benzécri J.P., 1973. L'analyse des données. Tome 1 : la taxinomie. Tome 2 : l'analyse des correspondances. Dunod: 619 p.

Bergmann M.J.N. et Hup M., 1992. Direct effects of beamtrawling on macrofauna in sandy sediment in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 49: 5-11.

Bergmann M.J.N. et Van Santbrinck J.W., 1994. Direct effects of beam trawling on macrofauna in a soft area in the Southern North Sea. Dans *Environmental effects of bottom gears on benthic fauna in relation to natural ressources management and protection of the North Sea* (de Groot S. J. et Lindeboom H. J., eds): pp. 179-208.

Bergmann M.J.N. et Moore P.G., 2001a. Survival of decapod crustaceans discarded in *Nephrops* fishery of the Clyde Sea area, Scotland. *ICES Journal of Marine Science* 58: 163-171.

Bergmann M.J.N. et Moore P.G., 2001b. Mortality of *Asterias rubens* and O*phiura ophiura* discarded in the *Nephrops* fishery of the Clyde Sea area, Scotland. *ICES Journal of Marine Science* 58: 531-542.

Bergmann M.J.N., Wieczorek S.K., Moore P.G. et Atkinson R.J.A., 2002. Utilisation of invertebrates discarded from the *Nephrops* fishery by variously selective benthic scavengers in the west of Scotland. *Marine Ecology Progress Series* 233: 185-198.

Beukema J.J. et Cadée G.C., 1997. Local differences in macrozoobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area: food is only locally limiting factor. *Limnology and Oceanography* 42: 1424-1435.

Beukema J.J., Essink K. et Dekker R., 2000. Long-terme observations on the dynamics of three species of polychaetes on tidal flats of the Wadden Sea: the role of weather and predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology* 69: 31-44.

Biseau A., 1998. Les pêcheries démersales du Golfe de Gascogne. *Document de synthèse, conférence IEO/IFREMER pour le développement de recherches intégrées sur le Golfe de Gascogne*, IEO/IFREMER: 50-62 p.

Biseau A., Maguer C. et Sanz-Aparicio C., 1999. Pêcheries Bigoudènes. Bilan des Connaissances : Activités de pêche, Ressources, Gestion. Contrat C.E. (DG XIV) N°97/0028. 106 p.

Biseau A., Forest A., Guyader O., Talidec C. et Bertignac M., 2002. La langoustine du Golfe de Gascogne : simulations bio-économiques pour une exploitation durable. *Colloque Défi Golfe de Gascogne*, Brest, IFREMER.

Blanchard F., 2000. Effets de l'exploitation par pêche sur la dynamique de diversité des peuplements de poissons démersaux. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 225 p.

Blanchard F., Le Loc'h F., Hily C. et Boucher J., soumis. Fishing disturbance effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna in the Bay of Biscay (France). *Marine Ecology Progress Series*

Blondel J., 1976. Biogéographie et écologie. Masson: 211 p.

Bonsdorff E. et Pearson T.H., 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology* 24: 312-326.

Botas J.A., Fernandez E., Bode A. et Anadon R., 1990. A persistent upwelling of the Central Cantabrian Coast (Bay of Biscay). *Estuarine and Coastal Marine Science* 30: 185-199.

Bowen H.J.N., 1966. The elementary composition of living matter. Dans *Trace elements in biochemistry* Academic Press: pp. 61-84.

Bozzano A. et Sarda F., 2002. Fishery discard consumption rate and scavenging activity in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* 59: 15-28.

Bremner J., Frid C.L.J. et Rogers S.I., 2003. Assessing marine ecosystem health: the long term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 6: 131-137.

Britton J.C. et Morton B., 1994. Marine Carrion and scavengers. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 32: 369-434.

Brundtland H., 1987. Our common future (for the World Commission on Environment and Development). Oxford University Press: pp. 45-65.

Brunel P., Besner M., Messier D., Poirier L., Granger D. et Weinstein M., 1978. Le traîneau suprabenthique Macer-GIROQ: appareil amélioré pour l'échantillonage quantitatif étagé de la petite faune nageuse au voisinage du fond. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 63: 815-829.

Buchanan J.B. et Warwick R.M., 1974. An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 197-222.

Buchanan J.B. et Moore J.J., 1986. A broad review of variability and persistence in the Northumberland benthic fauna-1971-85. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66: 641-657.

Bundy A., Lilly G.R. et Shelton P.A., 2000. A Mass Balance of the Newfoundland-Labrador Shelf. 157 p.

Burnham K.P. et Overton W.S., 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60: 927-936.

Byers S.C., Mills E.L. et Steward P.L., 1978. A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia* 58: 43-47.

Cabioch L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 9: 493-720.

Caddy J.F. et Garibaldi L., 2000. Apparent changes in the trophic composition of world marine harvest: the perpective from the FAO capture database. *Ocean and Coastal Management* 43: 615-655.

Caddy J.F., 2000. Marine catchment basin effects versus impacts of fisheries on semi-enclosed seas. *ICES Journal of Marine Science* 57 : 628-640.

Callaway R., Alsvag J., De Boois I., Cotter J., Ford A., Hinz H., Jennings S., Kröncke I., Lancaster J., Piet G., Prince P. et Ehrich S., 2002. Diversity and community structure of epibenthic invertebrates and fish in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 59: 1199-1214.

Cann C., Bordenave P., Saint-Cast P. et Benoist J., 1999. Transferts et flux de nutriments. Importance des transferts de surface et de faibles profondeurs. *Pollutions diffuses : du bassin versant au littoral/Actes du colloque de Ploufragan*, Ploufragan, IFREMER: pp. 125-140.

Castaing P., Froidefond J.M., Lazure P., Weber O., Prud'homme R. et Jouanneau J.-M., 1999. Relationship between hydrology and seasonal distribution of suspended sediments on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research II* 46: 1979-2001.

Castel J., Dauvin J.-C. et Glémarec M., 1997. Les conditions générales en Atlantique, Manche et Mer du Nord. Dans *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perpectives.* (Dauvin J.-C., ed) Muséum National d'Histoire Naturelle: pp. 6-16.

Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviners V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. et Diaz S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.

Chardy P. et Dauvin J.C., 1992. Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Marine Ecology Progress Series* 81: 147-161.

Chardy P., Gros P., Mercier H. et Monbet Y., 1993. Benthic carbon budget for the Bay of Saint-Brieuc (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanologica Acta* 16: 687-694.

Chassé C. et Glémarec M., 1976a. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie sédimentaire. *Journal de Recherche en Océanographie* 1: 1-11.

Chassé C. et Glémarec M., 1976b. Atlas des fonds meubles du plateau continental du Golfe de Gascogne.

Chauvaud L., Thouzeau G. et Grall J., 1996. Experimental collection of great scallop postlarvae and other benthic species in the Bay of Brest: settlement patterns in relation to spatio-temporal variability of environmental factors. *Aquaculture International* 4: 263-288.

Chauvaud L., Jean F., Ragueneau O. et Thouzeau G., 2000. Long-term variation of the Bay of Brest: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series* 2000: 35-48.

Christensen H. et Kanneworff E., 1985. Sedimenting phytoplankton as major food source for suspension and deposit feeders in the Oresund. *Ophelia* 24: 223-244.

Christensen V., 1995. A model of trophic interactions in the North Sea in 1981, the year of the stomach. *Dana* 11: 1-28.

Christensen V., 1998. Fishery induced changes in marine ecosystem: insights from models of the Gulf of Thailand. *Journal of Fish Biology* 53 (supplement A): 128-142.

Christensen V. et Pauly D., 1992. ECOPATH II-A system for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling* 61: 169-185.

Christensen V. et Pauly D., 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. IRCLAM Conference Proceedings. 390 p.

Christensen V., Walters C.J. et Pauly D., 2000. ECOPATH with ECOSIM: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver Canada and ICLARM, Penang, Malaysia: 130 p.

Churchill J.H., 1989. The effect of commercial trawling on sediment shelf re-suspension and transport over the middle Atlantic Bight continental shelf. *Continental Shelf Research* 9: 841-864.

Clarke K.R. et Warwick R.M., 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmement Research Council, UK.

Clarke K.R. et Warwick R.M., 1998. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113: 278-289.

Collie J.S., Hall S.J., Kaiser M.J. et Poiner I.R., 2000. A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. *Journal of Animal Ecology* 69: 785-798.

Conan G.Y., 1978. Average growth curves and life history in a *Nephrops norvegicus* population from the Northern Bay of Biscay. *ICES CM* 1978/K:21

Cornet M., Lissalde J.P., Bouchet J.M., Sorbe J.C. et Amoureux L., 1983. Données qualitatives sur le benthos et le suprabenthos d'un transect du plateau continental Sud-Gascogne. *Cahiers de Biologie Marine* 24: 69-84.

Costanza R., D'arge R., De Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'neil R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. et Van Den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

Cox T.F. et Cox A.A., 1994. Multidimensional Scaling. Chapman & Hall: 213 p.

Creutzberg F., Wapenaar P., Duineveld G. et Lopez N., 1984. Distribution and density of the benthic fauna in the Southern North Sea in relation to bottom characteristics and hydrographic conditions. *Rapport P-v Reunion Conseil International Exploration de la Mer* 183: 101-110.

Currie D.R. et Parry G.D., 1999. Changes to benthic communities over 20 years in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 38: 36-43.

Cushing D.H., 1975. Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press: 278 p.

Dauvin J.C., 1988a. Rôle du macrobenthos dans l'alimentation des poissons démersaux vivant sur les fonds de sédiments fins de la Manche Occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 29: 445-467.

Dauvin J.-C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur pertubation par les hydrocarbures de l'AMOCO-CADIZ. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Pierre & Marie Curie Paris IV: 467 p.

Dauvin J.-C., 1988b. Évolution temporelle (août 1977-août 1980) du peuplement des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus* -*Venus fasciata* de la baie de Morlaix (France). *Oceanologica Acta* 11: 173-183.

Dauvin J.-C., 1988c. Structure et organisation trophique du peuplement des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus* -*Venus fasciata* de la baie de Morlaix (Manche Occidentale). *Cahier de Biologie Marine* 29: 163-185.

Dauvin J.-C. et Ibanez F., 1986. Variations à long-terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche Occidentale): analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia* 142: 171-186.

Dauwe B., Herman P.M.J. et Heip C.H.R., 1998. Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine Ecology Progress Series* 173: 67-83.

