La crépidule en rade de Brest : un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en répons aux fluctuations de l'environnement

Laurent Guérin

▶ **To cite this version:**

Laurent Guérin. La crépidule en rade de Brest : un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en répons aux fluctuations de l'environnement. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2004. Français. NNT : . tel-00113505

HAL Id: tel-00113505
https://theses.hal.science/tel-00113505

Submitted on 13 Nov 2006

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.

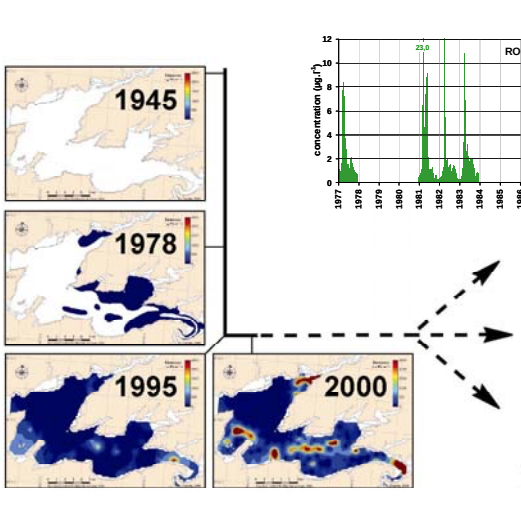
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

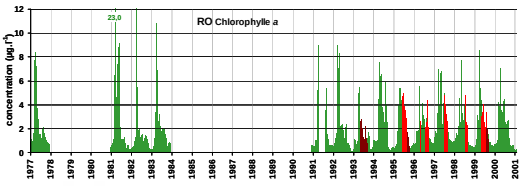
THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

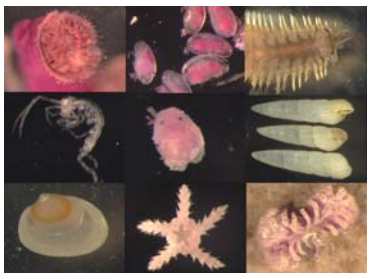
Spécialité : Océanologie Biologique et Environnement Marin

LA CREPIDULE EN RADE DE BREST : UN MODELE BIOLOGIQUE D'ESPECE INTRODUITE PROLIFERANTE EN REPONSE AUX FLUCTUATIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Laurent Guérin







décembre 2004

A la vie, à l'amour,

à l'amour de la vie …

REMERCIEMENTS

Le véritable carburant du progrès scientifique, ce sont les rêves des grands enfants. Cette essence est trop précieuse pour être gâchée ! A tous ceux, trop nombreux, qui n'ont pu continuer à vivre leurs rêves, qui n'ont pas eu ma chance et mon acharnement, je dédie ce travail. Il n'est qu'à compter les échantillons récoltés et analysés au cours de cette thèse pour se convaincre, s'il en est besoin, que ce travail n'est pas le fait d'un individu isolé, mais le résultat de la collaboration de nombreuses personnes. Sans toutes ces aides, il est probable que j'en serai encore à mesurer des crépidules avec un pouce distrophié, caractéristique anatomo-pathologique du crépidulologue acharné … Même si ceux qui y ont contribué (ou non) et de multiples façons connaissent déjà mon degré de reconnaissance, je tiens ici à faire apparaître tous ceux que j'ai actuellement en tête et pour plus longtemps encore dans le cœur.

Cette étude a été rendue possible grâce à plusieurs financements et à une gestion serrée du budget. Le conseil régional de Bretagne a accordé une bourse en 1999 qui m'a permis, grâce aux allocations chômage qui ont suivi, de me consacrer entièrement à ce travail. Le financement des expérimentations a été complété grâce à une partie des budgets de contrats de recherche (PNEC, Liteau) alloués à cette étude. Les laboratoires Géomer et Lemar, ainsi que l'IUEM, que ce soit par les moyens matériels ou humains, ont également contribué à financer ce travail. Enfin, je tiens à souligner qu'étant issu d'un milieu dit modeste, ma formation, du collège à l'université, n'a pu se faire que grâce aux bourses d'études et aux aides sociales. Si le système d'éducation en France a des défauts, il a encore au moins cette grande qualité de permettre aux enfants d'ouvriers qui le souhaitent et le peuvent de s'épanouir au cours de hautes études.

Je remercie messieurs Guy Bachelet et Georges Stora d'avoir accepté de juger ce travail et lu attentivement ce manuscrit dont la première version, il faut le dire, était parfois indigeste. Un grand merci également au professeur Jacques Clavier et à Pierre-Guy Sauriau, qui m'ont fait l'honneur de juger ce travail. Toutes les critiques constructives et la justesse de leurs remarques ont beaucoup apporté à ce manuscrit. Merci à Gérard Thouzeau pour avoir grandement contribué à initier cette étude et pour ses relectures pointilleuses lors de la rédaction. Merci à Jean-Claude Bodéré et Françoise Gourmelon d'avoir accepté d'assurer temporairement la direction de cette thèse. Enfin, je tiens à remercier François Cuq d'avoir accepté la direction de cette thèse et surtout de sa confiance et de ses encouragements. Ses qualités humaines ont donné tout son sens à cette fonction, et son départ précoce laisse à tous ceux qui l'ont connu un vide cruel. J'aimerai dédier ce travail à sa mémoire.

Au cours de mon parcours universitaire, j'ai eu la chance de recevoir l'enseignement éclairé de nombreux professeurs. Certains ont contribué également, par nos discussions, à entretenir chez moi cette passion de l'écologie marine. Merci à messieurs Michel Glémarec et Jean-Pierre Pinot, piliers émérites de la biologie et de la géographie marines, qui ont su toujours prendre de leur temps pour éclairer mes interrogations. Merci également à Alain Canard, Pierre Constant et Bernard Le Garff pour m'avoir donné le goût et l'esprit naturaliste, pour toutes les bestioles qui volent, rampent ou nagent. Merci à tous les thésards (Stéphanie Lescouiller, Guy Pinczon-du-Sel, Alexia Blanc et Eric) qui m'ont accueilli chaleureusement à la station de Bailleron et en particulier à Stéphanie pour m'avoir soutenu lors de ma migration de Rennes à Brest. Un grand merci à Jacques Grall et Laurent Chauvaud pour m'avoir accueilli en stage, au laboratoire et en mer, à Maryvonne Le Hir pour l'échantillonnage des îles du Ponant et à Iwan Le Berre pour m'avoir initié à la géomatique avec une grande patience envers un biologiste tout juste sorti de ses bottes et de son ciré.

Je souhaite exprimer toute ma reconnaissance aux laboratoires Géosystèmes (UMR 6554) et LEMAR (UMR 6539) et leurs directeurs successifs pour m'avoir accueilli et avoir permis la réalisation de ce travail. Merci à Emmanuel et Jacqueline Giraudet pour leur aide, de l'info à la carto, à Françoise Gourmelon pour ses conseils, à Isabelle Bioret pour sa gentillesse et à Fred Bioret pour sa bonne humeur légendaire. Merci à Annick Masson pour le dosage des sels nutritifs et à Elisabeth Nézan pour la détermination et les comptages phytoplanctoniques. Merci à Anne Donval pour le dosage des teneurs viscérales en pigments. Coralie Raffin, Jacques Grall et Michel Le Duff m'ont apporté une aide précieuse pour la détermination de nombreuses bestioles récalcitrantes. Merci à Jean-Marc Guarini pour ses conseils et son aide pour la cartographie du stock de crépidules. Merci à Jean-Pierre Oldra pour m'avoir permis de scier et meuler les carreaux collecteurs dans l'atelier du laboratoire Géosciences (UMR 6538). Merci à Alain Le Mercier, Monique Briand, André Coppillet et à l'ensemble du personnel de l'IUEM (Marc, Joëlle, Elisabeth et Eric, …).

Cette étude doit beaucoup aux stagiaires qui se sont succédés et qui ont su, du tri à la rédaction de leur rapport, allier travail, rigueur et bonne humeur. Je pense avoir au moins autant appris en pédagogie, qu'eux de mes diverses connaissances. Une amitié solide est également née de ces collaborations et je garde précieusement mon trophée des « 253 crépidules d'or© » comme une des plus grandes récompenses de cette étude. Un grand merci à Jérôme Baudrier, Anne-Sophie Poirot, Alexis Mutelet, Lionel Le Guern, Anne Lorrain, Delphine Benoit, Elodie Coquard, Mathieu Marzin, Jean-Paul Behaghel, Charlotte Roby, Thibaut Nebout, Nicolas LeTerreux, Amélie Crespel, Anne Henocq, et Philippe Ollier. Un grand merci également à Claire Mangold pour son aide au dépouillement des collecteurs post-larvaires et à Joëlle Richard pour le suivi partagé des crépidules en phorésie, qui ont fait l'objet de leurs D.E.A.

Les opérations intensives de terrain, compte-tenu des suivis nombreux et variés conduits pendant cette étude, ont mobilisé beaucoup de personnes. Pour l'ensemble des suivis, merci à Robert Marc qui a accepté de partager avec moi tant de jours sur ou sous l'eau, que nos pieds s'en sont palmés et nos dos voûtés, mais notre âme a acquis un caractère salé et nos yeux se sont gavés de tant de belles lumières dont la rade a le secret. Merci à Coralie Raffin, Maryvonne Le Hir, Jean-Pierre Oldra, Patrick Le Chevalier, Sylvain Chauvaud, Laurent Chauvaud, Joëlle Richard, Gérard Thouzeau et Fred Jean pour tous ces coups de palmes à la recherche de bestioles qui ne se mangent même pas. Merci à l'équipe d'encadrement du CAH 2000 et de la station de Roscoff pour m'avoir formé à la plongée scientifique. Merci à Fred Gorrity et à Scubaland pour m'avoir appris à être autonome et à faire passer la sécurité avant tout. Même au prix d'une carotte ou d'un quadrat laissé au fond, je dois à ce précepte d'être toujours rentré avec mes palanquées sans passer par la case caisson. Les campagnes océanographiques ont été rendues possibles grâce aux navires du CIRMAT (N.O. *Côtes de la Manche* et *Côte d'Aquitaine*) et de pêcheurs (*Barakuda*, *Bibifoc*) et à leurs équipages de marins, alliant compétence et efficacité, qui m'ont fait l'honneur, en plus, de leur amitié sincère. La campagne CREPIRAD d'octobre 2000 restera pour moi, humble chef de mission, un grand souvenir à la fois professionnel et personnel : merci à la « *Scientist Dream Team* » : Philippe Ollier (vice-amiral), Coralie Raffin, François Le Loc'h, Jacques Grall, Maria E. Pita, Mathieu Le Tixerant, Julie Marchal, Caroline Broudin, Carolina Lanchasas, Véronique Henry, Sophie Rozen, Hugo Vion, Marie Raffin, Guillaume Mairesse, Gaëlle Ardrieux et Dorothée Taddei. Merci également aux titulaires (Fred Jean, Laurent Chauvaud, Yves-Marie Paulet, Gérard Thouzeau) qui se sont relayés pendant ces 12 jours.

La liste des amitiés que j'ai pu nouer au cours de ces cinq ans est bien trop longue pour être détaillée ici, mais je tiens à saluer ceux qui ont partagé mon quotidien pendant cette période pleine d'émotions. Tout d'abord, les collègues connus lors de mes pérégrinations dans l'IUEM puis dans la vrai vie : Mathieu Le Tixerant, Cyril Tissot, Solène Le Berre, Iwan Le Berre, Marion Hardegen, Guillaume Marie, Caroline Ruffin, Delphine Van Waerbeck pour les géographes ; Ahmed Afli, Stefen Watimena, Jacques Grall, Coralie Raffin, Solène Connan, François Le Loc'h, Pascal Claquin, Maria E. Pita (grand merci pour l'accueil gastronomique à Vigo), Pierre Huonnic, Gwen Choquet, Xavier Dauvergne, Eva Bucciarelli (grand merci pour le « coatching » soutenance et les crèpes !), Claire Geslin, Morgane Gallinari, Joëlle Richard, Sophie Martin, Nicolas Dittert, Erwan ar Gall et Laurent Chauvaud pour les biologistes ; Angelina Blais et Gilles Jacovetti pour les géosciences. Sans aucun classement mais, comme nous avons tous tenté de le faire au cours des nombreuses activités Merscidoc, tous unis au-delà des étiquettes disciplinaires grâce à une solidarité désintéressée propre aux gens passionnés et ouverts. Je pense également à mes amis des doctoriales 2000 (Manue Ohran et Jean-'Ouis), du Cercle Naturaliste Brestois et du DEA de Géomorphologie 1996-97 (qui ont partagé avec moi le privilège d'être les premiers à passer des nuits blanches de rédaction dans un IUEM à peine terminé) : Seb Ledoux, Stan Geoffroy, Karim Elminfadi, Do Retière, tata Lulu Forget, Tessa Vidal, … Puissent nos chemins toujours se recroiser ! Je tiens à remercier tout spécialement les amis, encore plus anciens, qui m'ont soutenu et sorti de mes préoccupations scientifiques pour m'aider à garder les pieds sur terre ! Coralie Raffin est sans doute la personne qui a le plus contribué à l'aboutissement de ce travail, du début à la fin, que ce soit par des discussions éclairées, un soutien sans faille, son amitié et tant d'autres choses encore. Il n'est pas besoin d'en écrire des pages car sa générosité et une véritable, rare, intelligence du cœur savent déjà tout ce que j'en pense. C'est alors tout naturellement que je pense à Gaouët Mac Gaouët, du clan des Mac Rousic, co-fondateur de la guilde intergalactique de pacification et rédacteur en chef de la gazette rififienne, ainsi qu'à Philou Mac Denglos, jeune recrue de notre guilde, pour leurs amitiés si précieuses et solides. Un grand merci à Fred Gorrity pour les bons moments sur et sous l'eau (et autres breuvages), ainsi qu'à Erwann Belzebuth Madigou. Merci aussi à Frede Guillemin, qui n'est pas que blonde, et à Joe et Barbara Smith pour nous avoir tous accueillis dans la tanière océanographisée du Dubliners, même au-delà de la fermeture et du raisonnable. J'en profite pour dédier également ce travail à la mémoire de Joe, né et parti à la Saint-Patrick : dans chaque pub, ma première pinte aura toujours le goût de son rire et de son amitié. Merci à mes amis nantais, Stéphane Quirion et Sandra Berger, Xavier Zaza Bourges, Christophe et Stéphanie Pinier et môssieur Christophe Neuneuf qui m'ont soutenu depuis notre folle jeunesse à Sarzouille. Merci à Jim, Jimmy, Janis, Iggy, Angus, Amadeus, Gotlib, Fred, Pratt, O'Brian et tant d'autres dont les œuvres m'ont accompagné au cours des longues heures solitaires de tri, détermination et rédaction. Paysages, rade, ville de Brest : il est des villes qui, comme certaines personnes, dévoilent une âme précieuse, hors du commun, pour qui sait s'y plonger. Et, dans ces temps où paraître est plus facile qu'être, les plus belles âmes sont souvent cachées, protégées, derrière une apparence rude. Brest est de celles-ci et son âme raisonnera toujours en mon cœur, comme un cadeau rare et précieux.

Enfin, merci et mille choses à toi Caroline, pour m'avoir fait croire à ce conte de fée et pour toute tes qualités qui illuminent chaque jour encore plus ma vie. Merci à ma sœur Soizick, dont je ne suis pas peu fier, et merci à ma mère Liliane pour nous avoir portés jusque là : ce travail est avant tout le fruit de son courage et de sa force d'âme !

Merci et pardon aux crépidules et autres bestioles échantillonnées, mais comme disait Duras M. (*in* Desproges P., 1988) : « Je m'ai bien régaler ! ».

Alors, lecteur gastéronome, bon appétit !

THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité : Océanologie Biologique et Environnement Marin

Présentée par
Laurent Guérin

En vue de l'obtention du titre de Docteur
de l'Université de Bretagne Occidentale

LA CREPIDULE EN RADE DE BREST : UN MODELE BIOLOGIQUE D'ESPECE INTRODUITE PROLIFERANTE EN REPONSE AUX FLUCTUATIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Soutenue le 14 décembre 2004, devant la commission d'examen composée de messieurs :

Guy BACHELET	Directeur de recherche CNRS, UMR 5805 (EPOC Arcachon)	Rapporteur
Jacques CLAVIER	Professeur, Université de Bretagne Occidentale, Brest	Examinateur
Pierre-Guy SAURIAU	Chargé de recherche CNRS, UMR 10 (CREMA L'Houmeau)	Examinateur
Georges STORA	Directeur de recherche CNRS, UMR 6117 (COM Marseille)	Rapporteur
Gérard THOUZEAU	Chargé de recherche CNRS, UMR 6539 (LEMAR Brest)	Directeur de thèse

RESUME

Cette thèse fait suite aux nombreuses études menées en rade de Brest depuis plusieurs décennies par des biologistes, des biogéochimistes, des physiciens et des sédimentologues fournissant des séries de données à long terme, permettant d'appréhender l'évolution structurelle et fonctionnelle de cet écosystème. Dans le cadre général de la gestion des écosystèmes côtiers, l'approche développée dans cette étude consistant à associer un suivi des paramètres environnementaux avec celui des peuplements pélagiques et benthiques permet d'appréhender le fonctionnement global de l'écosystème étudié. Si la veille écologique entreprise depuis plus de 20 ans demandait à être poursuivie, c'est qu'un nouveau risque écologique (et économique) s'est affirmé lors des études préliminaires au Contrat de Baie : la prolifération d'un filtreur benthique exotique, compétiteur direct potentiel de la coquille Saint-Jacques : la crépidule, *Crepidula fornicata* (L.).

Espèce originaire des côtes atlantiques d'Amérique du Nord, la crépidule a été introduite en Europe occidentale à la fin du 19ème siècle, atteignant la rade de Brest dans les années 1940-1950. Par l'ampleur de sa prolifération en de nombreux secteurs du littoral de la Manche et de l'Atlantique, par les problèmes socio-économiques qu'elle génère vis à vis des activités de conchyliculture et de pêche côtière, et par les modifications qu'elle engendre sur le milieu, la crépidule suscite de nombreuses questions d'ordre fondamental sur les facteurs de prolifération des espèces introduites en milieu marin et rassemble tous les ingrédients d'un réel problème d'environnement littoral. Les pouvoirs publics sont aujourd'hui sollicités pour soutenir des opérations de lutte contre l'envahisseur, sans que la pertinence de ces opérations ne soit nécessairement établie. La nécessité de mieux comprendre les caractéristiques biologiques et la dynamique de dispersion de cette espèce invasive prends alors, d'un point de vue socio-économique, un caractère d'urgence et constitue un préalable indispensable à tout projet de nettoyage des fonds. En rade de Brest, les populations de crépidule atteignent localement des biomasses considérables, susceptibles d'interférer avec les stocks d'espèces commerciales ou de gêner leur exploitation. En outre, l'action de la crépidule, récemment mise en évidence, dans les phénomènes de blooms toxiques et de modification sédimentaire a des répercussions directes et parfois contradictoires sur l'ensemble de l'écosystème. Les mécanismes de prolifération de la crépidule en rade de Brest étaient cependant encore inconnus, notamment pour ce qui concerne l'accélération récente (15-20 ans) du processus. L'approche multidisciplinaire de ce travail permet d'étudier les mécanismes d'adaptation et de régulation naturelle de la crépidule en rade face aux fluctuations naturelles de l'environnement (hydroclimat) et aux perturbations anthropiques, et d'identifier ses impacts sur le fonctionnement de l'écosystème.

Après avoir exposé les grands traits physico-chimiques de la rade, le premier chapitre de cette thèse s'attache à décrire l'évolution temporelle d'une série de paramètres environnementaux en 1999 et 2000. La météorologie (température, irradiance, précipitations et vents) de la rade, puis l'hydrologie (apports des bassins versants, température, salinité, sels nutritifs, phytoplancton et matières en suspension) de trois sites représentatifs des masses d'eau de la rade sont présentées. Une étude sédimentologique (granulométrie, matières organiques et pigments chlorophylliens) permet ensuite de caractériser l'évolution de ce compartiment sur ces trois sites pendant cette période. La synthèse de données antérieures permet de comparer les paramètres environnementaux suivis en 1999-2000 avec leur évolution à long terme (sur 30 ans). Les tendances récentes observées sur la production primaire résultent en partie des apports croissants en nitrates par les rivières drainant les bassins versants mais semblent également indiquer un rôle de plus en plus important des suspensivores benthiques (avec une contribution majeure de la crépidule) dans le contrôle de la production primaire planctonique. Le rôle éventuel des filtreurs (par leur activité de filtration et de biodéposition) dans le rétro-contrôle de cette production primaire témoignerait d'un fort couplage pelagos-benthos dans l'écosystème rade de Brest.

Après un rappel des connaissances biologiques sur la crépidule et de l'historique de son invasion, le deuxième chapitre s'intéresse à la dynamique de prolifération de l'espèce en rade de Brest. Dans une première partie, l'aire de répartition et le stock de crépidules sont estimés pour l'année 2000, par traitement géostatistique des données issues d'un échantillonnage systématique à la drague quantitative AQUAREVE, couvrant l'infralittoral de la rade. L'extension de la population entre 1995 et 2000 et la dynamique des structures démographiques sont appréhendées. Dans la partie suivante, la dynamique de population de *C. fornicata* est étudiée sur deux sites ateliers au travers de plusieurs suivis mensuels selon différentes méthodologies (collecteurs post-larvaires, suceuse à sédiment, drague). La variabilité du cycle reproducteur et du recrutement de plusieurs populations (chaînes libres / crépidules en phorésie sur des coquilles Saint-Jacques), les périodes et intensités des pontes des crépidules en phorésie ont été mises en évidence. Les structures démographiques et les variations annuelles des densités, les relations allométriques et les distributions de taille par stade sexuel, et l'amorce de courbes de croissances ont également pu être établies pour ces différentes populations. L'évolution des structures des chaînes est décrite pour les crépidules en phorésie. Enfin, la dernière partie traite de l'alimentation de ce mollusque. Le suivi de la variabilité de la teneur viscérale en pigments chlorophylliens et de la composition isotopique du pied pendant la période productive en 2000, couplé au suivi hydrologique, permet de préciser les sources trophiques potentielles et l'influence de divers paramètres environnementaux sur l'alimentation.

Le troisième chapitre resitue la place de la crépidule au sein des peuplements benthiques de la rade, à trois échelles de taille des organismes : le recrutement post-larvaire, la macrofaune (> 1 mm) et la mégafaune (> 1 cm). Les fixations des stades post-larvaires (collecteurs) ont été suivis mensuellement sur un site en 1999 et 2000. La macrofaune a été étudiée sur les trois sites ateliers par échantillonnage du sédiment (suceuse), à une fréquence saisonnière pendant ces deux années. L'échantillonnage de la mégafaune sur l'ensemble de la rade en octobre 2000 permet la comparaison avec les données obtenues selon la même technique en 1995. L'étude de la dynamique de recrutement post-larvaire du peuplement néoinstallé permet de compléter l'étude expérimentale *in situ* réalisée sur le recrutement de *C. fornicata* dans le second chapitre et de discriminer les facteurs biotiques et abiotiques responsables des évolutions observées. Dans une deuxième partie, les structures taxo-trophiques des peuplements des trois sites ateliers et leurs évolutions saisonnières sont caractérisées ; le rôle de la crépidule sur la structuration et la dynamique des communautés a pu être précisé et l'habitat "strate à crépidule" a été défini. La dernière partie présente les

interactions entre la crépidule et d'autres espèces de la mégafaune à l'échelle des différentes entités biosédimentaires de la rade. L'étude de la diversité spécifique réalisée et l'approche fonctionnelle utilisée soulignent la place importante de l'espèce invasive dans l'écosystème.

Les conclusions générales permettent de croiser toutes ces informations afin de mieux comprendre les causes de la prolifération actuelle de la crépidule en rade, et ses impacts sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème. L'analyse des conditions favorables à la prolifération de la crépidule en rade permet de mieux appréhender les processus d'évolution de son aire de répartition et de son stock jusqu'en 2000. Leurs évolutions futures sont envisagées et des recommandations sont proposées pour tenter d'en limiter l'extension et de sauvegarder ou de reconquérir des zones favorables au semis des juvéniles de *Pecten maximus* afin de pérenniser la pêcherie de coquilles Saint-Jacques en rade de Brest. Cette étude a également permis une description des peuplements benthiques soumis à cette invasion et constitue un état de référence de la mégafaune de la rade en 2000. Les impacts de la crépidule sur l'écosystème (colonne d'eau, sédiment et biocénoses) ont été précisés et des perspectives d'études sont proposées dans le cadre de la gestion intégrée de cet écosystème.

Mots clés : Espèce invasive proliférante, distribution, recrutement, faune associée, impacts sur le fonctionnement global.

Sur l'ensemble du programme, 1250 échantillons hydrologiques, 300 profils de sonde, plus de 150 échantillons sédimentologiques et 300 échantillons biologiques ont été analysés. Parmi ces derniers, la campagne de cartographie correspond à près de 1000 m² dragués, soit 100 m^3 de sédiments tamisés sur une maille de un centimètre et triés pour en extraire la faune (dont environ une tonne de crépidules). En terme de biodiversité, 150 taxons de post-larves, 270 de macrofaune (>1 mm) et plus de 180 de mégafaune (>1 cm) ont ainsi pu être inventoriés, soit, en terme d'abondance, 44 377 individus pour la macrofaune et 331 055 pour la mégafaune. Au total, 282 237 crépidules ont été mesurées afin d'étudier la dynamique de population de cette espèce.

SOMMAIRE

Introduction générale 1

Chapitre I. Evolutions récentes et a long terme de paramètres environnementaux en rade de Brest 7

I.1. Introduction 7
I.1.1. Cadre géomorphologique et bathymétrie 7
I.1.2. Influences hydrologiques extérieures 8
I.1.2.1. Mer d'Iroise 8
I.1.2.2. Rivières 9
I.1.3. Hydrodynamisme 11
I.1.4. Sédimentologie 14
I.1.5. Paramètres suivis et problématique 15
I.1.6. Sites et échelles d'étude 16
I.2. Matériels et méthodes 18
I.2.1. Météorologie 18
I.2.2. Hydrologie 18
I.2.2.1. Apports des bassins versants 18
I.2.2.2. Goulet - mer d'Iroise 18
I.2.2.3. Rade de Brest 19
I.2.2.3.1. Echantillonnage 19
I.2.2.3.2. Température 19
I.2.2.3.3. Salinité 19
I.2.2.3.4. Phytoplancton 20
I.2.2.3.5. Matières en suspension 21
I.2.2.3.6. Sels nutritifs 21
I.2.3. Sédimentologie 22
I.2.3.1. Echantillonnage 22
I.2.3.2. Granulométrie 23
I.2.3.3. Matière organique 24
I.2.3.4. Pigments 24
I.2.3.4.1. Extraction des pigments 24
I.2.3.4.2. Dosage des pigments 24
I.2.3.5. Calcul des moyennes et variances associées 25

I.3. Résultats ... 26
I.3.1. Météorologie ... 26
I.3.1.1. Température aérienne ... 26
I.3.1.2. Irradiance ... 26
I.3.1.3. Précipitations ... 26
I.3.1.4. Régime des vents ... 28
I.3.2. Hydrologie ... 29
I.3.2.1. Apports des bassins versants ... 29
I.3.2.2. Température ... 30
I.3.2.3. Salinité ... 32
I.3.2.4. Sels nutritifs ... 34
I.3.2.4.1. Différences inter-annuelles 2000-1999 ... 34
I.3.2.4.2. limitations potentielles ... 36
I.3.2.5. Phytoplancton ... 38
I.3.2.5.1. Variabilité spatiale ... 40
I.3.2.5.2. Différences inter-annuelles 2000-1999 ... 42
I.3.2.5.3. Composition spécifique et dynamique des efflorescences ... 43
I.3.2.6. Matières en suspension ... 46
I.3.2.7. Variabilité hydrologique à l'échelle du cycle de marée ... 48
I.3.3. Sédimentologie ... 50
I.3.3.1. Granulométrie ... 50
I.3.3.2. Matières organiques du sédiment ... 50
I.3.3.3. Pigments du sédiment ... 52
I.4. Discussion ... 53
I.4.1. Météorologie ... 53
I.4.2. Hydrologie – Evolution à long terme de la rade de Brest ... 54
I.4.2.1. Apports des bassins versants ... 55
I.4.2.2. Température ... 57
I.4.2.3. Salinité ... 58
I.4.2.4. Sels nutritifs ... 59
I.4.2.5. Phytoplancton ... 62
I.4.2.5.1. Evolution à long terme ... 62
I.4.2.5.2. Variabilité inter-annuelle et couplage pelagos-benthos ... 63
I.4.3. Sédimentologie ... 67
I.4.3.1. Variabilité sédimentologique saisonnière et spatiale ... 67
I.4.3.2. Couplage pelagos-benthos ... 70
I.5. Conclusions ... 73

Chapitre II. Dynamique de prolifération de la crépidule en rade de Brest ... 75
II.1. Introduction ... 75
II.1.1. Biogéographie et évolution de l'aire de répartition de la crépidule ... 75
II.1.1.1. Origine et historique de la prolifération ... 76
II.1.1.2. Etat en 1995 de la prolifération de la crépidule en rade de Brest ... 77
II.1.2. Biologie ... 82
II.1.2.1. Systématique ... 82
II.1.2.2. Dynamique de population ... 82
II.1.2.3. Alimentation ... 84
II.1.3. Approches et problématiques ... 85
II.1.4. Sites et échelles d'études ... 85

II.2. Répartition géographique de la crépidule en rade de Brest 87
II.2.1. Matériels et méthodes 87
II.2.1.1. Echantillonnage 87
II.2.1.2. Acquisition des données biologiques 90
II.2.1.3. Modélisation spatiale des densités et biomasses de crépidules 90
II.2.2. Résultats 92
II.2.2.1. Statistiques élémentaires sur les données ponctuelles 92
II.2.2.2. Modélisation spatiale des densités et biomasses de crépidules 97
II.2.2.2.1. Analyses structurales 97
II.2.2.2.2. Krigeages et estimations globales des stocks 100
II.2.2.3. Extrapolation des estimations de stocks globaux à la production de biodépôts par la crépidule 102
II.2.2.4. Variabilité spatiale des structures de taille et du recrutement des crépidules en 2000 102
II.2.3. Discussion 107
II.2.3.1. Efficacité et représentativité de la modélisation spatiale 107
II.2.3.2. Dynamique de colonisation de *Crepidula fornicata* en rade de Brest 108
II.2.3.3. Variabilité spatiale du recrutement et des structures démographiques en 2000 110
II.3. Reproduction - Recrutement 112
II.3.1. Matériels et méthodes 112
II.3.1.1. Crépidules en chaînes libres (substrat coquillier mort) 112
II.3.1.1.1. Echantillonnage 112
II.3.1.1.2. Densité et dynamique de population 113
II.3.1.2. Crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* (substrat vivant) 113
II.3.1.2.1. Echantillonnage 113
II.3.1.2.2. Position des crépidules isolées ou dans la chaîne 114
II.3.1.2.3. Dynamique de population 115
II.3.1.3. Colonisation post-larvaire 112
II.3.1.3.1. Echantillonnage 115
II.3.1.3.2. Densités de crépidules 116
II.3.1.4. Traitements statistiques 117
II.3.2. Résultats 117
II.3.2.1. Reproduction 117
II.3.2.1.1. Fréquences et évolutions des stades sexuels 117
II.3.2.1.2. Période et fréquence des pontes (phorésie sur *Pecten maximus*) 119
II.3.2.2. Recrutement 120
II.3.2.2.1. Colonisation post-larvaire 120
II.3.2.2.2. Variabilité spatiale et temporelle du recrutement sur les sites ateliers 121
II.3.3. Discussion 125
II.3.3.1. Phénologie de la reproduction 125
II.3.3.1.1. Fréquences et évolutions des stades sexuels 125
II.3.3.1.2. Période, intensité et fréquence des pontes (phorésie sur *Pecten maximus*) 127
II.3.3.2. Déterminisme du recrutement 132
II.3.3.2.1. Variabilité saisonnière et inter-annuelle de la colonisation post-larvaire 132
II.3.3.2.2. Variabilité spatiale et temporelle du recrutement sur les sites ateliers 136
II.4. Croissance - Structure de population 139
II.4.1. Matériels et méthodes 139

II.4.2. Résultats ... 139
II.4.2.1. Densités et biomasses ... 139
II.4.2.1.1. Crépidules en chaînes libres ... 139
II.4.2.1.2. Crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* ... 140
II.4.2.2. Croissance coquillière relative et différenciation sexuelle ... 142
II.4.2.2.1. Allométrie ... 142
II.4.2.2.2. Distribution des tailles en fonction des stades sexuels ... 144
II.4.2.3. Croissance coquillière absolue ... 146
II.4.2.4. Structuration des chaînes de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* ... 148
II.4.2.4.1. Fréquences des positions ... 148
II.4.2.4.2. Fréquences des stades sexuels en fonction des positions ... 152
II.4.2.4.3. Fréquences des tailles en fonction des positions ... 153
II.4.3. Discussion ... 154
II.4.3.1. Densités, biomasses ... 154
II.4.3.1.1. Crépidules en chaînes libres ... 154
II.4.3.1.2. Crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* ... 155
II.4.3.2. Croissance coquillière relative et différenciation sexuelle ... 157
II.4.3.2.1. Allométrie ... 157
II.4.3.2.2. Distribution des tailles en fonction des stades sexuels ... 158
II.4.3.3. Croissance coquillière absolue ... 159
II.4.3.4. Structuration des chaînes de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* ... 162
II.4.3.4.1. Fréquences des positions ... 162
II.4.3.4.2. Fréquences des stades sexuels en fonction des positions ... 164
II.4.3.4.3. Fréquences des tailles en fonction des positions ... 165
II.5. Alimentation ... 166
II.5.1. Matériels et méthodes ... 166
II.5.1.1. Echantillonnage ... 166
II.5.1.2. Teneur viscérale en pigments ... 166
II.5.1.3. Composition isotopique et élémentaire du pied ... 167
II.5.1.4. Traitements statistiques ... 167
II.5.2. Résultats ... 168
II.5.2.1. Teneurs viscérales en pigments ... 168
II.5.2.1.1. Variabilité de la concentration viscérale en pigments à l'échelle d'un cycle de marée ... 169
II.5.2.1.2. Variabilité de la concentration viscérale en pigments en 2000 ... 170
II.5.2.2. Composition isotopique et élémentaire du pied ... 172
II.5.2.2.1. Variabilité de la composition isotopique en 2000 ... 172
II.5.2.2.2. Variabilité de la composition élémentaire en 2000 ... 173
II.5.3. Discussion ... 174
II.5.3.1. Relations entre la variabilité de l'alimentation et celle des paramètres environnementaux ... 174
II.5.3.1.1. Mise en évidence de la consommation de la production primaire phytoplanctonique par la crépidule ... 174
II.5.3.1.2. Evolution quantitative et qualitative des ressources trophiques et de la consommation en 2000 ... 175
II.5.3.2. Composition isotopique et élémentaire du pied : indices du niveau trophique et des sources potentielles d'alimentation de la crépidule ... 179
II.5.3.2.1. Représentativité des mesures et variabilité inter-individuelle ... 179

II.5.3.2.2. Echelles de variation des signatures isotopiques et élémentaires et relations entre *Crepidula fornicata* et les principales ressources trophiques 180
II.5.3.2.3. Variabilité de la composition isotopique en relation avec la production primaire phytoplanctonique et sa consommation en 2000 .. 183
II.6. Conclusions 185

Chapitre III. Place de la crépidule au sein des peuplements benthiques de la rade de Brest 187
III.1. Introduction 187
III.1.1. Approches et problématiques 188
III.1.2. Sites et échelles d'étude 188
III.2. Dynamiques de colonisation et interactions biotiques au stade post-larvaire 190
III.2.1. Matériel et méthode 190
III.2.1.1. Echantillonnage 190
III.2.1.2. Acquisition des données biologiques 190
III.2.1.3. Indices et traitements statistiques 191
III.2.2. Résultats 192
III.2.2.1. Evolution de la richesse taxonomique et des densités 192
III.2.2.1.1. Evolution de la structure taxonomique 193
III.2.2.2. Dynamiques de colonisation 198
III.2.2.3. Evolution de la structure trophique 200
III.2.3. Discussion 201
III.2.3.1. Représentativité et efficacité de la méthode 201
III.2.3.2. Dynamiques de colonisation – influence des paramètres environnementaux 202
III.2.3.3. Interactions biotiques au stade post-larvaire 204
III.3. Place de la crépidule dans les habitats des sites ateliers et interactions biotiques avec les autres especes de la macrofaune benthique 206
III.3.1. Matériel et méthode 206
III.3.1.1. Echantillonnage 206
III.3.1.2. Acquisition des données biologiques 206
III.3.1.3. Indices et traitements statistiques 207
III.3.2. Résultats 207
III.3.2.1. Evolution de la richesse taxonomique et de la densité totale 207
III.3.2.2. Caractérisation et dynamique de la structure taxonomique 210
III.3.2.3. Caractérisation et dynamique de la structure trophique 216
III.3.3. Discussion 220
III.3.3.1. Variabilité spatiale des structures taxo-trophiques des peuplements – Influence des paramètres environnementaux et interactions biotiques 220
III.3.3.2. Dynamique des structures taxo-trophiques des peuplements 226
III.4. Place de la crépidule dans l'écosystème rade de Brest et interactions biotiques avec les autres especes de la mégafaune benthique 230
III.4.1. Matériel et méthode 230
III.4.1.1. Echantillonnage 230
III.4.1.2. Acquisition des données biologiques 230
III.4.1.3. Définition des entités sédimentaires 231
III.4.1.4. Indices et traitements statistiques. 232

III.4.2. Résultats 233
III.4.2.1. Variabilité spatiale et évolution de la diversité taxonomique 233
III.4.2.2. Variabilité spatiale et évolution des densités et biomasses de la mégafaune benthique 239
III.4.2.3. Structures trophiques 244
III.4.2.4. Taxons dominants 253
III.4.2.5. Répartition géographique d'espèces remarquables de la mégafaune benthique et interactions biotiques avec la crépidule. 256
III.4.2.5.1. *Pecten maximus* (coquille Saint-Jacques) 256
III.4.2.5.2. *Aequipecten opercularis* (pétoncle blanc) 258
III.4.2.5.3. *Chlamys varia* (pétoncle noir) 260
III.4.2.5.4. *Asterias rubens* 261
III.4.2.5.5. *Ocenebra erinacea* 262
III.4.2.5.6. *Venus verrucosa* (praire) 264
III.4.2.5.7. *Buccinum undatum* (bulot) 265
III.4.2.5.8. *Liocarcinus arcuatus* 267
III.4.2.5.9. *Gibbula magus* 268
III.4.2.5.10. *Hinia reticulata* 269
III.4.2.5.11. *Styela coriacea* 270
III.4.2.5.12. *Ophiothrix fragilis* 271
III.4.2.5.13. *Ophiocomina nigra* 272
III.4.2.5.14. *Calyptraea chinensis* 273
III.4.2.5.15. *Anomia ephippium* 274
III.4.3. Discussion 275
III.4.3.1. Variabilité spatiale de la richesse taxonomique et des indices de biodiversité des peuplements de mégafaune benthique en 2000 et effets induits par la crépidule 275
III.4.3.2. Variabilité spatiale des densités et des biomasses de la mégafaune benthique (hors crépidules) en 2000 et effets induits par la crépidule 276
III.4.3.3. Approche fonctionnelle des peuplements de mégafaune benthique en 2000 et effets induits par la crépidule 277
III.4.3.4. Répartition géographique d'espèces remarquables de la mégafaune benthique et interactions biotiques avec la crépidule. 278
III.4.3.4.1. Bivalves d'intérêt halieutique 278
III.4.3.4.2. Prédateurs connus de la crépidule 279
III.4.3.4.3. Autres espèces dominantes en rade 280
III.5. Conclusions 281

Conclusions générales - Perspectives 283

Références bibliographiques 303

Annexes

Nouveau chapitre de thèse

LISTE DES FIGURES

Figure I–1 : Bathymétrie et toponymie de la rade de Brest (d'après S.H.O.M., carte marine 7400S). 8
Figure I–2 : Plan de houle de direction sud-ouest et de période 11 secondes (d'après Anonyme, 1977, *in* Fichaut, 1984)..... 9
Figure I–3 : Sous-bassins versants et principaux cours d'eau de la rade de Brest (source : Troadec *et al.*, 1997). 10
Figure I–4 : Profils hydrologiques (vitesses résiduelles des courants) en direction de l'Elorn et de l'Aulne, en période de vives eaux et de décrue (mars 1977 ; Baclet *et al.*, 1980). Illustration de l'opposition des directions d'écoulement des eaux de fond et de surface. 11
Figure I–5 : Courants de marée en rade de Brest (coeff. 95) : intensités maximales et circulation au flot et au jusant (d'après S.H.O.M., 1994, *in* Guérin, 1997a). 12
Figure I–6 : Délimitation et trajectoires à long terme des principales masses d'eau dans l'hydrosystème rade de Brest (d'après Salomon et Breton, 1991, *in* Guérin, 1997a). 12
Figure I–7 : Carte sédimentaire synthétique de la rade de Brest (modifiée d'après Fichaut, 1984, *in* Guérin, 1997b). 15
Figure I–8 : Localisation des sites ateliers et des stations de référence. 17
Figure I–9 : Protocoles des analyses sédimentologiques. 23
Figure I–10 : Evolution en 1999 et 2000 des températures aériennes journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Lanvéoc (d'après données Météo France). 27
Figure I–11 : Evolution en 1999 et 2000 des irradiances journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Guipavas (d'après données Météo France). 27
Figure I–12 : Evolution en 1999 et 2000 des précipitations journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Lanvéoc (d'après données Météo France). 27
Figure I–13 : Rose des vents de l'année de référence (moyenne 1970-2002) et évolution des fréquences (%jours) de vents > 20 $km.h^{-1}$ par secteur à Lanvéoc (d'après données Météo France)..... 28
Figure I–14 : Evolution en 1999 et 2000 des vitesses journalières (en gris), moyennes mensuelles (en noir) et moyennes de référence (1971-2002, en rouge) des vents à Lanvéoc (d'après données Météo France). 28
Figure I–15 : Evolution des débits journaliers (en gris), moyennes mensuels (en noir) et moyennes de référence (1970-2000, en rouge) de l'Aulne et l'Elorn de janvier 1999 à février 2001 (source : DIREN). 29
Figure I–16 : Evolution de la température de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils réalisés : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83. 31
Figure I–17 : Evolution de la salinité de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils réalisés : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83. 33
Figure I–18 : Evolution des concentrations en sels nutritifs de l'eau de surface à SA en 1999 et 2000 et à RO en 2000. La concentration inférieure potentiellement limitante est indiquée par un trait épais gris. N.I.D.=azote inorganique dissous (NH_4+NO_3+NO_2). 35
Figure I–19 : Evolution des ratios molaires des sels nutritifs de l'eau de surface à SA en 1999 et 2000 et à RO en 2000. La valeur d'inversion de priorité de limitation est indiquée par un trait épais gris. 37

Figure I–20 : Diagramme synthétique des ratios molaires des sels nutritifs à SA et RO en 1999-2000. Dans chaque zone, définie par le rapport Si/N/P = 16/16/1 (Redfield *et al.*, 1963), les sels nutritifs potentiellement limitants sont reportés par ordre de priorité. La période hivernale (p. hiver.) s'étend de novembre à février et la période de production primaire (p. prod. prim.), de mars à octobre. 37
Figure I–21 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* (fluorimétrie sur les filtres) dans l'eau de surface (à gauche) et de fond (à droite) des trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. 38
Figure I–22 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83)..... 39
Figure I–23 : Evolution des biomasses intégrées du 15/02 au 03/11 de chlorophylle *a* et phéophytine *a*, dans les eaux de surface (à gauche) et de fond (à droite), sur les 3 sites ateliers et à SA en 1999. 41
Figure I–24 : Evolution des biomasses intégrées du 15/02 au 03/11 de chlorophylle et phéophytine *a*, dans les eaux de surface (à gauche) et de fond (à droite), à SA et RO en 1999 et 2000..... 42
Figure I–25 : Succession des efflorescences phytoplanctoniques et évolution des concentrations en chlorophylle *a* dans l'eau de surface (trait noir épais) et de fond (trait gris fin) à RO en 1999 et 2000. L'évolution des concentrations en nitrates (bleu), silicates (vert) et phosphates (x10, violet) est graduée sur l'échelle inversée à droite. L'aplat jaune souligne la période printanière (avril-juin). 45
Figure I–26 : Evolution des concentrations en matières en suspension (MES) et en matière organique particulaire (MOP) dans l'eau de surface et de fond des trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. 47
Figure I–27 : Evolution de la température (sonde CTD), de la salinité (sonde CTD) et de la concentration en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) de la colonne d'eau à RO du 17 au 20 mai 2000. 57 profils réalisés. BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer (coefficient de marée 86-79). ... 49
Figure I–28 : Courbes granulométriques cumulatives moyennes et catégories sédimentaires des sites ateliers. Evolution du taux moyen mensuel et global de pélites des sites ateliers en 1999 et 2000. 51
Figure I–29 : Evolution des pourcentages moyens saisonniers de matières organiques, de la surface (3cm) et de tout le sédiment, et moyennes globales des sites ateliers en 1999 et 2000. 51
Figure I–30 : Evolution des concentrations moyennes saisonnières en chlorophylle et phéophytine *a*, et moyennes globales et de juillet à octobre 1999, des sites ateliers en 1999 et 2000. 52
Figure I–31 : Evolution de 1970 à 2000 des débits journaliers et des apports moyens mensuels en nitrates (NO_2+NO_3) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) au niveau de leurs estuaires (d'après données DIREN). 55
Figure I–32 : Evolution de 1970 à 2000 des flux totaux annuels et pendant la période de production primaire (mars à octobre) de nitrates (NO_2+NO_3) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) au niveau de leurs estuaires. Evolution de leur concentration moyenne mensuelle en nitrates sur la même période (tendance générale en rouge) (d'après données DIREN). 55
Figure I–33 : Variabilité inter-annuelle des apports moyens mensuels en eaux douces et en nitrates (concentration et flux) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur la période 1970-2000 (d'après données DIREN). 56
Figure I–34 : Evolution de 1975 à 2000 de la température de l'eau de surface à RO..... 57
Figure I–35 : Variabilité inter-annuelle de la température de l'eau de surface à RO en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur la période 1975-2000..... 57
Figure I–36 : Evolution de 1975 à 2000 de la salinité de l'eau de surface à RO. 58
Figure I–37 : Variabilité inter-annuelle de la salinité de l'eau de surface à RO en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur les périodes 1975-1984 et 1991-2000. 58
Figure I–38 : Evolution de 1975 à 2000 du ratio molaire Si/N de l'eau de surface à RO. La valeur d'inversion de priorité de limitation (Si/N = 1 ; Redfield *et al.*, 1963) est indiquée par un trait rouge. 59