Davenport S.R. et Bax N.J., 2002. A trophic study of a marine ecosystem of Southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 514-530.

Dayton P.K., Thrush S.F., Agardy M.T. et Hofman R.J., 1995. Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 5: 205-232.

De Wilde P.A.W.J., Berghuis E.M. et Kok A., 1984. Structure and energy demand of the benthic community of the Oyster Ground, Central North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 18: 143-159.

De Wilde P.A.W.J., Berghuis E.M. et Kok A., 1986. Biomass and activity of benthic fauna on the Fladen Ground (Northern North Sea). *Netherlands Journal of Sea Research* 20: 313-323.

Delanoë Y. et Pinot J.-P., 1980a. Aperçus sur la dynamique sédimentaire du précontinent atlantique breton : 1. L'évolution actuelle des vasières submergées, méthodes d'étude et résultats préliminaires. *Annales de l'Institut Océanographique* 56: 49-60.

Delanoë Y. et Pinot J.-P., 1980b. Aperçus sur la dynamique sédimentaire du précontinent atlantique breton : 2. La mobilité des sables, son influence sur la morphologie actuelle et les structures sédimentaires. *Annales de l'Institut Océanographique* 56: 61-72.

Duineveld G., Künitzer A. et Heyman R.P., 1987. *Amphiura filiformis* (Ophiuridae : Echinodermata) in the North Sea. Distribution, present and former abundance and size composition. *Netherlands Journal of Sea Research* 21: 317-329.

Duineveld G.C.A., Künitzer A., Niermann U., De Wilde P.A.W.J. et Gray J.S., 1991. The macrobenthos of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 28: 53-65.

Edwards R. et Steele J.H., 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe I. Population and food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2: 215-238.

Ekman S., 1953. Zoogeography of the sea. Sidgwick and Jackson Limited: 418 p.

Ellis J.R., Rogers S.I. et Freeman S.M., 2000. Demersal Assemblages in the Irish Sea, St George's Channel and Bristol Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 299-315.

Essink K. et Beukema J.J., 1986. Long-term changes in intertidal flat macrozoobenthos as an indicator of stress by organic pollution. *Hydrobiologia* 142: 209-215.

Farina A.C., Freire J. et Gonzalez-Gurriaran E., 1997. Megabenthic decapod crustacean assemblages on the Galician continental shelf and upper slope (north-west Spain). *Marine Biology* 127: 419-434.

Fauchald K. et Jumars P.A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 17: 193-284.

Fonds M. et Groenewold S., 2000. Food subsidies generated by the beam-trawl fishery in the Southern North Sea. Dans *Effects of Fishing on Non-Target Species and Habitats* (Kaiser M. J. et de Groot S. J., eds), Blackwell Science: pp. 130-150.

Fonteyne R., 2000. Physical impact of beam trawls on seabed sediments. Dans *Effects of fishing on non-target species and habitats* (Kaiser M. J. et de Groot S. J., eds), Blackwell Science: pp. 15-36.

Frauenheim K., Neumann V., Theil H. et Turkay M., 1989. The distribution of the larger epifauna during summer and winter in the North Sea and its suitability for environmental monitoring. *Senckenbergiana Maritima* 20: 101-118.

Freese L., Auster P.J., Heifetz J. et Wing B.L., 1999. Effects of trawling on seafloor habitat and associated invertebrate taxa in the Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series* 182: 119-126.

Freire J., 1996. Feeding ecology of *Liocarcinus depurator* (Decapoda : Portunidae) in the Ria de Arousa (Galicia, North-west Spain): effects of habitat, season, and life history. *Marine Biology* 126: 297-311.

Frid C.L.J. et Hall S.J., 1999. Interferring changes in North Sea Benthos from fish stomach analysis. *Marine Ecology Progress Series* 184: 183-188.

Frid C.L.J. et Clark R.A., 2000. Long-term changes in North Sea benthos: discerning the role of fisheries. Dans *Effects of Fishing on Non-Target Species and Habitats* (Kaiser M. J. et de Groot S. J., eds), Blackwell Science: pp. 198-216.

Frid C.L.J. et Hall S., 2001. Ecological quality objectives for benthic communities: if we protect the habitat do we need to do more? ICES CM 2001/T:06: 15 p.

Frid C.L.J., Buchanan J.B. et Garwood P.R., 1996. Short communication: variability and stability: twenty-two years of monitoring of Northumberland. *ICES Journal of Marine Science* 53: 978-980.

Frid C.L.J., Harwood K.G., Hall S.J. et Hall J.A., 2000. Long-term changes in the benthic communities on North Sea fishing grounds. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1303-1309.

Frontier S., 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson: 494 p.

Frontier S., 1999. Les écosystèmes. Presses Universitaires de France: 128 p.

Frontier S. et Pichod-Viale D., 1993. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson: 447 p.

Garthe S., Camphuysen C.J. et Furness R.W., 1996. Amounts of discards by commercial fisheries and their signifiance as food for seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 136: 1-11.

Gaston G.R., 1987. Benthic polychaeta of the Middle Atlantic Bight: feeding and distribution. *Marine Ecology Progress Series* 36: 251-262.

Gaston G.R., Rakocinski C.F., Brown S.S. et Cleveland C.M., 1998. Trophic function in estuaries: response of macrobenthos to natural and contaminant gradients. *Marine and Freshwater Research* 49: 833-846.

Gause G.F., 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins.

Glémarec M., 1963. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. Thèse de 3ème cycle, Faculté des Sciences: 91 p.

Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris: 1-167.

Glémarec M., 1973. The benthic communities of the european North Atlantic Shelf. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 11: 263-289.

Glémarec M., 1988. Les facteurs déterminant la distribution des bivalves actuels sur les plates-formes Nord-Est atlantiques. *Géologie Méditerranéenne* 15: 73-81.

Glémarec M., 1991. Bathymetric and latitudinal distribution of Onuphid Polychaeta in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Ophelia* 5: 547-554.

Glémarec M. et Grall J., sous presse. Evolution temporelle des vases à *Haploops* en baie de Concarneau. Dans *Préceptes d'un génie : de l'influence de l'Oeuvre de Jean-Pierre Pinot dans les études océanographiques contemporaines 1899-2010* (Lageat Y., ed).

Glémarec M., Le Bris H. et Le Guellec C., 1986. Modifications des écosystèmes des vasières côtières du sud-Bretagne. *Hydrobiologia* 142: 159-170.

Gohin F., Lampert L., Guillaud J.-F., Herbland A. et Nézan E., 2003. Satellite and *in situ* observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 23: 1117-1141.

Gong G.C., Chang J. et Wen Y.H., 1999. Estimation of annual primary production in the Kuroshio waters northeast of Taiwan using a photosynthesis-irrdiance model. *Deep-Sea Research* 46: 93-108.

Gordon D.C., Gilkinson K.D., Kenchington E.L.R., Prena J., Bourdonnais C., Macisaac K., Mckeown D.L. et Vass P.W., 2002. Summary of the Grand Banks otter Trawling experiment (1993-1995): effects on benthic habitat and communities. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences: 72 p.

Grall J., 2002. Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maerl : réponses à la variabilité de l'environnement côtier. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 302 p.

Grall J. et Glémarec M., 1997. Biodiversité des fonds de maerl en Bretagne : approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu* 47: 339-349.

Grall J. et Chauvaud L., 2002. Marine eutrophisation and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8: 813-830.

Gray J.S., 1981. The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press: 185 p.

Gray J.S., 1997. Marine Biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6: 153-175.

Gray J.S. et Christie H., 1983. Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 13: 87-94.

Greenstreet S.P.R., Bryant A.D., Broekhuisen N., Hall S.J. et Heath M.R., 1997. Seasonal variation in the consumption of food by fish in the North Sea and implications for food web dynamics. *ICES Journal of Marine Science* 54: 243-266.

Grémare A., Amouroux J.M. et Vétion G., 1998. Long-term comparison of macrobenthos within the soft bottoms of the bay of Banyuls-sur-mer (Nothwestern Mediterranean Sea). *Journal of Sea Research* 40: 281-302.

Groenewold S. et Fonds M., 2000. Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam trawl fishery in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1395-1406.

Gros P. et Hamon D., 1988. Typologie sédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest), et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. IFREMER, DERP-88-27-EL, Euphorbe: 153 p.

Guichet R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 52: 21-31.

Guillou M. et Hily C., 1983. Dynamics and biological cycle of a *Melinna palmata* (Ampharetidae) population during the recolonisation of a dredged area in the vicinity of the harbour of Brest (France). *Marine Biology* 73: 43-50.

Hall S.J., 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science: 275 p.

Hall-Spencer J.M., Froglia C., Atkinson R.J.A. et Moore P.G., 1999. The impact of Rapido trawling for scallops, *Pecten jacobaeus* (L.), on the benthos of the Gulf of Venice. *ICES Journal of Marine Science* 56: 111-124.

Harvey M. et Bourget E., 1997. Recruitement of marine invertebrates onto arborescent epibenthic structures: active and passive processes acting at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* 153: 203-215.

Herbland A., 2002. Rôle des forçages naturels et anthropiques sur les écosystèmes et les principales ressources halieutiques du Golfe de Gascogne. Rapport PNEC-Chantier Golfe de Gascogne mi-parcours: 122 p.

Hily C., 1976. Ecologie benthique des perthuis charentais. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 236 p.

Hily C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale: 359 p.

Hily C., 1991. Is the activity of the benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the bay of Brest? *Marine Ecology Progress Series* 69: 179-188.

Hily C. et Glémarec M., 1990. Dynamique successionnelle des peuplements de fonds meubles au large de la Bretagne. *Oceanologica Acta* 13: 107-115.

Hily C. et Le Foll D., 1990. Distribution des supports coquilliers sur les fonds meubles infralittoraux : rôle des perturbations physiques et conséquences sur l'abondance et la distribution d'une population de *Chlamys varia*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 311: 187-192.

Hily C. et Bouteille M., 1999. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 322: 1121-1131.

Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N., Holst M., Gagnon J.M. et Fortier M., 2002. A stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research II* 49: 5131-5150.

Holligan P.M. et Groom S.B., 1986. Phytoplankton distributions along the shelf break. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 88B: 239-263.

Holme N.A. et Mc Intyre A.D., 1984. Methods for study of marine benthos. Blackwell Scientific Publications: 387 p.

Howson C.M. et Picton B.E., 1997. The Species Directory of the Marine Fauna and Flora of the British Isles and Surrounding Seas. Ulster Museum & The Marine Conservation Society: 508 p.