Figure I–39 : Variabilité inter-annuelle des ratio molaires des sels nutritifs de l'eau de surface à RO. La valeur d'inversion de priorité de limitation (Si/N/P = 16/16/1 ; Redfield *et al.*, 1963) est indiquée par un trait rouge. 60
Figure I–40 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* de l'eau de surface à RO de 1977 à 2000. Les dominances par les diatomées sont indiquées en vert, par les dinoflagellés en rouge et par un mélange de ces deux familles en marron foncé. 62
Figure I–41 : Evolution des biomasses totales intégrées (du 15 février au 3 novembre) de chlorophylle *a* et phéophytine *a* (pas assez de données pour la phéophytine en 1983 et 1996-98) dans l'eau de surface à RO. Evolution de l'indice de dégradation (d.i.) total calculé sur ces biomasses annuelles. 63
Figure I–42 : Variabilité inter-annuelle des biomasses intégrées (du 15 février au 3 novembre) de chlorophylle *a* et phéophytine *a* de l'eau de surface à RO. Les dominances par les dinoflagellés sont indiquées en rouge et les co-dominances diatomées/dinoflagellés en marron foncé. 64
Figure I–43 : Courbes granulométriques cumulatives moyennes, catégories sédimentaires et évolution du taux moyen mensuel de pélites à RO en 1999 et 2000 et sur un site proche (300 m, RObis) en 1994-95. 69
Figure II-1 : Distribution de Crepidula fornicata dans le monde et étapes de son invasion (Blanchard, 1997a). 1 : originaire de la côte basse du Canada jusqu'au Golfe du Mexique. 2 : côte est de l'Angleterre (années 1880). 3 : Belgique, Allemagne, Pays-Bas (années 1910). 4 : côte nord-ouest des Etats-Unis (années 1930). 5 : sud de l'Angleterre et France (années 1940). 6 : Danemark, Suède, Norvège (années 1950). 7 : Japon (années 1970). 8 : Espagne et zones méditerranéennes (années 1970). 76
Figure II-2 : Répartition européenne et dynamique de colonisation sur le littoral français (Blanchard, 1995). 76
Figure II-3 : Stades successifs de la maturation et de la différenciation sexuelle de la crépidule (critères morphologiques, vue dorsale sans les viscères et la coquille, échelles arbitraires) et positions les plus fréquentes dans une chaîne libre (d'après Hoagland, 1978). 83
Figure II-4 : Localisation des sites d'échantillonnage. La zone de dragage pour l'étude des crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* est délimitée par un trait noir épais près de RO. 86
Figure II-5 : Mégafaune, 1995-2000 : Plans d'échantillonnage à la drague quantitative AQUAREVE. 88
Figure II-6 : Drague quantitative AQUAREVE. 89
Figure II-7 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (sur les stations proches : < 360 m) des densités de crépidules. 94
Figure II-8 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (sur les stations proches : < 360 m) des biomasses sèches de crépidules. 95
Figure II-9 : Mégafaune, 1995-2000 : Distribution des fréquences des densités (a) et des biomasses (b) de crépidules des points échantillonnés sur l'ensemble de la rade. *N.B* : seuls les points de l'échelle globale ont été retenus pour 2000. 96
Figure II-10 : Mégafaune, 1995-2000 : Relations entre les densités et les biomasses de crépidules échantillonnées en rade de Brest. 97
Figure II-11 : Mégafaune, 1995-2000 : Semi-variogrammes des densités et biomasses de crépidules de la rade de Brest. Un modèle exponentiel (trait épais) a été ajusté à l'ensemble des données. 99
Figure II-12 : Relation entre la surface totale estimée de la zone échantillonnée en rade et la maille de la grille d'interpolation. 100
Figure II-13 : Mégafaune, 1995-2000 : Répartition des densités et des biomasses interpolées de crépidules en rade de Brest (infralittoral). Coll. J.M. Guarini, Ifremer. 101
Figure II-14 : Mégafaune, 1995-2000 : Répartition des écarts-types associés aux densités et aux biomasses interpolées de crépidules en rade de Brest (infralittoral). Coll. J.M. Guarini, Ifremer. 101
Figure II-15 : Mégafaune, 2000 : Distribution des fréquences de taille (longueur droite) des crépidules sur l'ensemble de la rade (échantillonnage à l'échelle globale). 103
Figure II-16 : Mégafaune, 2000 : Fréquence des classes d'âge des crépidules échantillonnées sur l'ensemble de la rade à l'automne 2000. Les chiffres en bleu correspondraient à l'année de naissance de chaque classe d'âge, d'après les relations taille-âge de Coum (1979). 103

Figure II-17 : Mégafaune, 2000 : Densité totale et densité estimée des classes 1 de crépidules (recrutement 1999 : longueur droite de 10 à 20 mm) à la fin octobre 2000. 104
Figure II-18 : Mégafaune, 2000 : Relation entre densité estimée de classes 1 et densité totale de crépidules.104
Figure II-19 : Mégafaune, 2000 : Variabilité spatiale des structures démographiques (catégories de tailles dominantes) des crépidules en rade de Brest. Ld : longueur droite de la coquille. 106
Figure II-20 : Mégafaune, 2000 : a) Relation entre la densité totale de crépidules et les catégories de taille (longueur droite) dominantes (143 stations) ; b) fréquence de chaque catégorie de tailles dominantes à l'échelle globale (109 stations). 106
Figure II-21 : Modèles de dispersion spatiale lors de l'augmentation locale du stock. 110
Figure II-22 : Echantillonnage par suceuse à sédiment..... 112
Figure II-23 : Principe de mesure des dimensions des coquilles de crépidules. 113
Figure II-24 : Principe de codage de la position des crépidules dans une chaîne complexe (chaîne primaire et chaînes secondaires). 114
Figure II-25 : Schéma de la table de collecteurs plans. Trois carreaux sont relevés à chaque date et remplacés par 3 nouveaux. La rotation au 3ème mois d'immersion est ici illustrée. 116
Figure II-26 : Sous-échantillonnage en lignes sur un carreau collecteur. La photo illustre 1 cm². 117
Figure II-27 : Valeurs minimales, maximales et moyennes globales des fréquences des stades sexuels et du ratio Mâle/Femelle à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) en 1999-2000. 118
Figure II-28 : Evolution des fréquences cumulées des stades sexuels et du ratio M/F à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) de 1999 à 2000. 119
Figure II-29 : Evolution des fréquences des femelles (F) et des femelles ovigères (Fo, rapportées à la population totale en noir et au nombre de femelles en rouge) à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000. 120
Figure II-30 : Evolution de la densité moyenne de crépidules sur les collecteurs artificiels à RO en 1999 et 2000. La date d'immersion des collecteurs est indiquée par une flèche rouge pour chaque année..... 121
Figure II-31 : Evolution saisonnière des densités par longueur droite de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. P = printemps (mai), E = été (août), A = automne (octobre), H = hiver (décembre-janvier)..... 122
Figure II-32 : Evolution saisonnière des densités moyennes (a) et des fréquences moyennes (b) par classe d'âge des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. P = printemps (mai), E = été (août), A = automne (octobre), H = hiver (décembre-janvier), C = classe d'âge. 123
Figure II-33 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* dans l'eau de surface (pointillés verts), de la température de l'eau de fond (pointillés bleus) et des fréquences des femelles ovigères (rapportées à la population totale en noir et au nombre de femelles en rouge) à RO (phorésie) en 1999-2000. 128
Figure II-34 : Evolution de la fréquence des femelles incubantes (rapportée au nombre total de femelles), des pontes et des stades de maturation des embryons (*cf*. Chipperfield, 1951) des crépidules en phorésie sur *P. maximus* à RO de septembre 1999 à octobre 2000. D'après Richard (2000). 129

Figure II-35 : Périodes de pontes (P : œufs en début d'incubation) et d'émission de larves véligères (E) de *Crepidula fornicata* en rade de Brest. En rouge : proportion de femelles incubantes et en noir : proportion théorique de femelles participant aux pontes successives (rapportée au nombre total de femelles à l'automne)..... 129
Figure II-36 : Evolution de la température (en bleu), de la salinité (en noir) et de la production primaire phytoplanctonique (en vert) de l'eau de surface à RO en 1977 (données R.N.O.). Evolution de la concentration de larves de crépidules (en rouge) et périodes de fixations post-larvaires dans les collecteurs japonais (trait épais noir) à Lanvéoc en 1977 (d'après Pencreac'h, 1978 et Coum, 1979)..... 133
Figure II-37 : a) Evolution de la température (en bleu) et de la salinité (en noir) de l'eau de fond, et de la production primaire phytoplanctonique en surface (en vert ; les dominances par les dinoflagellés sont indiquées en rouge) à RO en 1994, 1995 (d'après Chauvaud, 1998), 1999 et 2000. b) Evolution de la densité moyenne de crépidules sur les collecteurs plans (en noir) et dans les collecteurs japonais (en gris) à RO en 1994, 1995 (d'après Chauvaud, 1998), 1999 et 2000. La date d'immersion des collecteurs plans est indiquée par une flèche rouge chaque année. 134
Figure II-38 : a) Evolution des densités de crépidules à CA et RO (chaînes libres) de 1999 à 2000. b) Corrélation entre les densités et les biomasses de crépidules. c) Valeurs minimales, maximales et moyennes globales (1999-2000) ou annuelles (± e-t) des densités, biomasses et poids secs individuels moyens..... 140
Figure II-39 : a) Evolution du nombre moyen de crépidules par coquille Saint-Jacques à RO de 1999 à 2000. b) Evolution du nombre moyen de bases (individus isolés et chaînes) par coquille Saint-Jacques. c) Corrélation entre le nombre moyen de crépidules et le nombre moyen de bases par coquille Saint-Jacques. d) Valeurs minimales, maximales et moyennes globales (± e-t) des nombres de crépidules et de bases par coquille Saint-Jacques et de crépidules par base en 1999-2000. * : différences significatives (test Kolmogorov-Smirnov, $p<0,5\%$) entre deux dates..... 141
Figure II-40 : Corrélations entre les longueurs, largeurs, hauteurs droites et poids secs totaux (coquille+chair) des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000..... 143
Figure II-41 : Fréquences des longueurs droites en fonction des stades sexuels des crépidules à RO et CA (chaînes libres) en mai 1999 (a), à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en octobre 1999 (b) et à RO (chaînes libres et en phorésie) en mai 2000 (c). j = juvéniles, Int = stades intermédiaires, M = mâles, F = femelles..... 145
Figure II-42 : Evolution des fréquences des longueurs droites des crépidules à RO (phorésie) et à RO et CA (chaînes libres) d'avril 1999 à octobre 2000. Pour la lisibilité, les couleurs des courbes sont alternées en fonction du pas d'échantillonnage..... 147
Figure II-43 : Evolution des longueurs droites moyennes des premières cohortes de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000. 148
Figure II-44 : RO (phorésie sur *Pecten*) : Evolution (fréquences cumulées) des positions des crépidules d'avril 1999 à août 2000. 149
Figure II-45 : RO (phorésie) : Evolution (a) et valeurs maximale, minimale et moyenne (± e-t) globale (b) des fréquences du nombre de crépidules par base (isolées et chaînes) d'avril 1999 à août 2000..... 150
Figure II-46 : RO (phorésie) : a) Fréquences moyennes globales (± e-t) des structures de chaînes de crépidules en fonction d'un gradient de complexification : de l'individu isolé (I) puis isolé ou en chaîne primaire (A) avec jusqu'à 3 chaînes secondaires (D), d'avril 1999 à août 2000. b) Fréquences moyennes des positions des crépidules isolées et dans la chaîne primaire (A1 à A10). c) Fréquences moyennes des positions secondaires (B1 à B5). Les fréquences minimales et maximales sont indiquées en gris. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte..... 150
Figure II-47 : RO (phorésie) : Fréquences moyennes cumulées des stades sexuels des crépidules, en fonction de leur position de septembre 1999 à octobre 2000. A1 : crépidule isolée ou à la base d'une chaîne. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte.152

Figure II-48 : RO (phorésie) : a) Fréquences des longueurs droites des crépidules, en fonction de leur position, de septembre 1999 à octobre 2000. b) Valeurs maximales et moyennes des longueurs droites des crépidules en fonction de leur position. c) Médianes et quartiles (25 et 75%) des longueurs droites des crépidules en fonction de leur position. A1 : crépidule isolée ou à la base d'une chaîne. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte. 153
Figure II-49 : Amplitude des longueurs droites des crépidules pour chaque stade sexuel en rade de Brest (1999-2000). j : juvénile ; p : transition juvénile/mâle ; M : mâle ; I, Ip : transition mâle/femelle ; FM, Fp, F : femelles. ◇ : tailles limites (pour 95% des individus à ce stade) ; O : taille moyenne. 158
Figure II-50 : Courbes de croissance (moyennes des longueurs droites) des crépidules à Saint Brieuc (d'après Blanchard *et al*., 2001), Marennes-Oléron (d'après Deslous-Paoli, 1985 ; Sauriau *et al*., 2002), Lanvéoc (d'après Coum, 1979) et RO (cette étude). 161
Figure II-51 : Corrélation du poids frais des viscères (a) et des pigments ingérés (b) avec le poids sec de la coquille de crépidule à RO en 2000. 168
Figure II-52 : Poids sec moyen, à chaque date, des coquilles de crépidules utilisées pour le dosage des pigments contenus dans les viscères à RO en 2000..... 168
Figure II-53 : Evolution des concentrations en pigments (en bas) dans les viscères de *Crepidula fornicata* et des concentrations en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) dans la colonne d'eau (en haut) à RO du 17 au 19 mai 2000 (3ème efflorescence à *Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* et *Rhizosolenia fragilissima*). BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer..... 169
Figure II-54 : Evolution des concentrations en pigments dans les viscères de *Crepidula fornicata* (en bas), des concentrations en chlorophylle *a*, en phéophytine *a* (par fluorimétrie sur les filtres) et de l'indice de dégradation instantané dans l'eau de surface (en haut) et de fond (au milieu) à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf*. I.3.2.5.3). 171
Figure II-55 : Corrélations des concentrations en pigments *a* de l'eau de surface (a) et en pigments *a* ingérés par *Crepidula fornicata* (b) avec la concentration en pigments *a* de l'eau de fond à RO en 2000..... 171
Figure II-56 : Corrélation du $\delta^{15}N$, du $\delta^{13}C$ (a) et de l'indice C/N (b) du pied avec le poids sec de la coquille de crépidule à RO en 2000. 172
Figure II-57 : Evolution du $\delta^{15}N$ et du $\delta^{13}C$ du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. * : différence inter-dates significative (KS, p<5%). 173
Figure II-58 : Evolution du rapport C/N du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000..... 173
Figure II-59 : Evolution de la température, de la salinité, des concentrations en MES, MOP, de l'indice de dégradation instantané (d.i.), des pigments chlorophylliens dans l'eau de fond (phéophytine *a* en marron, cumulée à la chlorophylle *a* en vert), et des teneurs en pigments totaux (chlorophylle + phéophytine *a*) dans les viscères de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf*. I.3.2.5.3).178
Figure II-60 : Distribution du $\delta^{13}C$ en fonction du $\delta^{15}N$: (a) évolution des rapports isotopiques du pied de *C. fornicata* à RO en 2000 ; (b) Valeurs moyennes de rapports isotopiques de la MOP pélagique (1. Lorrain *et al*., 2002 ; 2. Savoye, 2001 ; 3. Sauriau *et al*., 2000 ; 4. Sauriau *et al*., 2002 ; 5. Riera *et al*., 2002 ; 6. Le Loc'h et Hily, 2005 ; 7. Fredriksen, 2003), du microphytobenthos (8. Currin *et al*., 1995 ; 9. Créach *et al*., 1997 ; 10. Riera *et al*., 1999 ; 11. Riera *et al*., 2002 ; 12. Sauriau *et al*., 2002) et de *C. fornicata* (13. Riera *et al*., 2002 ; 14. Sauriau *et al*., 2002 ; 15. moyenne annuelle de (a), cette étude) dans des écosystèmes marins. Les rapports isotopiques des sources trophiques potentielles de *C. fornicata* sont indiquées par les flèches rouges en appliquant un fractionnement de 1 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et 3,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$. 182

Figure II-61 : Evolution de la température, de la salinité, des concentrations en MES, MOP, en pigments chlorophylliens dans l'eau de fond (phéophytine *a* en marron, cumulée à la chlorophylle *a* en vert), des teneurs en pigments totaux (chlorophylle *a* + phéophytine *a*) dans les viscères et du $\delta^{15}N$ et du $\delta^{13}C$ du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf*. I.3.2.5.3). 184
Figure III-1 : Localisation des sites ateliers en rade de Brest. 189
Figure III-2 : Mégafaune, 2000 : Plan d'échantillonnage à la drague quantitative AQUAREVE. 189
Figure III-3 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité totale de la macrofaune et de sa richesse taxonomique (les taxons nouveaux et les taxons disparus résultent de la comparaison avec ceux observés à la date précédente). La date d'immersion des collecteurs est indiquée par une flèche rouge pour chaque année. 193
Figure III-4 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité des groupes taxonomiques de la macrofaune. 195
Figure III-5 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution du recouvrement par les hydraires et de la densité des algues, des foraminifères et des principaux taxons de la méiofaune. 195
Figure III-6 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité de taxons dominants de la macrofaune. 197
Figure III-7 : RO, collecteurs plans : CAH et MDS des stades de colonisation (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999 et en 2000 (analyse par année). Les mois de mai 1999 et mars 2000 ont été exclus des MDS compte-tenu de leurs fortes inerties. 199
Figure III-8 : RO, collecteurs plans : CAH et MDS des stades de colonisation (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999 et en 2000 (analyse globale). Le mois de mars 2000 a été exclu de la MDS compte-tenu de sa forte inertie. 199
Figure III-9 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution des densités par groupe trophique de la macrofaune. 200
Figure III-10 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité totale de la macrofaune (la part de certaines espèces remarquablement abondantes est indiquée à RO et CA) et de la richesse taxonomique (a) et de H' en fonction de Hmax (b ; en rouge, les indices théoriques ont été recalculés en omettant *Crepidula fornicata* pour RO, *Crepidula fornicata* et *Elminius modestus* pour CA). 209
Figure III-11 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité des groupes taxonomiques de la macrofaune. 212
Figure III-12 : RO, CA, KE, 1999-2000 : CAH et MDS des structures taxonomiques de la macrofaune (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999-2000 (analyse globale). 213
Figure III-13 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité des groupes trophiques de la macrofaune. 218
Figure III-14 : RO, CA, KE, 1999-2000 : CAH et MDS des structures trophiques de la macrofaune (densités moyennes des groupes trophiques composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999-2000 (analyse globale). 219
Figure III-15 : Mégafaune, 2000 : Nature du fond (entités sédimentaires) des stations échantillonnées. 231
Figure III-16 : Richesse taxonomique de la mégafaune de la rade de Brest échantillonnée avec l'AQUAREVE en 2000. 233
Figure III-17 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de l'équitabilité (des densités ; J ; Pielou, 1966). Le taxon dominant des stations dont le faible indice ($\leq 40\%$) n'est pas dû à la dominance de la crépidule est indiqué en légende. 234
Figure III-18 : Mégafaune : Relations entre la densité de crépidules ($\log_2 (d+1)$) et la richesse taxonomique (a) ou l'équitabilité (b) en 1995 et 2000. 235

Figure III-19 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et la richesse taxonomique (a) ou le modèle *DIMO* (b) au sein des entités sédimentaires CG, GS et GV. Le point orange correspond à une densité de crépidules supérieure à 100 ind.m^{-2} 237
Figure III-20 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et la richesse taxonomique (a) ou le modèle *DIMO* (b) au sein des entités sédimentaires SA, MA, VA et CR. Les points oranges et rouges correspondent à des densités de crépidules respectivement supérieures à 100 et 1000 ind.m^{-2}. 238
Figure III-21 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse totale (hors crépidules). 241
Figure III-22 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et les densités-biomasses de la mégafaune totale (a) ou de l'endofaune (b) sur l'ensemble de la rade et au sein des entités sédimentaires CG, GS et GV. 242
Figure III-23 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et les densités-biomasses de la mégafaune totale (a) ou de l'endofaune (b) au sein des entités sédimentaires SA, MA, VA et CR. 243
Figure III-24 : Mégafaune, 2000 : Proportions en densités et en biomasses moyennes (avec crépidules) des groupes trophiques au sein de chaque entité sédimentaire. 245
Figure III-25 : Mégafaune, 2000 : Densités et biomasses moyennes (hors crépidules) des groupes trophiques au sein de chaque entité sédimentaire. Les valeurs absolues pour les suspensivores ont été divisées par 10 pour les besoins de la représentation graphique. 245
Figure III-26 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de suspensivores (hors crépidules). 248
Figure III-27 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de prédateurs. 249
Figure III-28 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de micro-brouteurs. 250
Figure III-29 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de nécrophages. 251
Figure III-30 : Mégafaune, 2000 : Relations entre les densités de crépidules (échelle logarithmique) et les densités (a) et les biomasses (b) des groupes trophiques sur l'ensemble de la rade 252
Figure III-31 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de largeur supérieure ou égale à 102 mm) de *Pecten maximus* (coquille Saint-Jacques). 257
Figure III-32 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités de la classe d'âge 0 (recrutement fin octobre 2000) de *Pecten maximus* (coquille Saint-Jacques). 257
Figure III-33 : Mégafaune 2000 : Fréquences des différentes classes d'âge de *Pecten maximus* échantillonnées sur l'ensemble de la rade fin octobre 2000 (a) et relation entre la hauteur des coquilles de classe 0 (recrutement 2000, hors semis) de *Pecten maximus* et les densités de crépidules. 258
Figure III-34 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de hauteur supérieure ou égale à 35 mm) de *Aequipecten opercularis* (pétoncle blanc). 259
Figure III-35 : Mégafaune 2000 : Fréquences des hauteurs des coquilles de *Aequipecten opercularis* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des individus et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade. 259
Figure III-36 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Chlamys varia* (pétoncle noir). 260
Figure III-37 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles de *Chlamys varia* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade. 261
Figure III-38 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Asterias rubens* (étoile de mer). 262
Figure III-39 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ocenebra erinacea* (gastéropode perceur). 263
Figure III-40 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles des *Ocenebra erinacea* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade. 263
Figure III-41 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de largeur supérieure ou égale à 40 mm) de *Venus verrucosa* (praire). 264

Figure III-42 : Mégafaune 2000 : Fréquence des largeurs des coquilles de *Venus verrucosa* (a) et relation entre la largeur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade..... 265
Figure III-43 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Buccinum undatum* (bulot)..... 266
Figure III-44 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles de *Buccinum undatum* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade..... 266
Figure III-45 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Liocarcinus arcuatus* (crabe)..... 267
Figure III-46 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Gibbula magus* (gastéropode)..... 268
Figure III-47 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Hinia reticulata* (gastéropode)..... 269
Figure III-48 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Styela coriacea* (ascidie)..... 270
Figure III-49 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ophiothrix fragilis* (ophiure)..... 271
Figure III-50 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ophiocomina nigra* (ophiure)..... 272
Figure III-51 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Calyptraea chinensis* (gastéropode)..... 273
Figure III-52 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Anomia ephippium* (bivalve)..... 274
Figure C-1 : Schéma de synthèse des facteurs de régulations et d'adaptations du cycle biologique de *Crepidula fornicata* aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest..... 287
Figure C-2 : Dynamique de colonisation et de prolifération de la crépidule en rade de Brest : évolution du stock et de l'aire de répartition de 1945 (absente) à 2000 (cette étude) et processus hypothétiques d'évolution ultérieure..... 289

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I-1 : Dates et nombre de réplicats des échantillons sédimentologiques. *Pigments inter : sous-échantillon dans chaque carotte répliquée ; intra : sous-échantillons dans une même carotte*.... 22
Tableau I-2 : Limites granulométriques des catégories sédimentaires.... 24
Tableau I-3 : Températures (°C) minimales et maximales de l'eau de mer, en surface et au fond, sur les trois sites ateliers et à SA en période hivernale (octobre à mars) et estivale (avril à septembre). 30
Tableau I-4 : Salinités minimales et maximales de l'eau de mer, en surface et au fond, sur les trois sites ateliers et à SA en période hivernale (octobre à mars) et estivale (avril à septembre). 32
Tableau I-5 : Composition spécifique et comptage des efflorescences phytoplanctoniques à RO en 1999 - 2000 (Nézan, comm. pers.). Les dinoflagellés sont indiqués en rouge, par opposition aux diatomées. 45
Tableau I-6 : Moyennes et cumuls annuels des paramètres météorologiques en rade de Brest. (source Météo France).... 53
Tableau I-7 : Sources et nombre de mesures des paramètres hydrologiques de 1975 à 2000 à RO, en surface. 54
Tableau I-8 : Caractéristiques moyennes des trois premiers centimètres du sédiment des sites ateliers en 1999-2000. Le poids de sédiment, brut ou utilisé dans les rapports, est un poids sec.... 70
Tableau I-9 : Caractéristiques moyennes (masses volumiques) des trois premiers centimètres de sédiment des sites ateliers en 1999-2000 et de l'eau de fond. La matière organique de l'eau de fond correspond à l'intégration pour chaque année de la concentration en M.O.P. du 18/02 au 01/02. Les pigments de l'eau de fond correspondent à l'intégration de leurs concentrations du 15/02 au 03/11. 71
Tableau II-1 : Caractéristiques des plans d'échantillonnage de la mégafaune benthique en 1995 et en 2000. 93
Tableau II-2 : Mégafaune, 1995-2000 : Descripteurs statistiques des distributions de densité et de biomasse des crépidules. *N.B* : seuls les points de l'échelle globale (sans les croix) ont été retenus pour 2000.... 96
Tableau II-3 : Paramètres et matrice de corrélation du modèle exponentiel global (données groupées des semi-variogammes densité-biomasse-1995-2000, rapportés à la variance inter-stations). 99
Tableau II-4 : Estimation globale du stock de crépidules de la rade de Brest (infralittoral) en 1995 et en 2000. 100
Tableau II-5 : Dates et nombres de réplicats des échantillons de crépidules à RO et CA en 1999 et 2000. . 112
Tableau II-6 : Dates et nombres de réplicats (nombre de coquilles Saint-Jacques analysées) des échantillons de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* prélevés à RO en 1999 et 2000, en fonction des paramètres de la dynamique de population. 114
Tableau II-7 : Dates de relève, nombre de réplicats et durée d'immersion des collecteurs plans à RO en 1999 et 2000. Im = immersion de la table et des 24 carreaux vierges.... 116
Tableau II-8 : Moyennes globales et écarts-types des fréquences des stades sexuels et du ratio Mâle/Femelle à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) en 1999-2000. 118
Tableau II-9 : Classes de taille (longueur droite) des premières classes d'âge de crépidules selon les saisons. 121
Tableau II-10 : Production mensuelle (en milliers) et annuelle estimée d'oeufs (stades 1+2) sur les sites ateliers. F = Femelles ; Fo = Femelles ovigères. 131
Tableau II-11 : Equations de régression, effectifs, corrélations et indices d'allométrie des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. Ld, ld, hd (mm) = longueur, largeur et hauteur droites. PSch, PScoq, PStot (mg) = poids sec de chair, coquille et total (chair+coquille). 143
Tableau II-12 : Croissances maximale (de mai à août) et moyenne (de l'apparition à octobre 2000) en longueur droite des premières cohortes de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000. 148

Tableau II-13 : Longueurs droites moyennes (mm) de la coquille aux premier et deuxième hivers pour plusieurs populations européennes de *Crepidula fornicata*. 161
Tableau II-14 : Paramètres des équations de croissance (Von Bertalanffy) pour plusieurs populations françaises de *Crepidula fornicata*. 161
Tableau II-15 : Dates d'échantillonnage et nombres de réplicats par paramètre en 2000. BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer (coefficient de marée 83-86). 166
Tableau III-1 : Dates de relève, nombre de réplicats et durée d'immersion des collecteurs plans à RO en 1999 et 2000. Im = immersion de la table et des 24 carreaux vierges. 190
Tableau III-2 : Description générale des modes d'alimentation caractérisant les groupes trophiques de la faune benthique en rade de Brest (Grall, 2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999). 190
Tableau III-3 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution des taxons dominants (D, en %) de la macrofaune. 197
Tableau III-4 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la dominance (%) des groupes trophiques de la macrofaune. 200
Tableau III-5 : Dates et nombres de réplicats des échantillons de macrofaune collectés à RO, CA et KE en 1999 et 2000. 206
Tableau III-6 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la richesse taxonomique de la macrofaune par groupes taxonomiques. *N.B.* : Les polychètes ont été déterminés au niveau du genre ou de l'espèce à RO et CA mais seulement au niveau de la famille à KE. 210
Tableau III-7 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution des taxons dominants (D, en %) de la macrofaune. Les valeurs en gras sont celles des 5 taxons principaux. 215
Tableau III-8 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la richesse taxonomique par groupe trophique de la macrofaune. *N.B.* : Les polychètes ont été déterminés au niveau du genre ou de l'espèce à RO et CA mais seulement au niveau de la famille à KE. 217
Tableau III-9 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la dominance (%) des groupes trophiques de la macrofaune. 218
Tableau III-10 : Synthèse des paramètres environnementaux et biologiques caractéristiques de chaque site atelier en 1999-2000. La matière organique de l'eau de fond correspond à l'intégration de la concentration en M.O.P. du 18/02 au 01/02. Les pigments de l'eau de fond correspondent à l'intégration de leurs concentrations du 15/02 au 03/11 (période de production primaire). .. 222
Tableau III-11 : Mégafaune, 2000 : Richesse taxonomique et indices de diversité par entité sédimentaire. 236
Tableau III-12 : Mégafaune, 2000 : Densités et biomasses moyennes de la mégafaune par entité sédimentaire. 239
Tableau III-13 : Mégafaune, 2000 : Richesse taxonomique totale des groupes taxonomiques sur l'ensemble de la rade et au sein de chaque entité sédimentaire. 245
Tableau III-14 : Mégafaune, 2000 : Contributions (D, en %) au sein de chaque entité sédimentaire et sur l'ensemble de la rade des densités et biomasses moyennes de crépidules aux densités et biomasses moyennes des suspensivores. 246
Tableau III-15 : Mégafaune, 2000 : Taxons caractéristiques (en **densité**) des peuplements au sein de chaque entité sédimentaire. Le classement est établi par ordre décroissant de DxP ; la dominance (en %) de chaque espèce est mentionnée à droite. 254
Tableau III-16 : Mégafaune, 2000 : Taxons caractéristiques (en **biomasse**) des peuplements au sein de chaque entité sédimentaire. Le classement est établi par ordre décroissant de DxP ; la dominance est indiquée (en %). 255

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Dans le prolongement de la réserve *Man and Biosphere* de l'UNESCO en mer d'Iroise, la rade de Brest est un milieu complexe et fragile. Sa géomorphologie et son hydrologie lui confèrent une diversité sédimentaire et biologique caractéristiques qui en font sa richesse. Elle assure à la ville de Brest une grande partie de son économie (port, pêche, aquaculture, tourisme) mais en subit aussi les influences (activités navales, eaux usées, bassins agricoles ….). C'est la nécessité de préserver cet écosystème et ses ressources halieutiques, malgré la forte pression anthropique, qui a conduit à la signature du Contrat de Baie le 12 Février 1998, après 4 ans d'études préliminaires.