Hurrell J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitations. *Science*: 676-679.

Huston M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.

Ibanez F. et Dauvin J.-C., 1988. Long term changes (1977-1987) in a muddy fine-sand *Abra alba* - *Melinna palmata* community from the Western Channel : multivariate time-series analysis. *Marine Ecology Progress Series* 49: 65-81.

ICES, 2003a. Report of the ICES Working Group on Ecosystem Effects of Fishing Activities. ICES CM 2003/ACE:05: 193 p.

ICES, 2003b. Working Group on the Nephrops Stocks CM 2003/ACFM:18. Galway: 630 p.

ICES, 2004a. Working Group of the assessment of Southern Shelf Stocks of Hake, Monk and Melgrim ICES CM 2004/ACFM:02. ICES, Copenhagen: 451 p.

ICES, 2004b. Working group of the Assessment of Southern Shelf Demersal Stocks ICES CM 2004/ACFM:03. ICES, Ostende: 438 p.

Jean F., 1994. Modélisation à l'état stable des transferts de carbone dans le réseau trophique benthique de la Rade de Brest (France). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 170 p.

Jean F. et Thouzeau G., 1995. Estimation des variables d'état d'un modèle de réseau trophique benthique en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 318: 145-154.

Jennings S. et Kaiser M.J., 1998. The Effects of Fishing on Marine Ecosystem. *Advances in Marine Biology* 34: 201-352.

Jennings S., Lancaster J., Woolmer A. et Cotter J., 1999. Distribution, diversity and abundance of epibenthic fauna in the North Sea. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 385-399.

Jennings S., Warr K.J., Greenstreet S.P.R. et Cotter A.J.R., 2000. Spatial and temporal patterns in North Sea fishing effort. Dans *Effects of fishing on non-target species and habitats* (Kaiser M. J. et de Groot S. J., eds), Blackwell Science: pp. 3-14.

Jennings S., Greenstreet S.P.R., Hill L., Piet G.J., Pinnegar J.K. et Warr K.J., 2002. Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Marine Biology* 141: 1085-1097.

Johnson K.H., Vogt K.A., Clark H.J., Schmitz O.J. et Vogt D.J., 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 372-377.

Joint I. et Pomeroy A., 1993. Phytoplankton biomass and production in the Southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 99: 169-182.

Josefson A.B. et Conley D.J., 1997. Benthic response to a pelagic front. *Marine Ecology Progress Series* 147: 49-62.

Josefson A.B., Jensen J.N. et Aertebjerg G., 1993. The benthos community structure anomaly in the late 1970s and early 1980s - a result of a major food pulse ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172: 31-45.

Jouanneau J.-M., Weber O., Cremer M. et Castaing P., 1999. Fine grained sediment budget on the continental margin of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research II* 46: 2205-2220.

Kaiser M.J., 2003. Detecting the effects of fishing on seabed community diversity: importance of scale and sample size. *Conservation Biology* 17: 512-520.

Kaiser M.J. et Spencer B.E., 1994. Fish scavenging behaviour in recently trawled areas. *Marine Ecology Progress Series* 112: 41-49.

Kaiser M.J. et Moore P.G., 1999. Obligate marine scavengers: do they exist. *Journal of Natural History* 33: 475-481.

Kaiser M.J. et De Groot S.J., 2000. Effects of Fishing on Non-Target Species and Habitats. 399 p.

Kaiser M.J., Armstrong P.J., Dare P.J. et Flatt R.P., 1998a. Benthic communities associated with a heavily fished scallop ground in the English Channel. *Journal of Marine Biological Association of the united Kingdom* 78: 1045-1059.

Kaiser M.J., Edwards D.B., Armstrong P.J., Radford K., Lough N.E.L., Flatt R.P. et Jones H.D., 1998b. Changes in the megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance. *ICES Journal of Marine Science* 55: 353-361.

Kaiser M.J., Rogers S.I. et Ellis J.R., 1999. Importance of Benthic Habitat Complexity for Demersal Fish Assemblages. *American Fisheries Society Symposium* 22: 212-223.

Kaiser M.J., Ramsay K., Richardson C.A., Spence F.E. et Brand A.R., 2000. Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology* 69: 494-503.

Kaiser M.J., Collie J.S., Hall S.J., Jennings S. et Poiner I.R., 2003. Impacts of fishing gear on marine benthic habitats. Dans *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem* (Sinclair M. et Valdimarsson G., eds), CAB international.

Kamenos N.A., Moore P.G. et Hall-Spencer J.M., in press. Attachment of the juvenile queen scallop (*Aquipecten opercularis* (L.)) to maerl in mesocosm conditions; juvenile habitat selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.*

Karakassis J. et Eleftheriou A., 1997. The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 160: 185-196.

Koutsikopoulos C., Beillois P., Leroy C. et Taillefer F., 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta* 21: 335-344.

Kröncke I., 1995. Long-term changes in the North Sea Benthos. *Senckenbergiana Maritima* 26: 73-80.

Kröncke I., Dippner J.W., Heyen H. et Zeiss B., 1998. Long term changes in macrofaunal communities of Nordeney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Marine Ecology Progress Series* 167: 25-36.

Kruskal, J. B., 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29: 1-27.

Künitzer A., Basford D., Craeymeersch J., Dewarumez J.-M., Dörjes J., Duineveld G.C.A., Eleftheriou A., Heip C., Herman P., Kingston P., Niermann U., Rachor E., Rumhor H. et De Wilde P.A.J., 1992. The benthic infauna of the North Sea: species distribution and assemblages. *ICES Journal of Marine Science* 49: 127-143.

Lagardère J.P., 1977. Recherche sur la distribution verticale et l'alimentation des crustacés décapodes benthiques de la pente continentale du Golfe de Gascogne. *Bulletin du centre d'étude et de recherche scientifique* 11: 367-440.

Lampert L., 2001. Dynamique saisonnière et variabilité pigmentaire des populations phytoplanctoniques dans l'Atlantique Nord (Golfe de Gascogne). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 294 p.

Lampert L., Quéguiner B., Labasque T., Pichon A. et Lebreton N., 2002. Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (North-East Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophycea) in spring 1998. *Continental Shelf Research* 22: 1225-1247.

Lazure P., 1997. Circulation des eaux dans le Golfe de Gascogne. *10èmes rencontres interégionales de l'AGLIA*, Saint Jean de Luz: pp. 26-27.

Lazure P. et Jégou A.-M., 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta* 21: 165-177.

Le Bris H., 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la Rade de Lorient et la Baie de Vilaine. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 311 p.

Le Cann B., 1982. Evolution annuelle de la structure hydrologique du plateau continental au sud de la Bretagne. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 242 p.

Le Danois E., 1948. Les profondeurs de la mer. Payot: 303 p.

Le Fèvre-Lehoërff G., Brylinski J.M. et Castel J., 1997. Le Zooplancton. Dans *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perpectives.* (Dauvin J.-C., ed) Muséum National d'Histoire Naturelle: pp. 33-43.

Le Hir M., 2002. Les champs de blocs intertidaux à la pointe de la Bretagne (France). Biodiversité, structure et dynamique de la macrofaune. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 226 p.

Le Loc'h F. et Hily C., en prep. Benthic contribution to the secondary producers of the benthic and demersal food web (Bay of Biscay, NE Atlantic): dual stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*

Le Loc'h F. et Hily C., soumis. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus*/*Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*

Le Loc'h F., Thouzeau G., Lunven M., Lazure P., Andrieux-Loyer F., Philippon X. et Richard M., en prep. Vertical export of particulate matter on the continental shelf of the Bay of Biscay (NE Atlantic): Spacial and seasonal patterns.

Le Pape O., Jean F. et Ménesguen A., 1999. Pelagic and benthic trophic chain coupling in a semi-enclosed coastal system, the Bay of Brest (France): a modelling approach. *Marine Ecology Progress Series* 189: 135-147.

Lebart L., Morineau A. et Fenelon J.P., 1982. Traitement des données statistiques, méthodes et programmes. Dunod: 518 p.

Legendre L. et Legendre P., 1984. Ecologie numérique. Tome I : Le traitement multiple des données écologiques. Masson: 260 p.

Lesueur P. et Klingebiel A., 1976. Carte des sédiments superficiels du plateau continental du Golfe de Gascogne - Partie septentrionale (échelle 1/500 000).

Lesueur P., Jouanneau J.-M., Boust D., Tastet J.-P. et Weber O., 2001. Sedimentation rates and fluxes in the continental shelf mud in the Bay of Biscay (France). *Continental Shelf Research* 21: 1383-1401.

Lindeboom H.J. et De Groot S.J., 1998. The effects of different types of fisheries on the North Sea and Irish Sea benthic ecosystems. 404 p.

Lindeman R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of the ecology. *Ecology* 23: 399-418.

Loizeau V., Le Loc'h F., Philippon X., Le Guellec A.-M., Abarnou A. et Hily C., in prep. Trophic position and organochlorine concentrations in a marine food web: Hake (*Merluccius merluccius*) from the Bay of Biscay. *Marine Environmental Research*

Longhurst A., 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography* 13: 99-102.

Longhurst A., 1998. Ecological geography of the sea. Academic Press.

Lopez Jamar E., Francesch O., Dorrio A.V. et Parra S., 1995. Long-term variation of the infauna benthos of La Coruna Bay (NW Spain): results from a 12-year study (1982-1993). *Scientia Marina* 59: 49-61.

Loreau M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent and theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.

Loreau M., Naem A.E.M.S., P. I., Bengsstom J., Grime J.P., Hector A. et Hoopet D.U., 2001. Biodiversity and ecosystem functionning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.

Loyer S., 2001. Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI): 231 p.

Manickchand-Heileman S., Soto L.A. et Escobar E., 1998. A Prelimary Trophic Model Of the Continental Shelf, South-Western Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 885-899.

Maranon E., Holligan P.M., Varela M., Mourino B. et Bale A.J., 2000. Basin-scale variability of phytoplankton biomass production and growth in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research I* 47: 825-857.

Maurer D., Leathem W., Kinner P. et Tinsman J., 1979. Seasonal fluctuations in coastal benthic invertebrate assemblages. *Estuarine and Coastal Marine Science* 8: 181-193.

Maurice L., 1993. La qualité des eaux dans l'estuaire de la Gironde : synthèse. Contribution au livre blanc de la Gironde. Rapport interne, DEL/93.17.

Mazé R., 1987. Generation and propagation of non-linear internal waves induced by the tide over a continental slope. *Continental Shelf Research* 7: 1079-1104.

Mc Donald D.S., Little M., Eno C.N. et Hiscock K., 1996. Disturbance of benthic species by fishing activities: a sensitivity index. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 6: 257-268.

Mc Gowan J.A., Catyan D.R. et Dorman L.M., 1998. Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science* 281: 210-217.

Mc Intyre A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biological review* 44: 245-290.

Mc Intyre A.D., 1978. The benthos of the Western North Sea. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 172: 405-417.

Mc Clanahan T.R. et Mangi S., 2000. Spillover of exploitable fishes from a marine park and its effect on the adjacent fishery. *Ecological Applications* 10: 1792-1805.

Menesguen A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : peuplements, dynamique de populations, predation exercée par les poissons. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 127 p.

Monbet Y., 1972. Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon (application de l'analyse factorielle). Thèse, Université Aix-Marseille: 98 p.

Moreau S., Bertru G. et Buson C., 1998. Seasonnal and spatial trends of nitrogen and phosphorus loads to the upper catchment of the River Vilaine (Brittany): Relationships with land and use. *Hydrobiologia* 373: 1-3.

Morin P., Le Corre P., Marty Y. et L'helguen S., 1991. Evolution printanière des éléments nutritifs et du phytoplancton sur le plateau continental armoricain (Europe du Nord-Ouest). *Oceanologica Acta* 14: 263-279.

Odum E.P. et Heald E.J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. Dans *Estuarine Research* (Cronin L. E., ed) Academic Press: pp. 265-286.

Okey T.A. et Pauly D., 1999. A Mass-Balanced Model of Trophic Flows in Prince William Sound: Decompartimentalizing Ecosystem Knowledge. Dans *Ecosystem Approaches for fisheries Management* University of Alaska Sea Grant: pp. 621-635.

Olaso I., 1990. Distribution y abundancia del megabenthos invertebro en fondos de la plateforma cantabrica. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía* 5: 1-128.

Olaso I., Sanchez F. et Pineiro C.G., 1994. Influence of anchovy and blue whiting in the feeding of Northern Spain hake. *International Council for the Exploration of the Sea* P:9: 1-14.

Olaso I., Velasco F., Pereda P. et Pérez N., 1996. Importance of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) discarded in the diet of lesser-spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) in the Cantabrian Sea. *ICES CM* 1996/Mini:2: 1-18.

OSPAR, 2000. Quality status report 2000 region IV Bay of Biscay and Iberian Coast. OSPAR Commission, London: 134 p.

Pace M.L., Glasser G.E. et Pomeroy L.R., 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. *Marine Biology* 82: 47-63.

Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.

Paine R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 31-93.

Paramor O. A. L., Frid C. L. J., Borges M. F., Daan N., Gray T. S., Hatchard J. L., Hill L., Jarowski A., Mikalsen K., Piet G. J., Ragnarsson S. A., Scott C. L., Silvert W. et Taylor L., 2002. Developing a Fisheries Ecosystem Plan for the North Sea. *ICES CM*, 2002/W:05: 14 p.

Pauly D. et Christensen V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257.

Pauly D., Soriano-Bartz M. et Palomares M.L., 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosytem models. Dans *Trophic models of aquatics ecosystems. ICLARM Conference Proceedings* (Christensen V. et Pauly D., eds): pp. 1-13.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. et Torres F., 1998. Fishing down marine food web. *Science* 279: 860-863.

Pearson T.H., 1971. Studies of the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs linnhe and Eil, West coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparaison of feeding groups. *Vie et Milieu* suppl. (22): 53-91.

Pearson T.H., Josefson A.B. et Rosenberg R., 1985. Petersen's benthic stations revisited, I. Is the Kattergatt becoming eutrophic ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 92: 157-206.

Pearson T.H., Duncan G. et Nuttall J., 1986. Long term changes in the benthic communities of Loch Linnhe and Loch Eil (Scotland). *Hydrobiologia* 142: 121-127.

Pedersen J., 1999. Diet comparison between pelagic and demersal whiting in the North Sea. *Journal of Fish Biology* 55: 1096-1113.

Pérès J.-M. et Picard J., 1958. Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerrannée. *Revue des travaux de la station marine d'Endoume* 22: 5-22.

Petitgas P., 1991. Contributions géostatistiques à la biologie des pêches maritimes. Thèse, Ecole des Mines: 211 p.

Pielou E.C., 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and measure. *American Naturalist* 100: 463-465.

Pilskaln C.H., Churchill J.H. et Mayer L.M., 1998. Resuspension of sediment by bottom trawling in the Gulf of Maine and potential geochimical consequences. *Conservation Biology* 12: 1223-1229.

Pinedo S., Sarda R. et Martin D., 1997. Comparative study of the trophic structure of soft-bottom assemblages in the Bay of Blanes (Western Mediterranean Sea). *Bulletin of Marine Science* 60: 529-542.

Pinot J.-P., 1974. Le précontinent breton entre Penmarc'h, Belle-Ile et l'escarpement continental, étude géomorphologique. Impram: 256 p.

Planque B., Beillois P., Jégou A.-M., Lazure P., Petitgas P. et Puillat I., 2003. Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay: the 1990s in the context of the interdecadal changes. *ICES Marine Science Symposia* 219: 61-70.

Platt T. et Irwin B., 1973. Caloric content of phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 18: 306-310.

Poulard J.C. et Boucher J., 1997. Spatial distribution of species assemblages in the Celtic Sea and the Bay of Biscay. *ICES group on Ecosystem Effects of Fishing meeting*: 1-8.

Qinghong L., 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its applications. *Environmental Monitoring and Assessment* 34: 271-287.

Quéguiner B., 1988. Le Mor-Bras: richesse et perturbations d'un écosystème côtier. Synthèse scientifique du programme pluriannuel 1983-1988 de la commission quadripartite chargée de l'aménagement halieutique et de la protection hydrobiologique de la baie de Quiberon-Vilaine. 134 p.

Quéro J.-C., Du Buit M.H. et Vayne J.J., 1998. Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanologica Acta* 21: 345-351.

Quiniou L., 1986. Les peuplements de poissons démersaux de la pointe de Bretagne. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale: 350 p.

Rachor E., 1982. Biomass distribution and production estimates of macro-endofauna in the North Sea. *ICES CM* 1982/L, 2: 1-10.

Rachor E. et Gerlach S.A., 1978. Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight. *Rapport de P.-V. Réunion du Conseil International d'Exploration de la Mer* 172: 418-431.

Raffin C., 2003. Bases biologiques et écologiques de la conservation du milieu marin en Mer d'Iroise. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 424 p.

Ramsay K. et Kaiser M.J., 1998. Demersal fishing disturbance increases predation risk for whelks (*Buccinum undatum* L.). *Journal of Sea Research* 39: 299-304.

Ramsay K., Kaiser M.J. et Hughes R.N., 1996. Changes in hermit crab feeding patterns in response to trawling disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 44: 63-72.

Ramsay K., Kaiser M.J. et Hughes R.N., 1998. Responses of benthic scavengers to fishing disturbance by towed gears in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224: 73-89.

Ramsay K., Kaiser M.J., Moore P.G. et Hughes R.N., 1997. Consumption of fisheries discards by benthic scavengers: utilization of energy subsidies in different marine habitats. *Journal of Animal Ecology* 66: 884-896.

Rees H.L., Pendle M.A., Waldock R., Limpenny D.S. et Boyd S.E., 1999. A comparison of benthic biodiversity in the North Sea, English Channel and Celtic Seas. *ICES Journal of Marine Science* 56: 228-246.

Reid P.C., Lancelot C., Gieskes W.W.C., Hagmeier E. et Weichart G., 1990. Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. *Netherlands Journal of Sea Research* 26: 295-331.

Reise K., 1982. Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea: are polychaetes about to take over ? *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 29-36.

Reise K. et Schubert A., 1987. Macrobenthic turnover in the subtidal Wadden Sea: the Norderaue revisited after 60 years. *Helgoländer Meeresunters* 41: 69-82.

Ricker W.E., 1969. Food from the sea. Dans *Ressources and Man. A study and recommandations by the commitee on Ressources and Man, Division of Earth Sciences, National Academy of Science National Research Council. Freeman*: pp. 87-108.

Roberts C.M., Bohnsack J.A., Gell F., Hawkins J.P. et Goodridge R., 2001. Effects of a marine reserves on adjacent fisheries. *Science* 294: 1920-1923.

Robinson L.A. et Frid C.L.J., 2003. Dynamic ecosystem models and the evaluation of ecosystem effects of fishing: can we make meaningful predictions? *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 5-20.

Rochet M.J. et Trenkel V.M., 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 86-99.

Rogers S.I. et Lockwood S.J., 1989. Observations on the capture efficiency of a two-meters beam trawl for juveniles flat fish. *Netherlands Journal of Sea Research* 23: 347-352.

Rogers S.I., Rijnsdorp A.D., Damm U. et Vanhee W., 1998. Demersal fish populations in the coastal waters of the UK and continental NW Europe from beam trawl survey data collected from 1990 to 1995. *Journal of Sea Research* 39: 79-102.

Rosenberg R., Gray J.S., Josefson A.B. et Pearson T.H., 1987. Petersen's benthic stations revisited. II. Is the Oslofjord and eastern Skagerrak enriched ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105: 219-251.

Rumhor H. et Kujawski T., 2000. The impact of trawl fishery on the epifauna of the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1389-1394.

Sainte-Marie B. et Hargrave B.T., 1987. Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait. *Marine Biology* 94: 431-443.

Sanchez F., Rodriguez-Cabello C. et Olaso I., 2002. The role of elasmobranchs in the Cantabrian Sea shelf ecosystem and impact of the fisheries on them. Northwest Atlantic Fisheries Organization: 16 p.

Sanders H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnology and Oceanography* 111: 245-258.

Sauriau P.-G., Guillaud J.-F. et Thouvenin B., 1996. Estuaire de la Loire. Qualité des eaux. 1984-1994. Rapport de synthèse de l'APEEL (association pour la protection de l'environnement de la Loire): 104 p.

Schmidt T., 2001. Global warming signature in observed winter precipitation in Northwestern Europe? *Climate Research* 17: 263-274.

Schwinghamer P., Guigné J.Y. et Siu W.C., 1996. Quantifying the impact of trawling on benthic habitat structure using high resolution acoustics and chaos theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 288-296.

Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D. et Hawkins C.M., 1986. Partitionning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series* 31: 131-142.