Les nombreuses études menées en rade depuis plusieurs décennies par les biologistes, les biogéochimistes, les physiciens et les sédimentologues (*e.g.* Coum, 1979 ; Delmas, 1981 ; Quéguiner, 1982 ; Fichaut, 1984 ; Hafsaoui, 1984 ; Hily, 1984, 1989 ; Ragueneau, 1994 ; Jean, 1994 ; Daniel, 1995 ; Del Amo, 1996 ; Le Pape, 1996 ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002 ; Lorrain, 2002 …) fournissent des séries de données à long terme sur cet écosystème, permettant d'appréhender son évolution structurelle et fonctionnelle. Si la veille écologique entreprise depuis plus de 20 ans demande à être poursuivie, c'est qu'un nouveau risque écologique (et économique) s'est affirmé lors des études préliminaires au Contrat de Baie : la prolifération d'un filtreur benthique exotique, compétiteur direct potentiel de la coquille Saint-Jacques : la crépidule, *Crepidula fornicata* (L.). Cette espèce, originaire de la côte Est d'Amérique du Nord et introduite en rade de Brest à la fin des années 1940 – début des années 1950 (notamment lors de l'introduction de naissain d'huître américaine, *Crassostrea virginica*), serait en effet en phase de colonisation active des sédiments meubles de la rade (Chauvaud, 1998 ; Chauvaud *et al*., 2000, 2003a ; Thouzeau *et al*., 2000, 2003, soumis).

L'invasion d'écosystèmes marins ou estuariens par des invertébrés non-indigènes est un phénomène qui a été décrit dans la plupart des eaux du globe (*e.g.* Carlton, 1989 ; Carlton et Geller, 1993 ; Boudouresque, 1994 ; Chauvaud *et al*., 2003b). Ces installations d'espèces nouvelles sont souvent qualifiées d'anomalies écologiques perturbatrices. Si l'effet perturbateur sur les peuplements autochtones est indéniable dans plusieurs cas (*e.g*. Lambert *et al*., 1992 ; Morton, 1996), ce phénomène s'inscrit toutefois dans une dynamique temporelle à l'échelle du millénaire. En effet, sur de longues périodes de temps (2000 à 20 millions d'années), et à toutes les échelles spatiales, les communautés naturelles changent constamment et l'invasion d'espèces nouvelles est un phénomène courant, s'inscrivant dans l'histoire d'un peuplement (Lodge, 1995). La réussite ou l'échec de l'implantation d'une espèce introduite dans un écosystème, et l'obtention d'un état d'équilibre, dépendent de ses potentialités intrinsèques et de son adéquation avec les conditions biotiques et abiotiques de ce nouvel environnement. Le phénomène d'invasion biologique voit cependant sa fréquence augmenter avec la densification et la mondialisation du réseau d'échange, notamment à cause du trafic maritime et des pratiques aquacoles. Les introductions d'espèces animales et/ou végétales sont désormais considérées comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité, juste après la destruction des habitats (Wilcove *et al*., 1998). Elles provoquent souvent des nuisances multiples pour certaines activités humaines et peuvent également se traduire par un préjudice économique et financier considérable. En 1992, la convention sur la biodiversité signée par 153 états, lors de la conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement, stipulait qu'il était nécessaire de développer d'urgence les moyens scientifiques, techniques et institutionnels propres à assurer le savoir fondamental nécessaire à la conception des mesures appropriées à la mise en œuvre d'une gestion équilibrée des écosystèmes et de leur biodiversité. Lors du second comité interministériel de la Recherche Scientifique et Technologique, qui s'est tenu à Paris le 1er juin 1999, le gouvernement français a décidé que la biodiversité serait l'un des thèmes prioritaires de recherche pour les prochaines années. La prise de conscience progressive des instances européennes, nationales et locales, quant à la nécessité de sauvegarder la biodiversité animale et végétale, a conduit à une recrudescence des études d'impact, face à la fulgurance des nuisances engendrées par les espèces proliférantes.

La crépidule, par l'ampleur de sa prolifération en de nombreux secteurs du littoral de la Manche et de l'Atlantique, par les problèmes socio-économiques qu'elle génère vis à vis des activités de conchyliculture et de pêche côtière, et par les modifications qu'elle engendre sur le milieu, rassemble tous les ingrédients d'un réel problème d'environnement littoral. Les pouvoirs publics sont aujourd'hui sollicités pour soutenir des opérations de lutte contre l'envahisseur, sans que la pertinence de ces opérations ne soit nécessairement établie. Une connaissance approfondie des caractéristiques et de la dynamique des populations de crépidules constitue un préalable indispensable à tout projet de nettoyage des fonds, en rade ou ailleurs (Thouzeau *et al*., 2000 ; 2003). En rade de Brest, les mécanismes de prolifération de la crépidule sont encore inconnus, notamment pour ce qui concerne l'accélération du processus depuis 15-20 ans. Par contre, et suite à une première étude réalisée par Coum (1979) et montrant la distribution (présence/absence) de la crépidule en 1978, les travaux réalisés dans le cadre des études préliminaires au Contrat de Baie (entre 1994 et 1998) et ceux réalisés depuis la signature dudit Contrat (programmes LITEAU, PNEC et INVABIO notamment), ont permis de préciser le rôle et l'impact de ce mollusque gastéropode sur le fonctionnement de l'écosystème :

(1) la vaste niche écologique de la crépidule a permis à l'espèce de coloniser la majeure partie des fonds de la rade de Brest, en doublant son aire de répartition (45 à 90 km²) entre 1978 et 1995, pour constituer en 1995 un stock estimé à plus de 3,2 milliards d'individus (soit 18600 tonnes en poids frais ; Thouzeau *et al*., 2000), dominant le peuplement dans plusieurs strates (jusqu'à 99% de la biomasse dans les zones à fortes densités). Plusieurs indices semblent indiquer que la dynamique ayant conduit à cette distribution est toujours active, notamment en ce qui concerne le Centre rade (zone de Roscanvel) et les pentes des chenaux du bassin Sud (secteur de Rozégat par exemple) ;

(2) l'envasement du sédiment, dû à la production de biodépôts par cet organisme, a été estimé en 1995 à 850000 tonnes PF.an^{-1} (dont ¼ de matière organique ; Chauvaud, 1998) ;

(3) la modification progressive du substrat (structure physique et degré d'envasement) dans les zones de fortes densités induit des changements majeurs des peuplements benthiques associés (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000, 2003). Bien que la richesse spécifique au sein de cette nouvelle strate (appelée strate à crépidules) soit comparable aux autres habitats, l'homogénéisation des fonds provoquerait une baisse de la richesse spécifique de la macrofaune, à l'échelle de la rade. A terme, 70 espèces seraient menacées de disparition en rade de Brest si la crépidule venait à coloniser tous les milieux (Chauvaud, 1998) ;

(4) une des conséquences économiques de cette prolifération est la réduction (déjà effective) de la taille du gisement de pétoncles blancs et de coquilles Saint-Jacques, les zones à fortes densités de crépidules (envasées) étant devenues impropres à l'installation sur le fond des post-larves de ces deux pectinidés (Thouzeau *et al*., 2000) ;

(5) la tolérance apparente de la crépidule aux blooms toxiques lui confèrerait un nouvel avantage compétitif par rapport aux espèces indigènes, dont les pectinidés qui sont extrêmement sensibles à la qualité trophique des eaux (Chauvaud et Thouzeau, soumis). En 1995, les blooms toxiques à *Gymnodinium cf. nagasakiense* se sont traduits par des mortalités larvaire et post-larvaire de *Pecten maximus* atteignant 100% à l'écloserie-nourricerie du Tinduff, par l'absence de captage de naissain de pectinidés sur les collecteurs artificiels immergés en rade (alors que les post-larves de crépidules se sont fixées en grands nombres sur les collecteurs dès la fin des blooms toxiques), et par une quasi-absence de recrutement benthique de coquilles Saint-Jacques (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000, 2003 ; Grall et Chauvaud, 2002 ; Chauvaud *et al*., 2003a ; Chauvaud et Thouzeau, soumis) ;

(6) Enfin, Chauvaud *et al.* (2000) ont proposé une hypothèse impliquant la crépidule dans le contrôle de la production primaire phytoplanctonique en rade, et lui conférant un rôle majeur dans le fonctionnement de l'écosystème tout entier, notamment en terme de piégeage de la silice biogénique (BSi) constituant les frustules de diatomées à l'interface eau-sédiment (via les activités de filtration et de production de biodépôts), et de maintien d'une production primaire dominée par les diatomées en période estivale (grâce à la reminéralisation de la BSi par la boucle microbienne). Cette hypothèse a été en partie validée depuis, notamment en ce qui concerne l'impact de la biomasse de crépidules sur les flux de silicates reminéralisés à l'interface eau-sédiment (Ragueneau *et al*., 2002 ; Ragueneau *et al*., 2005).

Ce travail de thèse a été financé par le Conseil Régional de Bretagne en octobre 1999. Il s'est inscrit dans un premier temps dans le cadre du programme national LITEAU (1999-2001) au sein du projet : « *La crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion* » (coordination : D. Hamon, IFREMER Brest) et d'un projet de l'ART 2 du Programme National d'Environnement Côtier (1999-2001) « *Dynamique de populations du benthos à larves méroplanctoniques en environnement côtier : couplage physique-biologie et interactions d'espèces* » (coordination : G. Bachelet, UMR EPOC Bordeaux). Ces deux projets de recherche ont été respectivement financés par le Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement (MATE) et par IFREMER.

L'objectif principal de cette étude est de mieux **comprendre les mécanismes de prolifération** (régulation naturelle et adaptation aux fluctuations de l'environnement) de *Crepidula fornicata*, espèce introduite en rade de Brest à la fin des années 1940, et de **caractériser la place de cette espèce dans le fonctionnement de l'écosystème** (interactions biotiques et couplages pelagos-benthos).

Le mémoire de thèse est structuré en 3 parties : le premier chapitre décrit l'évolution des paramètres environnementaux sur trois sites ateliers en rade de Brest en 1999 et 2000 (suivi journalier à saisonnier). La synthèse des données antérieures (sur 30 ans) permet de caractériser les années d'étude par rapport à l'évolution à long terme de cet environnement. Le deuxième chapitre s'intéresse à la dynamique de prolifération de la crépidule en rade de Brest ; pour cela l'aire de répartition et le stock de crépidules ont été réactualisés pour l'année 2000. Certaines caractéristiques biologiques de cette espèce encore mal connues en rade sont ensuite étudiées (reproduction, croissance, alimentation). Le troisième chapitre précise la place de la crépidule par rapport aux autres espèces constituant les peuplements benthiques de la rade, à trois échelles de taille des organismes : recrutement post-larvaire, macrofaune et mégafaune. Les conclusions générales permettent de croiser toutes ces informations afin de mieux comprendre les causes de la prolifération actuelle de la crépidule en rade, et ses impacts sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème. Enfin, quelques applications des acquis de cette étude sont proposées (recommandations pour le choix de zones à nettoyer pour tenter de limiter l'extension de la crépidule et de zones favorables au semis de juvéniles de coquilles Saint-Jacques, perspectives de bilans spatialisés des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, de veille écologique et de gestion intégrée ….).

- CHAPITRE I -

EVOLUTIONS RECENTES ET A LONG TERME DE PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX EN RADE DE BREST

Chapitre I. EVOLUTIONS RECENTES ET A LONG TERME DE PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX EN RADE DE BREST

I.1. INTRODUCTION

I.1.1. Cadre géomorphologique et bathymétrie

La géomorphologie de la rade de Brest, lieu de rencontre de deux grands ensembles géologiques, est complexe. Les terrains primaires ne sont représentés que par le Dévonien qui entre en contact atypique avec les quartzophyllades du synclinal de l'Elorn, attribué au Briovérien. Le nord de la rade, extrémité méridionale du plateau du Léon, a une structure massive et régulière (granit et gneiss, cassures orientées ENE-OSO). Les paysages plus variés (collines, crêtes et dépressions alternées) des presqu'îles de Plougastel et de Crozon caractérisent un relief de type appalachien modelé dans un ensemble sédimentaire : l'extrémité occidentale du vaste synclinorium médian de la Bretagne (cassures orientées SE-NO). La morphologie des fonds de la rade, marquée par ces failles aux directions perpendiculaires, a été modelée par les réseaux hydrographiques anciens et les transgressions marines. L'Elorn, suivant la faille directrice ENE-OSO, serait venue capturer les cours d'eau primitifs coulant parallèlement du NE et coupant la presqu'île de Crozon. L'Aulne a pu profiter de l'abaissement du niveau de base de l'Elorn pour agir plus rapidement par érosion régressive ou en s'enfonçant sans adapter son cours à la nature des roches dissimulées à cette période. Pendant le Wurm, la mer s'est retirée très au large et la solifluxion a empâté la région. A la nouvelle transgression (Dunkerquienne), le niveau marin est remonté avant de se stabiliser vers son état actuel. La mer a respecté les crêtes de roches dures (pointes) et s'est infiltrée dans les dépressions pour former les anses. La rade actuelle est une vaste baie abritée. Le substratum est recouvert en grande partie par une couche de matériaux meubles d'altération, particulièrement épaisse sur les schistes, qui est à l'origine des très nombreux galets et cailloutis. Les débris biogènes (maërl, coquilles) se sont accumulés et dominent la composition de la plupart des sédiments meubles. La bordure côtière est surtout constituée de falaises accores et de nombreuses formes d'accumulation ou d'érosion littorales résultent de l'action des vagues qui se forment au sein de la rade.

La rade a une superficie de 155 km² (du goulet au Pouldu et Térénez, littoral inclus, sous le 0 I.G.N.). Son volume oscille entre 1,65 et 2,95 milliards de m^3 (Auffret, 1969) et 52 % des fonds ont une profondeur inférieure à 5 mètres (Figure I–1).

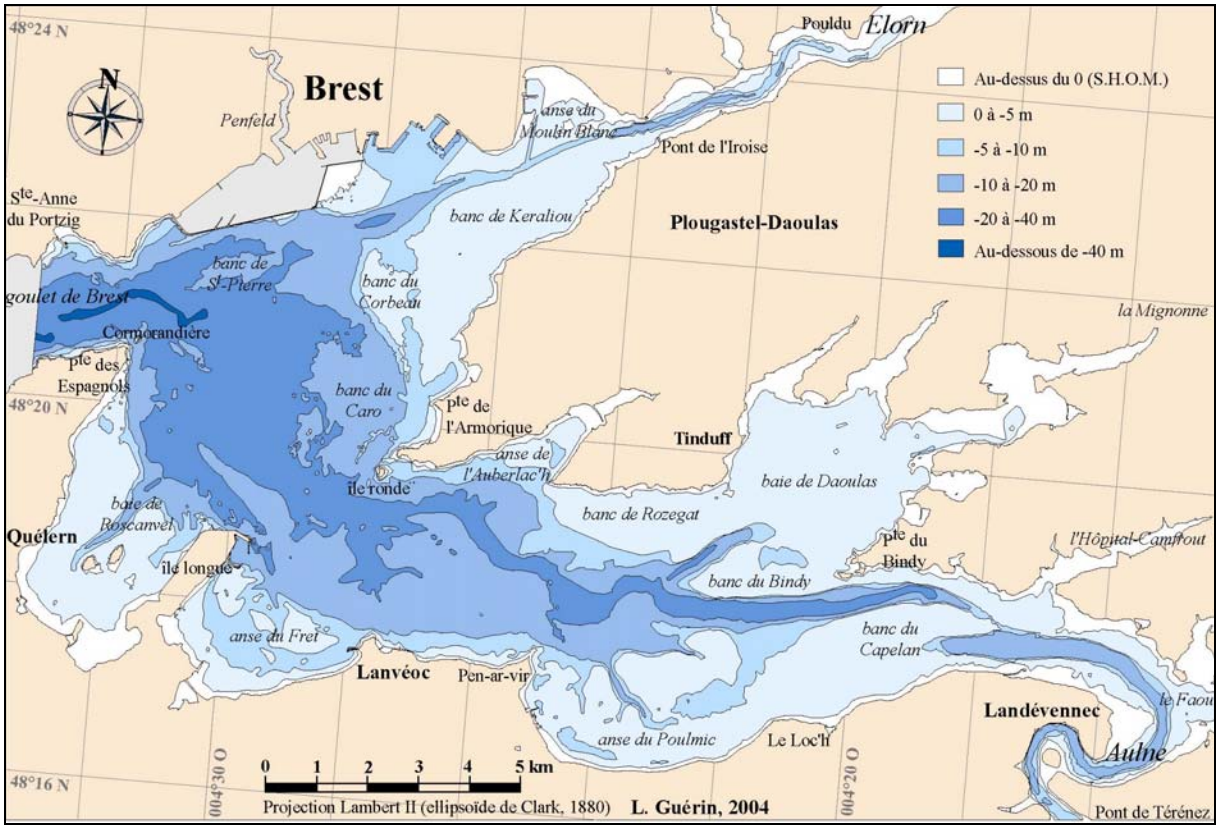


Figure I–1 : Bathymétrie et toponymie de la rade de Brest (d'après S.H.O.M., carte marine 7400 S).