Schwinghamer P., Gordon D.C., Rowell T.W., Prena J., Mckeown D.L., Sonnichsen G. et Guigné J.Y., 1998. Effect of experimental otter trawling on superficial sediment properties of a sandy bottom ecosystem on the Grand Banks of Newfoundland. *Conservation Biology* 12: 1215-1222.

Shannon C.E. et Weaver W., 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press: 50 p.

Shepard F.P., 1954. Nomenclature based and sand-silt-clay ratios. *Journal of Sedimentological Petrology* 24: 151-158.

Shepard R. N., 1962. The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function. I. *Psychometrika* 27: 125-140. II. *Psychometrika*: 27, 219-246.

Sherman K., 1994. Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: An ecological perspective. *Marine Ecology Progress Series* 112: 277-301.

SHOM, 1994. Carte sédimentologique de Ouessant à Biscarrosse. 1 858 250.

Simon M., Grossart H.-P., Schweitzer B. et Ploug H., 2002. Microbial ecology of marine aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 28: 175-211.

Snelgrove P.V.R., Austen M.C., Boucher G., Heip C., Hutchings P.A., King G.M., Koike I., Lambshead J.D. et Smith C.R., 2000. Linking Biodiversity Above and Below the Marine-Water Interface. *BioScience* 50: 1076-1088.

Sorbe J.C., 1980. Régime alimentaire de *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) dans le sud du Golfe de Gascogne. *Revue des travaux de l'institut des pêches maritimes* 44: 245-255.

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

Steele J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harward University Press: 128 p.

Stork N.E., 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. Dans *Systematics and conservation evaluation* (Forey P. L., Humphries C. J. et Vane-Wright R. I., eds), Clarendon Press: pp. 81-100.

Thiebaux M.L. et Dickie L.M., 1993. Structure of the body size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems: a consequence of allometry in predator-prey interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1142-1158.

Thouzeau G., 1989. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 545 p.

Thouzeau G., 1991. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquatic living resources* 4: 77-99.

Thouzeau G. et Hily C., 1986. A.QUA.R.E.V.E. : une technique nouvelle d'échantillonnage quantitative de la macrofaune épibenthique des fonds meubles. *Oceanologica Acta* 11: 267-284.

Thouzeau G. et Lehay D., 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanologica Acta* 11: 267-284.

Thouzeau G. et Gros P., 1993. Flux verticaux pélagos-benthos : problématique, méthodologie et instrumentation nouvelle. *Océanis* 19: 91-117.

Thouzeau G., Robert G. et Ugarte R., 1991a. Faunal assemblages of benthic megainvertebrates inhabiting sea scallop grounds from eastern Geoges Bank, in relation to environmental factors. *Marine Ecology Progress Series* 74: 61-82.

Thouzeau G., Robert G. et Smith S.J., 1991b. Spatial variability in distribution and growth of juvenile and adult sea scallops, *Placopecten magellanicus* (G.), on eastern Georges Bank (Northwest Atlantic). *Marine Ecology Progress Series* 74: 205-218.

Thouzeau G., Chauvaud L., Grall J. et Guérin L., 2000. Rôles des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 323: 815-825.

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 systematic* 33: 449-473.

Thrush S.F., Hewitt J.E., Cumminngs V.J. et Dayton P.K., 1995. The impact of habitat disturbance by scallop dredging on marine benthic communities: what can be predicted from the results of experiments ? *Marine Ecology Progress Series* 129: 141-150.

Thrush S.F., Hewitt J.E., Funnell G.A., Cummings V.J. et Ellis J.R., 2001. Fishing disturbance and marine biodiversity: the role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Marine Ecology Progress Series* 221: 255-264.

Thrush S.F., Hewitt J.E., Cummings V.J., Dayton P.K., Cryer M., Turner S.J., Funnel G.A., Budd R.G., Milburn C.J. et Wilkinson M.R., 1998. Disturbance of the marine benthic habitat by commercial fishing: impacts at the scale of the fishery. *Ecological Applications* 8 (3): 866-879.

Tilman D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.

Trask P.D., 1932. Origin and environment of source sediments of petroleum. Gulf Publishing Compagny: 323 p.

Tuck I.D., Hall S.J., Robertson M.R., Armstrong E. et Basford D.J., 1998. Effects of physical trawling disturbance in a previously unfished sheltered Scottish sea loch. *Marine Ecology Progress Series* 162: 227-242.

Tunberg B.G. et Nelson W.G., 1998. Do climatic oscillations influence cyclical patterns of soft bottom macrobenthic communities on the Swedish west coast? *Marine Ecology Progress Series* 170: 85-94.

Ulbrich U. et Christoph M., 1999. A schift of the NAO and incresing storm track activity over Europe due to anthropogenic greenhouse gas forcing. *Climate Dynamics* 15: 551-559.

Vanney J.R., 1969. Le précontinent du centre du Golfe de Gascogne. Recherches géomorphologiques. Thèse d'état: 365 p.

Varela M., 1996. Phytoplankton ecology in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 60: 45-53.

Velasco F., Olaso I. et Sanchez F., 1998. The role of cephalopods as forage for the demersal fish community in the southern bay of Biscay. *ICES CM* 1998/M:26: 15.

Vincent A. et Kurc G., 1969. Hydrologie, variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Revue des travaux de l'institut des pêches maritimes* 33: 79-96.

Vinogradov A.P., 1953. The elementary composition of marine organism. *Memory Sears Foundation Marine Research* 2: 1-647.

Wallace J.M. et Gutzler D.S., 1981. Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Monthly Weather Review* 109: 784-812.

Walters C.J. et Juanes F., 1993. Recruitement limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juveniles fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2058-2070.

Wardle C.S., 1993. Fish behaviour and fishing gear. Dans *Behaviour of Teleost fishes* (Pichner T. J., ed) Chapman & Hall: pp. 609-643.

Warwick R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* 92: 557-562.

Warwick R.M., 1988. Effects on community structure of a pollutant gradient-summary. *Marine Ecology Progress Series* 46: 207-211.

Warwick R.M. et Clarke K.R., 1994. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationship in disturbed benthic communities. *Marine Biology* 118: 739-744.

Warwick R.M., Pearson T.H. et Ruswahyni, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Marine Biology* 95: 193-200.

Wattimena S. et Thouzeau G., 1995. Variabilité saisonnière de la structure trophique et de la biodiversité du macrobenthos en Manche occidentale. *Journal de Recherche en Océanographie* 20: 153-154.

Weber O., Arbouille D. et Faugeres J.-C., 1987. Séquences sédimentaires granuloclassées de haute énergie sur une plate-forme continentale à niveau marin constant : exemple de la plate-forme atlantique du Nord de l'Aquitaine (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 19: 1191-1194.

Whitman J.D. et Sebens K.P., 1992. Regional variation in fish predation intensity: a historical perpective in the Gulf of Maine. *Oecologia* 90: 305-315.

Wieking G. et Kröncke I., 2003. Macrofauna communities of the Dogger Bank (central North Sea) in the late 1990s: spatial distribution, species composition and trophic structure. *Helgoland Marine Research* 57: 34-46.

Wildish D.J., 1984. Geographical distribution of macrofauna on sublittoral sediments of continental shelves: a modified trophic ration concept. *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium*, Cambridge University Press, Gibbs P. E.: pp. 335-345.

Zeiss B. et Kröncke I., 1997. Long-term macrofaunal studies in a subtidal habitat of Nordeney (East Frisia, Germany) from 1978 to 1994. I. The late winter samples. *Oceanologica Acta* 20: 311-318.

Annexes

Annexe 1 :
liste des espèces rencontrées sur le plateau continental Nord Gascogne

Embranchement	Genre	Espèce
PORIFERA	Eponge	ind
	Leucon	sp.
BRYOZOA	Bryozoaire	ind
CNIDARIA	*Actinauge*	*richardi*
	Adamsia	*carcinopados*
	Alcyonium	*digitatum*
	Anémone	ind
	Calliactis	*parasitica*
	Caryophylli	sp.
	Caryophyllia	*smithii*
	Cerianthus	*membranaceus*
	Edwardsia	sp.
	Hydraire	ind
	Pennatula	*phosphorea*
	Plumularia	*catharina*
	Pteroïdes	*griseum*
	Virgularia	*mirabilis*
CHELICERATA	Pycnogonide	ind
BRACHIOPODA	Brachiopode	ind
	Gryphus	*vitreus*
	Terebratulina	*retusa*
	Terebratulina	sp.
CRUSTACEA	*Abludomelita*	*obtusata*
	Alpheus	*glaber*
	Ampelisca	*brevicornis*
	Ampelisca	*spinipes*
	Anapagurus	*laevis*
	Anchialina	*agilis*
	Anonyx	*sarsi*
	Anthura	*gracilis*
	Astacilla	*longicornis*
	Astacilla	sp.
	Atelecyclus	*rotundatus*
	Atylus	*vodlomensis*
	Bodotria	*pulchella*
	Bodotria	*scorpioides*
	Callianassa	*subterranea*
	Campylaspis	*macrophthalma*
	Campylaspis	*rubicunda*
	Cancer	*pagurus*
	Ceradoccus	*semiserratus*
	Chlorotocus	*crassicornis*
	Cirolana	*borealis*
	Cirolana	sp.
	Copépode	ind
	Corystes	*cassivelaunus*
	Crangon	*allmanni*
	Crangon	*bispinosus*
	Crangon	*echinulatus*
	Crangon	*trispinosus*
	Crangonidae	ind
	Cumacé	ind
	Cymodoce	*truncata*
	Diastylis	*bradyi*
	Diastylis	*cornuta*

Diastylis	*laevis*
Diastylis	sp.
Diastyloides	*biplicata*
Dichelopandalus	*bonnieri*
Dynamene	*bidentata*
Ebalia	*cranchii*
Ebalia	*tuberosa*
Ebalia	*tumefacta*
Epimeria	*conigera*
Eudorella	*truncata*
Eurydice	*affinis*
Eurynome	*aspera*
Eurynome	sp.
Eusirus	*longipes*
Galathea	*dispersa*
Galathea	sp.
Geryon	*trispinosus*
Gnathia	sp.
Goneplax	*rhomboides*
Haploops	*setosa*
Haploops	*tubicola*
Harpinia	*antennaria*
Heterocrypta	*maltzani*
Hippomedon	*denticulatus*
Homarus	*gammarus*
Ichnopus	*spinicornis*
Idotea	*baltica*
Inachus	sp.
Inachus	*dorsettensis*
Inachus	*phalangium*
Inachus	*communissimus*
Inachus	*leptochirus*
Iphimedia	*minuta*
Iphinoe	*serrata*
Iphinoe	sp.
Iphinoe	*trispinosa*
Ischyrocerus	*anguipes*
Isopode	ind
Jaxea	*nocturna*
Lembos	*denticarpus*
Leucothoe	*richardii*
Liocarcinus	*depurator*
Liocarcinus	*holsatus*
Liocarcinus	*pusillus*
Liocarcinus	sp.
Lophogaster	*typicus*
Lyssianassidae	ind
Macropipus	*tuberculatus*
Macropodia	*tenuirostris*
Macropodia	*deflexa*
Macropodia	*rostrata*
Maera	*othonis*
Maerella	*tenuimana*
Maja	*squinado*
Meiosquilla	*desmaresti*
Monodaeus	*couchi*
Munida	*rugosa*
Natatolana	*borealis*

	Necora	*puber*
	Nephrops	*norvegicus*
	Nyctiphanes	*couchi*
	Oedicerotidae	ind
	Opisa	*cf. eschrichtii*
	Ostracode	ind
	Pasiphaea	*sivado*
	Pasiphaea	*multidentata*
	Pagurus	*pridaux*
	Pagurus	*bernhardus*
	Pagurus	*forbesii*
	Pagurus	*pubescens*
	Pagurus	sp.
	Palaemonetes	*varians*
	Pandalina	*brevirostris*
	Panoplea	*minuta*
	Parametaphoxus	*fultoni*
	Philocheras	*sculptus*
	Photis	*longicaudata*
	Phtisica	*marina*
	Pleurocrypta	*longibranchiata*
	Podoprion	*bolivari*
	Polybius	*henslowi*
	Pontophilus	*spinosus*
	Processa	*canaliculata*
	Processa	*nouvelli*
	Processa	sp.
	Pseudoparatanais	*cf. batei*
	Pseudoprotella	*phasma*
	Scalpellum	*scalpellum*
	Scopelocheirus	*hopei*
	Scyllarus	*arctus*
	Solenocera	*membranacea*
	Sphaeroma	*serratum*
	Tanaidacé	ind
	Tryphosites	*longipes*
	Upogebia	*deltaura*
	Urothoe	*elegans*
	Zoe	(larves)
ECHINODERMATA	*Amphiura*	*chiajei*
	Amphiura	*filiformis*
	Amphiura	*securigera*
	Anseropoda	*placenta*
	Asterias	*rubens*
	Asteridé	ind
	Asterina	*gibbosa*
	Astropecten	*irregularis*
	Astropecten	sp.
	Brissopsis	*lyrifera*
	Ceramaster	*placenta*
	Echinidé	ind
	Echinocardium	*cordatum*
	Echinocyamus	*pusillus*
	Echinus	*acutus*
	Echinus	*esculentus*
	Henricia	sanguinolata
	Holothurie	ind
	Labidoplax	*digitata*

	Leptometra	*celtica*
	Leptopentacta	*elongata*
	Luidia	*sarsi*
	Ophiopecten	*scutatum*
	Ophiopsila	*annulosa*
	Ophiothrix	*fragilis*
	Ophiura	*affinis*
	Ophiura	*albida*
	Ophiura	*ophiura*
	Ophiura	*texturata*
	Ophiuridé	ind
	Plutogaster	*bifrons*
	Porania	*pulvillus*
	Spatangus	*purpureus*
	Sphaerechinus	*granularis*
	Tethyaster	*subinermis*
	Thyone	*inermis*
	Trachythyone	*elongata*
MOLLUSCA	*Abra*	*alba*
	Abra	*nitida*
	Abra	*prismatica*
	Actaeon	*tornatilis*
	Aequipecten	*opercularis*
	Alloteuthis	sp.
	Anatoma	*crispata*
	Anomia	sp.
	Antalis	*entalis*
	Apporhais	*pespelicani*
	Arca	*tetragona*
	Arcopagia	*crassa*
	Arcopella	*balaustina*
	Astarte	*sulcata*
	Azorinus	*chamasolen*
	Barnea	*candida*
	Bathyarca	*pectunculoides*
	Buccinum	*undatum*
	Buccinum	*humphreysianum*
	Calliostoma	*granulatum*
	Calliostoma	sp.
	Capulus	*ungaricus*
	Chaetoderma	*nitidulum*
	Chamelea	*gallina*
	Chlamys	*striatus*
	Chlamys	*varia*
	Cingula	*cingillus*
	Cingula	*vitrea*
	Circomphalus	*casina*
	Clausinella	*fasciata*
	Colus	*gracilis*
	Comarmondia	*gracilis*
	Corbula	*gibba*
	Crassadoma	*pusio*
	Cuspidaria	*costellata*
	Cuspidaria	*cuspidata*
	Cuspidaria	*rostrata*
	Cylichna	*cylindracea*
	Diplodonta	*rotundata*
	Donax	*vittatus*

Doris	sp.
Dosinia	*lupinus*
Eledone	*cirrhosa*
Emarginula	sp.
Emarginula	*fissura*
Epitonium	*clathrus*
Epitonium	*trevelyanum*
Erato	*voluta*
Eulima	sp.
Euspira	*catena*
Euspira	*pulchella*
Galeodea	*rugosa*
Goodallia	*triangularis*
Hiatella	*arctica*
Hyala	*vitrea*
Hyalopecten	*similis*
Illex	*coindeti*
Jupiteria	*commutata*
Lepeta	*caeca*
Leptonacea	ind
Lima	sp.
Limaria	*hians*
Loligo	*forbesi*
Loligo	*vulgaris*
Lunatia	*fusca*
Lyonsia	*norwegica*
Mangelia	*brachystoma*
Mangelia	*nupperima*
Monia	*squama*
Myrtea	*spinifera*
Neolepton	*sulcatulum*
Neopycnodonte	*cochlear*
Nucula	*nitidosa*
Nucula	*sulcata*
Nuculoma	*tenuis*
Nudibranche	ind
Opisthobranche	ind
Palliolum	*striatum*
Palliolum	*tigerinum*
Pandora	*pinna*
Parvicardium	*exiguum*
Parvicardium	*minimum*
Pecten	*maximus*
Pharus	*legumen*
Phaxas	*pellucidus*
Philine	*punctata*
Philine	sp.
Pitar	*rudis*
Plagiocardium	*papillosum*
Pollinices	*montagui*
Poromya	*granulata*
Pseudamussium	*clavatum*
Pteria	*hirundo*
Raphitoma	*echinata*
Roxiana	*utriculus*
Scaphander	*ligniarus*
Sepia	*elegans*
Sepia	*officinalis*

	Sepia	*orbignyana*
	Sepiola	*atlantica*
	Sepiola	sp.
	Solecurtus	*chamasolen*
	Spirotropsis	*monterosatoi*
	Striarca	*lactea*
	Tellimya	*ferruginosa*
	Tellina	*donacina*
	Tellina	*incarnata*
	Tellina	*tenuis*
	Thracia	*convexa*
	Thracia	*phaesolina*
	Thracia	*pubescens*
	Thyasira	*flexuosa*
	Timoclea	*ovata*
	Todaropsis	*eblanae*
	Trivia	*arctica*
	Trophon	*barvicensis*
	Trophon	*muricatus*
	Turritella	*communis*
	Venus	*verrucosa*
	Yoldiella	*philippiana*
ANNELIDA	*Aglaophamus*	*rubella*
	Amaeana	*trilobata*
	Amage	*adspersa*
	Ammotrypane	*aulogaster*
	Ampharete	*grubei*
	Amphicteis	*gunneri*
	Amphictene	*auricoma*
	Ancistrosyllis	sp.
	Aonides	*oxycephala*
	Aphrodita	*aculeata*
	Aphroditidae	ind
	Aponuphis	*bilineata*
	Aponuphis	*fauveli*
	Aponuphis	*grubei*
	Arabella	*iricolor*
	Auchenoplax	*crinata*
	Capitella	*capitata*
	Capitellidae	ind
	Capitomastus	*minimus*
	Chaetopteridae	ind
	Chaetopterus	*sarsi*
	Chaetopterus	*variopedatus*
	Chaetozona	*setosa*
	Chone	sp.
	Cirratulidae	ind
	Cirriformia	*tentaculata*
	Clymene	sp.
	Clymenella	*cincta*
	Dasybranchus	*gajolae*
	Dasybranchus	sp.
	Diplocirrus	*glaucus*
	Ditrupa	*arietina*
	Drilonereis	*filum*
	Eteone	sp.
	Euclymene	*lumbricoides*
	Euclymene	*modesta*

Euclymene	*oerstedii*
Euclymene	*santanderensis*
Eulalia	*bilineata*
Eulalia	sp.
Eulalia	*tripunctata*
Eulalia	*viridis*
Eumida	*sanguinea*
Eunice	*harassii*
Eunice	*pennata*
Eunice	sp.
Eunice	*vittata*
Eunicidae	ind
Glycera	*alba*
Glycera	*capitata*
Glycera	*convoluta*
Glycera	*gigantea*
Glycera	*lapidum*
Glycera	*rouxii*
Glycera	sp.
Glycera	*unicornis*
Glyceridae	ind
Glycinde	*nordmanni*
Glyphohesione	*klatti*
Goniada	*emerita*
Goniada	*norvegica*
Goniada	sp.
Harmothoë	*extenuata*
Harmothoë	sp.
Hermonia	*hystrix*
Heterocirrus	*alata*
Heteromastus	*filiformis*
Hyalinoecia	sp.
Hyalinoecia	*tubicola*
Hydroïdes	*norvegica*
Jasmineira	*cf. elegans*
Lagisca	sp.
Lanice	*conchylega*
Laonice	*cirrata*
Leanira	sp.
Leanira	*yhleni*
Leptosyllis	*villosa*
Lumbrineris	*fragilis*
Lumbrineris	*gracilis*
Lumbrineris	*impatiens*
Lumbrineris	*latreilli*
Magelona	*alleni*
Magelona	sp.
Maldanidae	ind
Marphysa	*bellii*
Marphysa	sp.
Melinna	*palmata*
Microspio	sp.
Microspio	*steenstrupi*
Minuspio	*cirrifera*
Myriochele	sp.
Neanthes	*succinea*
Nematonereis	*unicornis*
Nephtys	*bilobata*