I.1.2. Influences hydrologiques extérieures

I.1.2.1. Mer d'Iroise

Il existe en permanence une masse d'eau en Iroise (de Sein à Ouessant), venant de la Manche (front froid en été), qui isole l'eau du plateau continental des eaux côtières de la pointe du Finistère nord (Le Fèvre *et al.*, 1983 ; Birrien *et al.*, 1991 ; Morin *et al.*, 1994). Malgré un important brassage des eaux de la rade à chaque marée, les échanges avec cette masse d'eau en Iroise sont limités : une grande partie des eaux évacuées pendant le jusant est réintroduite lors du flot suivant (Salomon et Breton, 1991). Le mélange des eaux de la rade avec celles de l'Iroise se fait par des turbulences dans l'anse de Camaret (entre les Tas de Pois et la pointe Saint-Mathieu). Le goulet constitue un lieu de transit plutôt qu'une frontière entre ces deux masses d'eau.

Les grandes houles de secteur ouest pénètrent en rade par le goulet dont l'étroitesse provoque un freinage important et une convergence des orthogonales aux crêtes. L'augmentation brutale de la surface mouillée après la pointe des Espagnols entraîne une forte diffraction : les orthogonales divergent en un faisceau étalé sur tout le centre rade et l'énergie se dissipe (Figure I–2). L'affaiblissement des houles est très fort au sud de la rade et moindre dans la partie septentrionale située face au goulet. Il peut s'opérer localement une convergence, comme au banc du Corbeau où la concentration de l'énergie limite l'envasement du sédiment par remise en suspension (Fichaut, 1984). Les anses sont très abritées des houles du large mais sont soumises à l'action des vagues formées en rade. Ces clapots hachés ont mis en place de nombreux petits cordons littoraux de sable et galets (tombolos, pouliers, flèches à pointe libre, noref, etc.).

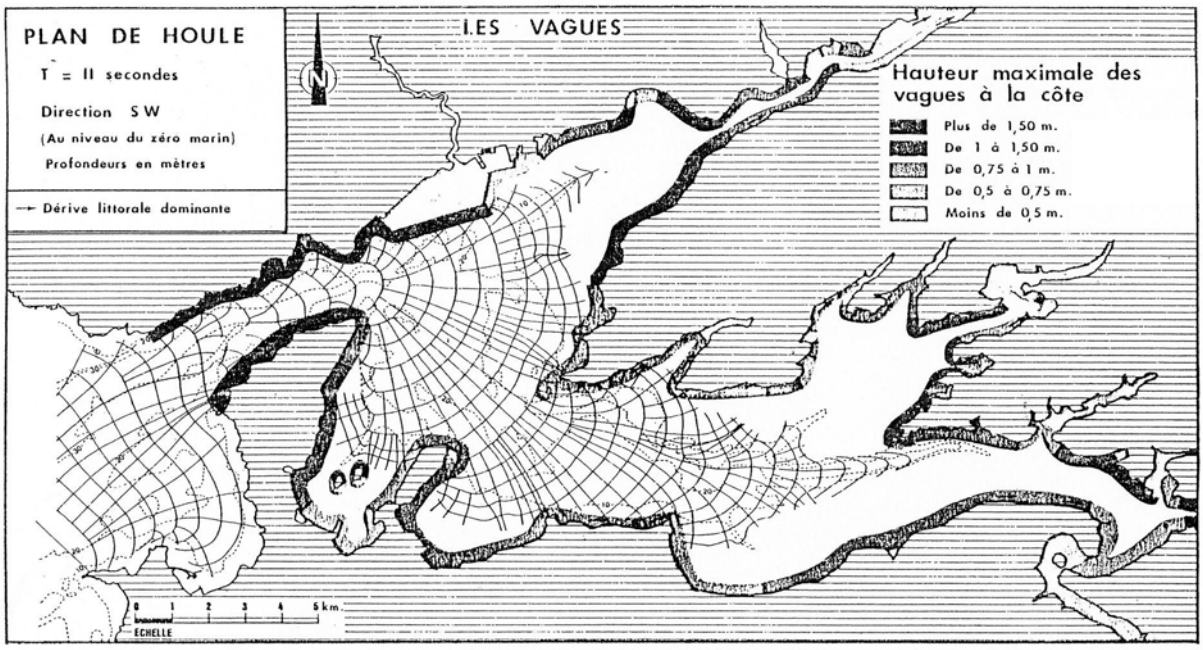


Figure I–2 : Plan de houle de direction sud-ouest et de période 11 secondes (d'après Anonyme, 1977, *in* Fichaut, 1984).

I.1.2.2. Rivières

Le bassin versant de la rade de Brest a une superficie de 2645 km² avec près de 2000 km de cours d'eau (source : I.G.N.). Le cumul annuel des eaux douces déversées en rade est de l'ordre du milliard de m^3. Les bassins de l'Aulne et, dans une moindre mesure, de l'Elorn représentent près de 70% de la superficie totale et contribuent respectivement à 70 et 15 % des apports annuels cumulés en eaux douces (Troadec *et al*. 1997 ; Figure I–3). La Penfeld, la Mignonne, l'Hôpital-Camfrout et la rivière du Faou, aux débits beaucoup plus

modestes, complètent l'essentiel de ce bilan. Les deux rivières principales, l'Aulne et l'Elorn, présentent une succession de périodes de crues en hiver (d'octobre à mars) et d'étiage en été. L'Aulne, où la saisonnalité est plus marquée, contribue à l'essentiel des apports d'eaux douces en hiver alors que les débits alimentant les deux bassins de la rade sont plus proches en période d'étiage estival (Auffret, 1983).

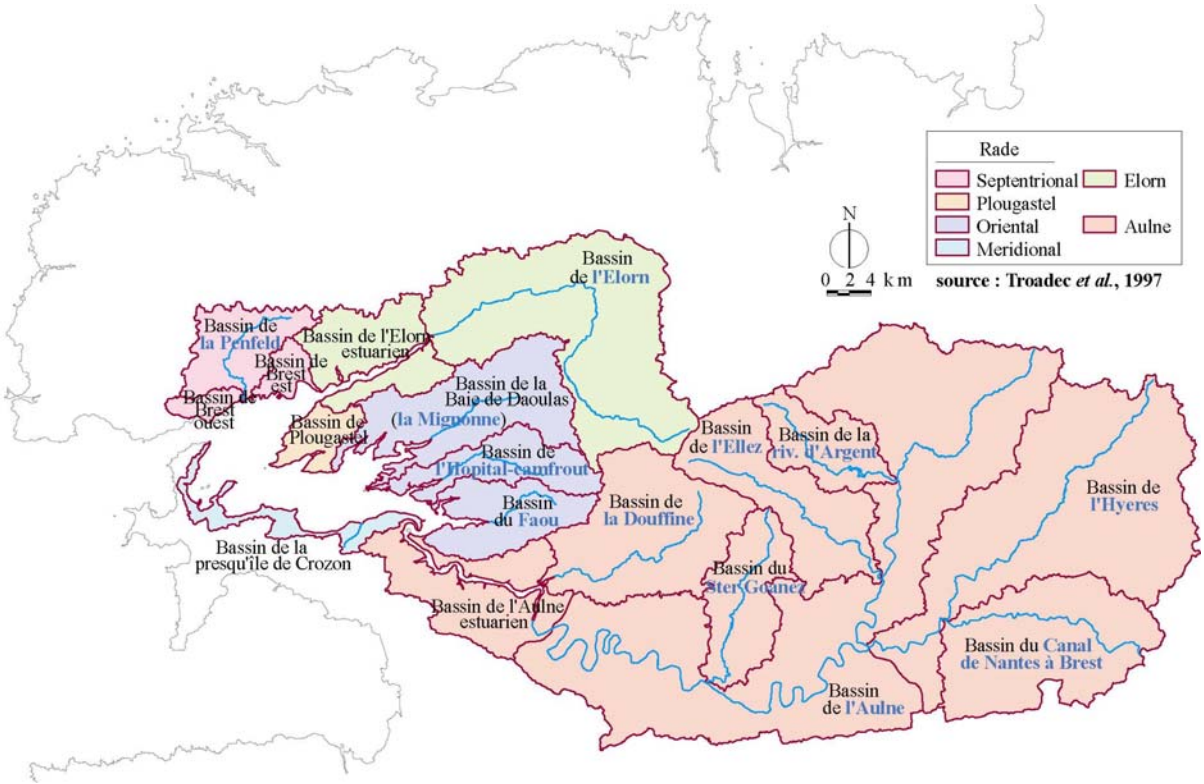


Figure I–3 : Sous-bassins versants et principaux cours d'eau de la rade de Brest (source : Troadec *et al.*, 1997).

L'importance des apports en eaux douces des rivières doit cependant être relativisée en raison de la forte influence des marées sur l'hydrodynamisme en rade. Le tiers du volume de la rade (700 millions de m^3) transite alternativement deux fois par jour par le goulet à chaque marée (Troadec *et al.*, 1997). Les forts courants engendrés par ces flux contrecarrent la stratification induite par les apports des rivières et tendent, surtout en vives-eaux et au centre rade, à une homogénéisation fréquente de la colonne d'eau. En période de fortes crues, les eaux de surface peuvent néanmoins être fortement dessalées et stratifiées (Figure I–4).

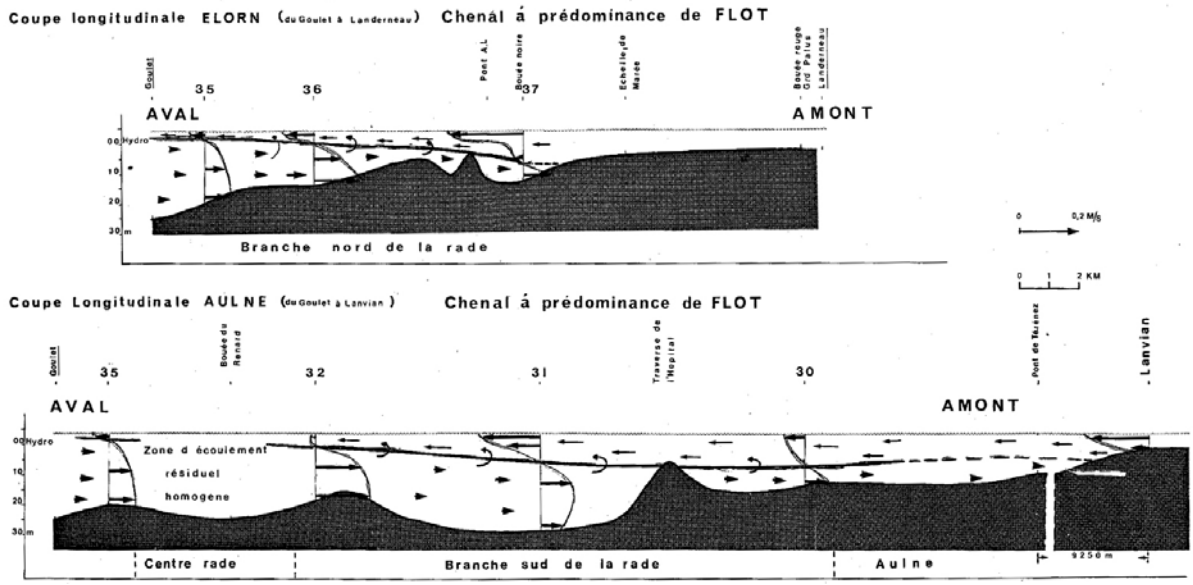


Figure I–4 : Profils hydrologiques (vitesses résiduelles des courants) en direction de l'Elorn et de l'Aulne, en période de vives eaux et de décrue (mars 1977 ; Baclet *et al*., 1980).
Illustration de l'opposition des directions d'écoulement des eaux de fond et de surface.

I.1.3. Hydrodynamisme

L'importance de la marée (semi-diurne, avec un marnage moyen de 4,5 mètres) sur l'hydrodynamisme de la rade a été évoquée aux paragraphes précédents. Les courants engendrés peuvent être importants (de 2 à 4 nœuds au centre rade en vives-eaux ; Figure I–5). Le flot se caractérise par un écoulement turbulent lors de la pénétration des eaux et par la formation de tourbillons, dont le plus important est le grand vortex du centre rade. Au jusant, l'écoulement est beaucoup plus régulier en rade et, à l'inverse du flot, les turbulences s'établissent dans l'anse de Camaret. En mortes-eaux, seules les eaux de surface s'écoulent de manière significative au jusant et les eaux de fonds se décantent. Les particules fines apportées par les rivières se déposent avant d'atteindre le goulet. Le courant de flot suivant remet en suspension les particules fines sédimentées et la masse d'eau s'homogénéise sur toute la hauteur.

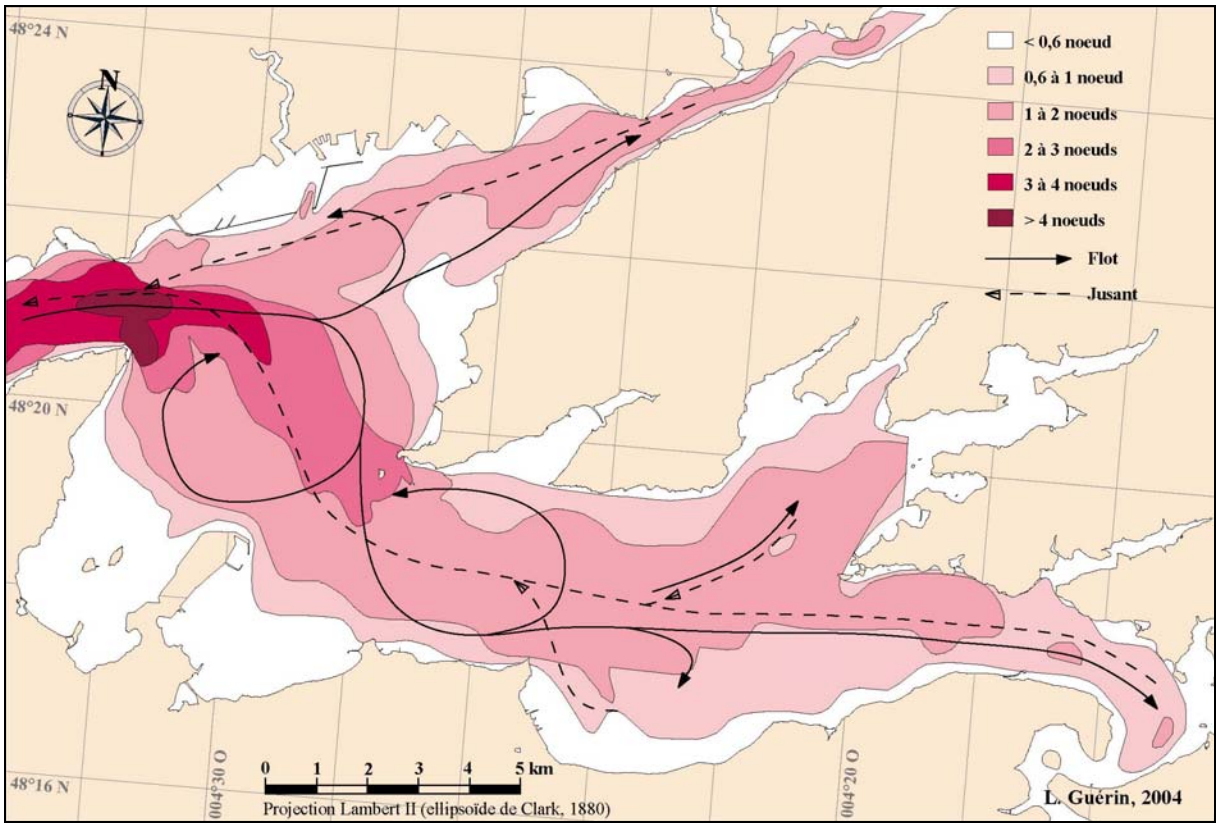


Figure I–5 : Courants de marée en rade de Brest (coeff. 95) : intensités maximales et circulation au flot et au jusant (d'après S.H.O.M., 1994, *in* Guérin, 1997a).