Nephtys	*caeca*
Nephtys	*hombergii*
Nephtys	*hystricis*
Nephtys	sp.
Nereidae	ind
Nereiphylla	*rubiginosa*
Nereis	*irrorata*
Nereis	sp.
Nereis	*zonata*
Nerine	*foliosa*
Ninoe	*armoricana*
Nothria	*conchylega*
Nothria	*britannica*
Notomastus	*latericeus*
Onuphidae	ind
Ophelina	*acuminata*
Ophelina	*cylindraucaudata*
Ophiodromus	*flexuosus*
Orbinia	*cuvieri*
Orbinia	*grubei*
Orbinia	*sertulata*
Orbinia	sp.
Owenia	*fusiformis*
Paradiopatra	*quadricuspis*
Paradoneis	*armata*
Paraonis	sp.
Pectinaria	*belgica*
Petta	*pusilla*
Pherusa	*eruca*
Pherusa	*plumosa*
Phyllochaetopteridae	ind
Phyllodoce	*maculata*
Phyllodoce	sp.
Pilargis	*verrucosa*
Pista	*cristata*
Pista	*maculata*
Poecilochaetus	*serpens*
Polycirrus	sp.
Polydora	*polybranchiata*
Polynoe	*caeciliae*
Praxilella	*gracilis*
Praxilella	*praetermissa*
Prionospio	*fallax*
Prionospio	*steenstrupi*
Rhamphobrachium	*brevibranchiatum*
Sabella	*pavonina*
Sabellidae	ind
Sabellides	*octocirrata*
Scalibregma	*inflatum*
Scololepis	*cantabra*
Scoloplos	*armiger*
Serpula	*vermicularis*
Serpulidae	ind
Spiochaetopterus	sp.
Spiophanes	*bombyx*
Spiophanes	*kroyeri*
Spirorbis	*spirorbis*
Sternaspis	*scutata*

	Sthenelais	*boa*
	Sthenelais	*limicola*
	Sthenelais	*minor*
	Streblosoma	*bairdi*
	Stylarioïdes	*eruca*
	Syllidae	ind
	Syllis	*gracilis*
	Terebellides	*stroemi*
	Travisia	*forbesi*
	Typosyllis	*armillaris*
	Websterinereis	*glauca*
NEMATODA	Nematode	ind
NEMERTEA	Nemerte	ind
PHORONIDA	*Phoronis*	sp.
SIPUNCULA	*Aspidosiphon*	*muelleri*
	Cucumaria	sp.
	Golfingia	*elongatum*
	Golfingia	*margaritacea*
	Golfingia	sp.
	Golfingia	*vulgaris*
	Onchnesoma	*steenstrupi*
	Phascolion	*strombus*
	Phascolosoma	*granulatum*
	Sipunculien	ind
	Sipunculus	*nudus*
CHORDATA	*Argentina*	*silus*
	Argentina	*sphyraena*
	Arnoglossus	*imperialis*
	Arnoglossus	*laterna*
	Ascidie	ind
	Ascidie coloniale	ind
	Aspitriglia	*cuculus*
	Buglossidium	*luteum*
	Callionymus	*lyra*
	Callionymus	*maculatus*
	Capros	*aper*
	Cepola	*rubescens*
	Conger	*conger*
	Ctenolabrus	*rupestris*
	Diazona	*violacea*
	Dicentrarchus	*labrax*
	Dicologoglossa	*cuneata*
	Engraulis	*encrasicolus*
	Eugyra	*arenosa*
	Eutriglia	*gurnardus*
	Gadiculus	*argenteus*
	Gaidropsarus	*mediterranea*
	Gaidropsarus	*macrophthalmus*
	Gaidropsarus	*vulgaris*
	Galeorhinus	*galeus*
	Galeus	*melastomus*
	Gobius	sp.
	Helicolenus	*dactylopterus*
	Hyperoplus	*lanceolatus*
	Lepidorhombus	*whiffiagonis*
	Lepidorhombus	*boscii*
	Lesueurigobius	*friesii*
	Lophius	*budegassa*

Lophius	*piscatorius*
Merlangius	*merlangus*
Merluccius	*merluccius*
Microchirus	*variegatus*
Micromesistus	*poutassou*
Microstomus	*kitt*
Molgula	*celtica*
Molgula	*occulta*
Molva	*molva*
Mullus	*surmuletus*
Mustelus	*asterias*
Mustelus	*mustelus*
Phrynorhombus	*norvegicus*
Phycis	*blennoides*
Pomatoschitus	*minutus*
Raja	*circularis*
Raja	*clavata*
Raja	*naevus*
Rhinonemus	*cimbrius*
Sardina	*pilchardicus*
Scomber	*japonicus*
Scomber	*scombrus*
Scyliorhinus	*canicula*
Solea	*vulgaris*
Sparus	*aurata*
Spondyliosoma	*cantharus*
Sprattus	*sprattus*
Squalus	*acanthias*
Torpedo	*marmorata*
Trachurus	*trachurus*
Trisopterus	*minutus*
Trisopterus	*luscus*
Zeus	*faber*

Annexe 2 :
Contenus stomacaux des poissons étudiés

Trisopterus minutus - petit tacaud

Régime alimentaire (pourcentages de biomasse) de *Trisopterus minutus* pour différentes classes de taille.

Taille (cm)	< 10	10-14	15-19	> 19
Nombre	19	65	67	35
Vacuité (%)	5,3	4,6	14,9	11,4
Proies	**Biomasse (%)**	**Biomasse (%)**	**Biomasse (%)**	**Biomasse (%)**
CRUSTACES				
Mysidacés/euphausiacés	**78,5**	**52,3**	**7,3**	**1,6**
Copépodes	**13,5**	**4,2**		
Décapodes caridés	**8,0**	**25,6**	**42,8**	**42,9**
Alpheus glaber		2,2	7,7	17,5
Crangon allmannii	2,4			
Pandalina brevirostris				0,5
Pontophilus spinosus		1,8		
indéterminé	5,6	21,6	35,1	24,9
Décapodes brachyoures			**3,1**	**20,2**
Atelecyclus rotundatus				
indéterminé			3,1	20,2
Décapodes macroures		**2,1**	**0,9**	**0,3**
Callianassa subterranea		1,6		
Jaxea nocturna		0,5		
Upogebia deltaura			0,9	0,3
Décapodes anoures		**1,5**	**5,3**	**14,3**
Galathea dispersa		1,5		
Munida rugosa			4,8	13,2
Pagurus pridauxi			0,5	1,1
Stomatopodes				**9,2**
Meiosquilla desmaresti				9,2
Amphipodes		**1,1**	**1,1**	
Amphipode indéterminé		1,1	1,1	
Isopodes			**0,9**	
Crustacés indéterminés		**4,2**	**5,9**	**4,9**
POLYCHETES		**2,6**	**3,8**	**0,1**
indéterminée		2,6	3,8	0,1
POISSONS		**6,4**	**28,9**	**6,5**
Callionymus maculatus			11,0	5,4
Trachurus trachurus		6,4	11,4	
Trisopterus minutus			0,7	1,1
indéterminé			5,8	

Merluccius merluccius - merlu

Régime alimentaire (pourcentages de biomasse) de *Merluccius merluccius* pour différentes classes de taille.

Taille (cm)	10-19	20-29	30-39	> 39
Nombre	54	55	25	7
Vacuité (%)	48,1	47,3	48,0	71,4
Proies	**biomasse (%)**	**biomasse (%)**	**biomasse (%)**	**biomasse (%)**
CRUSTACES				
Mysidacés/euphausiacés	**2,3**			
Décapodes caridés	**9,6**	**0,2**		
Crangon allmannii	1,6			
Crangonidae (autres)	1,1			
Pandalina brevirostris	0,2			
Processa canaliculata	1,8			
indéterminé	5,0	0,2		
Amphipodes	**0,8**			
Amphipode indéterminé	0,8			
Crustacés indéterminés	**0,2**			
POISSONS	**87,1**	**99,8**	**100**	**100**
Engraulis engraulis		3,1		
Micromesistius poutassou	9,7	32,6	23,6	
Sardina pilchardus		8,8		
Clupeidae (autres)	9,6	0,4	0,8	
Trachurus trachurus	29,1	54,9	75,0	100
Trisopterus minutus	19,4			
indéterminé	19,3		0,6	

Régime alimentaire de *Scyliorhinus canicula* - petite roussette.

Proies	Occurrence (%)	Nombre	Nombre (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES				
Mysidacés/euphausiacés				
Lophogaster typicus	18	27	5,7	0,4
autres	21	87	18,2	0,1
Décapodes anoures				
Galathea dispersa	2	3	0,6	0
Pagurus pridauxi	11	13	2,7	1,7
Décapodes brachyoures				
Ebalia tuberosa	1	1	0,2	0
Liocarcinus depurator	18	18	3,8	8,3
reste	25	-	-	11,4
Décapodes caridés				
Alpheus glaber	5	6	1,3	0,4
Chlorotoccus crassicornis	1	1	0,2	5,1
Crangon allmanni	4	4	0,8	0,2
Crangon echinulatus	1	1	0,2	0
Crangon trispinosus	1	1	0,2	0,2
Pontophilus spinosus	1	1	0,2	0
Processa canaliculata	6	6	1,3	0,8
Processa nouveli	1	1	0,2	0,3
Solenacea membranacea				
Hippolitidae	1	1	0,2	0
Pandalidae	2	2	0,4	0,1
Palaemonidae				
indéterminée	21	21	4,4	1,2
reste	30			15
Stomatopodes				
Meiosquilla desmaresti	13	13	2,7	2,0
Amphipodes				
Ampelisca spinipes	20	25	5,3	0,2
autres	6	6	1,3	0
Isopodes				
Astacylla longicrornis	1	1	0,2	0
Cirolaninae	2	3	0,6	0,1
Indeterminé	4	4	0,8	0,1
Céphalopodes				
indeterminé	6	6	1,3	2,2
ECHINODERMES				
Holothurie	6	6	1,3	0,9
POLYCHETES				
Glycera sp.	7	8	1,7	0,3
Goniada sp.	7	8	1,7	0,1
Leanira yhleni	2	6	1,3	0,1
Lumbrinereis fragilis	6	6	1,3	0,3
Eunicidae	10	10	2,1	0,4
Maldanidae	3	3	0,6	0,5
Onuphidae	13	13	2,9	0,1
Rhamphobrachium brevibrachiatum	39	81	17,0	1,5
indéterminé	12	13	2,9	0,3
POISSONS				
Argentina sphyraena	7	9	1,9	4,9
Lepidorhombus whiffiagonis	1	1	0,2	0,1
Lesueuriogobius friseii	1	1	0,2	0,5
Merluccius merluccius	1	1	0,2	2,0
Micromesistius poutassou	8	8	1,7	5,3
Sardina pilchardus	6	6	1,3	9,5
Trisopterus minutus	4	4	0,8	2,1
Trachurus trachurus	24	24	5,0	19,5
Clupeidea	4	4	0,8	0,6
indéterminé	11	11	2,1	1,2

Régime alimentaire de *Raja naevus* - raie fleurie.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Mysidacés/euphausiacés	**50,0**	**1,4**
Lophogaster typicus	8,3	0,5
Anchialina agilis	4,2	0,1
Euphausiacés	37,5	0,8
Décapodes brachyoures	**12,5**	**6,4**
Atelecyclus rotundatus	4,2	4,3
indéterminé	8,3	2,1
Décapodes macroures	**4,2**	**0,3**
Upogebia deltaura	4,2	0,3
Décapodes caridés	**41,6**	**29,5**
Processa canaliculata	12,5	3,6
Processa sp.	8,3	1,3
Solenacea membranacea	12,5	18,7
Palaemonidae	4,2	4,6
indéterminé	4,2	1,3
Stomatopodes	**8,3**	**0,4**
Meiosquilla desmaresti	8,3	0,4
Amphipodes	**29,2**	**1,5**
Ampelisca spinipes	16,7	0,7
Ampelisca sp.	4,2	0,1
Ichnopsus spinicornis	8,3	0,7
POLYCHETES		**1,4**
Leanira yhleni	4,2	0,1
Eunicidae	4,2	1,3
POISSONS	**54,0**	**58,2**
Callionymus lyra	4,2	6,3
Callionymus maculatus	16,7	2,2
Lepidorhombus whiffiagonis	4,2	2,2
Sardina pilchardus	4,2	43,8
Clupeidea	8,3	2,1
Gadidae	4,2	1,6
indéterminé	12,5	1,3

Régime alimentaire de *Lepidorhombus whiffiagonis* - cardine franche.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Décapodes anoures		
Munida rugosa	12,5	9,5
Décapodes brachyoures		
Liocarcinus pusillus	8,3	0,2
Liocarcinus depurator	8,3	0,7
Macropipus tuberculatus	4,2	0,3
indéterminé	4,2	0,9
Décapodes caridés		
Alpheus glaber	8,3	0,3
Solenacea membranacea	4,2	3,0
Crangonidae	4,2	0,2
indéterminé	4,2	3,2
Stomatopodes		
Meiosquilla desmaresti		
Céphalopodes		
Indéterminé	4,2	2,4
POISSONS		
Arnoglossus imperialis	4,2	20,2
Callionymus maculatus	12,5	7,5
Lepidorhombus whiffiagonis	4,2	14,1
Micromesistius poutassou	4,2	3,9
Trachurus trachurus	20,8	33,2
indéterminé	8,3	0,4

Régime alimentaire de *Trisopterus luscus*- grand tacaud.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Copépodes	**3,8**	**0,2**
Mysidacés/euphausiacés	**11,5**	**0,6**
Décapodes anoures	**15,3**	**7,0**
Galathea dispersa	11,5	6,5
Pagurus pridauxi	3,8	0,5
Décapodes brachyoures		**26,9**
Inachus dorsettensis	3,8	1,2
Liocarcinus depurator	11,5	24,3
indéterminé	11,5	1,6
Décapodes caridés	**46,2**	**9,3**
Alpheus glaber	15,4	3,1
Crangon allmanni	3,8	0,5
Processa canaliculata	7,7	3,1
Processa sp.	3,8	0,5
Crangonidae	3,8	0,5
Pandalidae	3,8	0,3
indéterminé	7,7	1,5
Stomatopodes	**3,8**	**0,3**
Meiosquilla desmaresti	3,8	0,3
Amphipodes	**7,7**	**1,2**
Ampelisca spinipes	7,7	1,2
POLYCHETES	**7,7**	**0,5**
POISSONS		**52,8**
Callionymus maculatus	3,8	2,5
Micromesistius poutassou	7,7	2,3
Trisopterus minutus	3,8	7,0
Trachurus trachurus	15,4	38,0
Scomber scombrus	3,8	4,0
indéterminé		

Régime alimentaire de *Merlangius merlangus* - merlan.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Mysidacés/euphausiacés	**25,0**	**1,1**
Décapodes caridés		**84,2**
Alpheus glaber	50,0	56,7
Crangon allmanni	12,5	6,8
Processa nouveli	12,5	0,3
Chlorotoccus crassicornis	12,5	14,7
Crangonidae	12,5	1,7
indéterminé	25,0	4,0
POISSONS	**25,0**	**14,7**
indéterminé	25,0	14,7

Régime alimentaire de *Aspriglia cuculus* - grondin rouge.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Mysidacés/euphausiacés		**3,6**
Lophogaster typicus	8,3	1,8
autres	8,3	1,8
Décapodes anoures	**16,7**	**20,9**
Galathea dispersa	16,7	20,9
Décapodes brachyoures		**24.4**
Inachus dorsettensis	8,3	1,6
Ebalia cranchi	8,3	4,2
Liocarcinus pusillus	8,3	6,4
indéterminé		12,2
Décapodes caridés		**37,6**
Alpheus glaber	16,7	8,3
Crangon allmanni		
Phylocheras sculptus	8,3	1,9
Pandalina brevirostris	8,3	1,9
Pontophilus spinosus	8,3	2,9
Processa nouveli		
Chlorotoccus crassicornis		
Crangonidae		
indéterminé		22,6
indéterminés	**16,7**	**4,9**
POISSONS	**8.3**	**8.6**
Callionymus maculatus	8,3	8,6

Régime alimentaire de *Lophius budegassa* - baudroie noire.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Mysidacés/euphausiacés		
Décapodes caridés		
Solenacera membranacea	36,4	19,8
indéterminé	9,1	0,6
Décapodes brachyoures		
Macropipus tuberculatus	36,4	15,1
Liocarcinus depurator	18,2	2,4
ECHINODERMES		
Brissopsis lyrifera	**9,1**	**6,8**
POISSONS		
Merluccius merluccius	9,1	2,3
Trachurus trachurus	9,1	47,9
Trisopterus minutus	9,1	5,1

Régime alimentaire de *Lophius piscatorius* - baudroie blanche.

Proies	Occurrence (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Décapodes caridés		
Alpheus glaber	8,3	0,1
Isopodes		
Natatolana borealis	8,3	0,1
Céphalopodes		
Eledone cirrhosa	8,3	39,7
ECHINODERMES		
Henricia sanguineolata	8,3	2,0
POISSONS		
Arnoglossus imperialis	8,3	4,7
Callionymus maculatus	8,3	0,9
Merluccius merluccius	16,7	2,9
Microchirus variegatus	8,3	2,8
Trachurus trachurus	8,3	13,2
Trisopterus luscus	8,3	27,7
Gadidae	8,3	5,9

Régime alimentaire de *Solea vulgaris* - sole.

Proies	Abondance (%)	Biomasse (%)
CRUSTACES		
Mysidacés/euphausiacés	18,2	3,3
Décapodes macroures		
Jaxea nocturna	3,0	27,7
Décapodes caridés		
indéterminé	3,0	4,8
Amphipodes		
Ampelisca spinipes	54,6	27,1
Isopodes		
indéterminé	6,1	3,6
POLYCHETES		
Polychètes errantes	15,2	33,5

Dans le double cadre de la conservation des écosystèmes soumis à l'exploitation et du développement durable d'une pêcherie, cette étude intégrée d'écologie benthique concerne la structure, le fonctionnement et l'évolution des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne. Deux communautés distinctes ont été mises en évidence : une première dans la partie centrale de la Grande Vasière et une autre au niveau de la marge externe. Les divergences structurelles au sein de ces communautés traduisent un fonctionnement différent de ces deux écosystèmes contraints par des apports trophiques, des relations biotiques et des régimes de perturbations très différents. Des différences remarquables, notamment sur l'épifaune, ont été détectées en relation avec les perturbations engendrées par le passage des engins traînants. La comparaison des communautés à 35 ans d'intervalle révèle une évolution à long terme des entités biosédimentaires. La structure du réseau d'interactions trophiques a été précisée, en termes de niveaux trophiques et d'origine de la nourriture. Les apports trophiques par sédimentation ont été quantifiés. Aux échelles spatio-temporelles considérées, ils montrent une forte variabilité traduisant le rôle majeur des forçages physiques. Les données acquises au cours de cette étude ont été utilisées pour développer un modèle de réseau trophique à l'état stable de l'écosystème bentho-démersal de la Grande Vasière. A l'échelle annuelle, ce modèle révèle que la majeure partie des apports trophiques par sédimentation n'est pas consommée, que la pression de prédation exercée sur les consommateurs primaires benthiques est forte et que l'incidence des rejets de pêche dans le fonctionnement trophique de cet écosystème est faible. La définition de stratégies de gestion des pêcheries en terme de préservation des écosystèmes soumis à l'exploitation et de développement durable de ces activités doit prendre en compte l'ampleur et les rythmes de ces modifications.

In the double context of the conservation of ecosystems exposed to exploitation and the sustainable use of a fishery, this integrated benthic ecology study concerns the structure, functioning and evolution of the benthic communities of the north Bay of Biscay continental shelf. Two distinct communities were separated: the first in the central part of the Grande Vasière and the second offshore, on the external margin. The structural divergences within these communities reflects a different functioning of these two ecosystems forced by different trophic inputs, biotic relationships and disturbance sources. Remarkable differences, mainly on the epifauna, were detected in relation to the disturbances generated by the bottom-trawling gears. The comparison of the benthic communities separated by 35 years revealed a long term evolution of the biosedimentary units. The interactions within the trophic webs have been specified, in terms of trophic levels and food sources. The trophic inputs from the pelagic sedimentation were quantified. At the different spatio-temporal scales considered, these inputs showed a strong variability highlighting the major role of the physical forcing. The data collected in this study was used to develop a steady state trophic web model of the benthic-demersal ecosystem of the central part of the Grande Vasière. At the annual scale, this model reveals that the major part of the particle sedimentation imports is not consumed, the predation pressure exerted on the benthic primary consumers is important and that the consequences of the fishing discards in the trophic webs are weak. The definition of fisheries management strategies in terms of preservation of the exploited ecosystems and sustainable use of these activities must take into account the amplitude width and rates of these modifications.