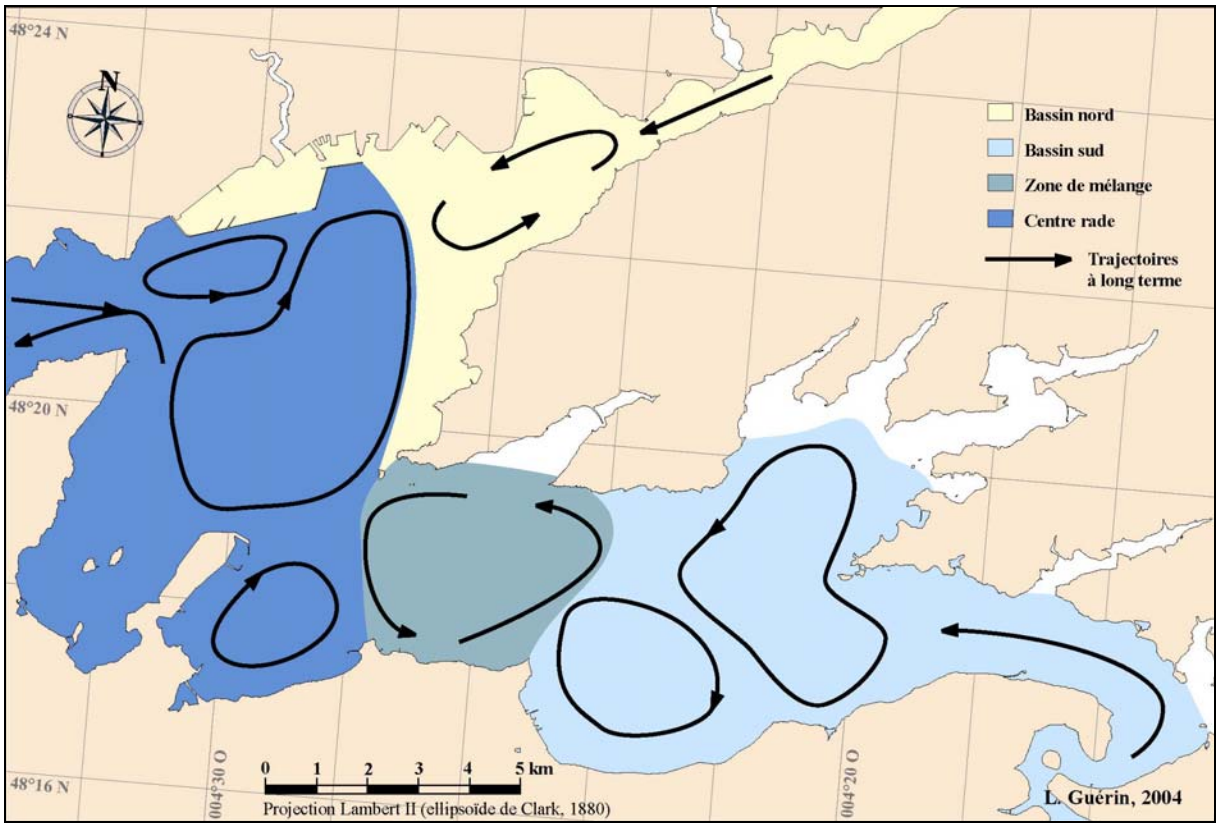


Figure I–6 : Délimitation et trajectoires à long terme des principales masses d'eau dans l'hydrosystème rade de Brest (d'après Salomon et Breton, 1991, *in* Guérin, 1997a).

Les caractéristiques physico-chimiques et les trajectoires à long terme des masses d'eau en rade permettent de distinguer trois zones (Salomon et Breton, 1991 ; Figure I–6) :

- Le bassin nord : c'est un vaste entonnoir s'ouvrant à l'ouest sur le centre rade, influencé par l'Elorn. Les vitesses résiduelles des courants au fond (vers l'amont) et en surface (vers l'aval) sont opposées en périodes de vives-eaux (Salomon, 1977). Le caractère "estuarien" est cependant moins marqué que celui du bassin sud : débit de l'Elorn plus faible, renouvellement des eaux plus rapides (Delmas, 1981). Ce bassin est sous l'influence directe du port et de la ville de Brest.

- Le bassin sud : ses caractéristiques hydrologiques sont déterminées par les cycles de marée et les variations du débit de l'Aulne. L'influence des rivières de la baie de Daoulas, du Faou et de l'Hôpital-Camfrout se limite à leurs rias. Les bassins versants supportent une intense activité agricole, en augmentation constante depuis plusieurs décennies, assurant des apports importants en sels nutritifs. L'ouest de ce bassin est une zone où se mélangent les eaux de la rade avant d'être évacuées vers le goulet au jusant.

- Le centre rade : c'est une zone de mélange entre les eaux océaniques (au flot) et les eaux des bassins nord et sud (au jusant). Le brassage des eaux est important grâce aux forts courants de marée tourbillonnaires.

Une période de 1 à 3 mois, selon les sources (Delmas, 1981 ; Anonyme, 2003), est estimée pour le renouvellement des eaux de la rade. L'hydrodynamisme particulier lui confère une grande capacité dispersive à court terme (cycle de marée), assurant une dilution rapide des effluents. La circulation des masses d'eau entraîne une homogénéisation rapide sur toute la rade des particules émises en chaque point, mais l'évacuation vers le large est limitée. Cette caractéristique est favorable lors de pollutions accidentelles, rapidement dégradables et peu nocives à de faibles concentrations. Cependant, la capacité dispersive est faible à plus long terme (plusieurs mois). Cette propriété entraîne une accumulation des substances et particules émises régulièrement. Cela constitue un risque en cas de pollutions chroniques, lentement dégradables et nocives à de faibles concentrations. D'un point de vue biologique, cette dynamique des particules peut également être appliquée à la dispersion larvaire des espèces présentant une phase pélagique à ce stade.

I.1.4. Sédimentologie

La grande diversité des types de fonds reflète en partie les conditions hydrodynamiques particulières. La mosaïque sédimentaire de la rade de Brest a été étudiée par Guilcher et Pruleau (1962), Moign (1967), Berthois et Auffret (1970) et Fichaut (1984). Une réactualisation est en cours (thèse Le Faou, UBO/SHOM). La carte présentée ici (Figure I–7) a été adaptée par Guérin (1997b) d'après la carte sédimentologique de Fichaut, selon la classification biosédimentaire de Hily (1989) :

Les vases sont définies par un taux de pélites (particules < 63 µm) supérieur à 20%. Les sables correspondent à la fraction granulométrique : 63 à 2000 µm ; les différentes catégories (sables grossiers, moyens et fins) ne sont donc pas distinguées. L'adjectif grossier décrit ici les sédiments sablo-graveleux à strictement graveleux (2 à 20 mm). L'adjectif envasé correspond à un taux de pélites compris entre 5 et 20%. Le sédiment graveleux (scories) calcaire (débris coquilliers) n'est présent qu'à la Cormorandière où il constitue une dune hydraulique décrite par Fichaut (1984). Les cailloutis représentent la fraction minérale supérieure à 20 mm. Ils peuvent couvrir un sédiment sableux ou grossier.

Les amas de coquilles mortes, qui seraient l'équivalent biogène des cailloutis, n'apparaissent pas sur cette carte. Les fonds de crépidules ne sont pas pris en compte mais leur répartition et leurs impacts seront décrits dans les chapitres suivants. Le maërl vivant correspond à une structure granulométrique particulière. Les brins de maërl recouvrent le sédiment sur plusieurs centimètres. Ce dernier est généralement vaseux, mais les débris phycogènes (plus ou moins fins) peuvent prendre des proportions importantes et se mélanger aux sables minéraux, conférant ainsi au sédiment une structure physique tridimensionnelle complexe et une forte biodiversité (Birkett *et al.*, 1998). Trois types de maërl sont ainsi distingués, en tenant également compte de leurs peuplements associés (Grall, 2002). La fraction grossière des vases graveleuses est essentiellement constituée de débris de maërl (brins morts en grande majorité).

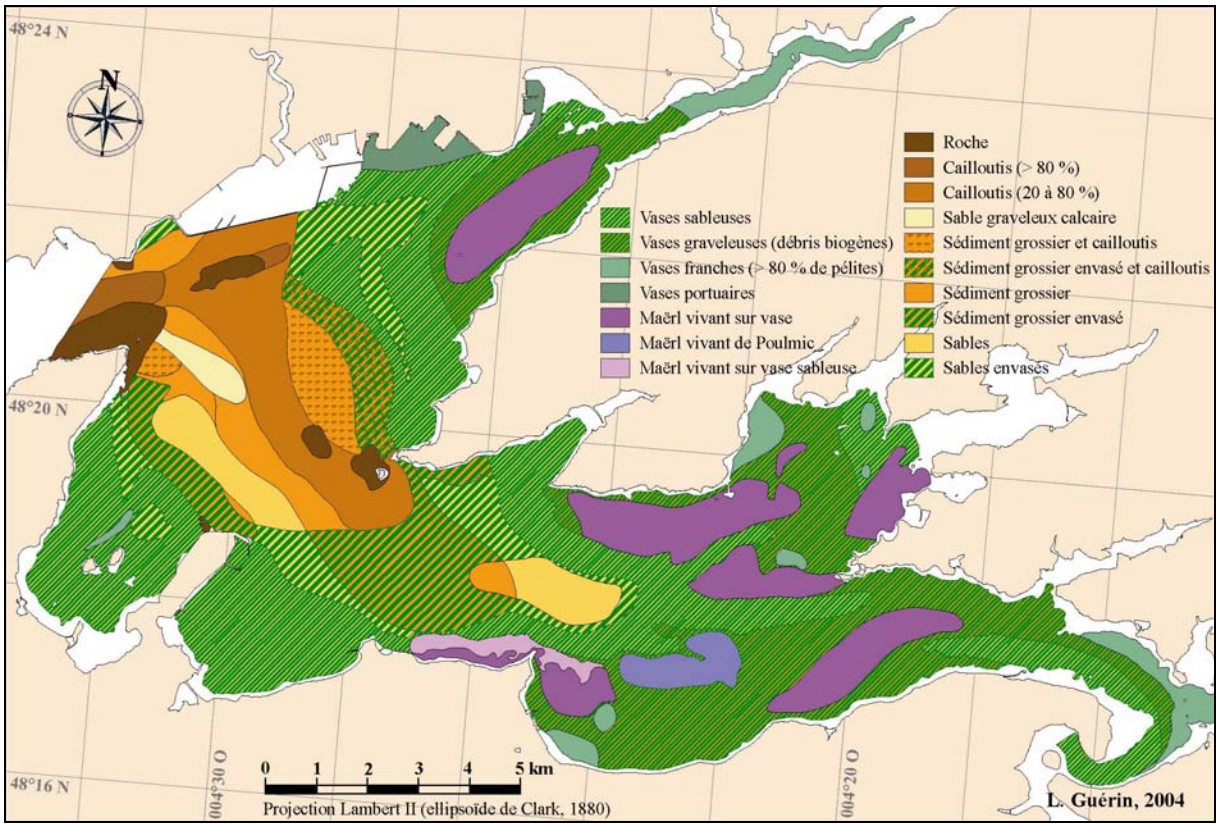


Figure I–7 : Carte sédimentaire synthétique de la rade de Brest (modifiée d'après Fichaut, 1984, *in* Guérin, 1997b).

I.1.5. Paramètres suivis et problématique

Après avoir décrit les grands traits physico-chimiques de la rade, il est à présent essentiel de connaître la dynamique hydrobiologique à l'échelle des deux années d'étude et de la replacer dans un contexte à long terme. Classiquement, plusieurs facteurs environnementaux interagissent en synergie sur l'évolution du benthos, à diverses échelles spatiales et temporelles. Afin de discriminer les changements dus aux facteurs environnementaux de ceux dus aux interactions biotiques, tous les paramètres environnementaux doivent être suivis à une fréquence et sur un site adaptés. Dans ce chapitre, la météorologie de 1999-2000 (température, irradiance, précipitations et vents) sera présentée avant de décrire la dynamique hydrologique (apports des bassins versants, température, salinité, sels nutritifs, phytoplancton et matières en suspension) sur trois sites représentatifs des masses d'eau de la rade. Une étude sédimentologique (granulométrie, matières organiques et pigments chlorophylliens) permettra ensuite de caractériser l'évolution de ce compartiment sur ces trois sites en 1999-2000. La rade de Brest est un écosystème qui a été étudié depuis longtemps, aussi bien au niveau pélagique (Delmas, 1981 ; Queguiner, 1982 ; Hafsaoui, 1984 ; Ragueneau, 1994 ; Daniel, 1995 ; Del Amo, 1996 ; Le Pape, 1996 ; Savoye, 2001 ; Beucher, 2003) que benthique (Coum, 1979 ; Fichaut, 1984 ; Hily, 1984, 1989 ; Jean, 1994 ;

Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002). La synthèse critique de ces données de référence devrait permettre d'appréhender l'évolution à long terme de l'environnement physico-chimique et hydrobiologique de la rade de Brest et de caractériser la période d'étude.

I.1.6. Sites et échelles d'étude

Si la météorologie peut être considérée d'emblée comme généralisable à toute la zone, il n'en est pas de même pour l'hydrologie et la sédimentologie. La rade de Brest sera alors considérée comme un système de trois bassins (*cf*. I.1.3) avec des apports principaux de l'Aulne et l'Elorn et une communication avec la mer d'Iroise au niveau du goulet. Pour cette raison, trois sites ateliers ont été définis pour appréhender la variabilité spatiale à l'échelle de la rade (Figure I–8).

L'anse de Roscanvel (**RO**) s'est tout d'abord imposée comme point de référence compte-tenu de son suivi hydrologique et biologique régulier et ancien (Queguiner, 1982 ; Ragueneau, 1994 ; Chauvaud, 1998 ; Savoye, 2001). De plus, il est considéré comme représentatif des conditions générales en rade de par sa position centrale, (Delmas, 1981). Dans le cadre de notre problématique générale, ce site caractérise également un fond subissant une invasion récente mais déjà importante par la crépidule (Chauvaud, 1998). Le prolongement du chenal de l'Aulne (**CA**), au sud du banc de Rozegat, est situé au cœur du bassin sud et est donc soumis directement à l'influence des apports de l'Aulne. Ce site est, en outre, fortement et anciennement colonisé par la crépidule (Coum, 1979 ; Chauvaud, 1998). Le banc de maërl de Keraliou (**KE**) se trouve dans le bassin nord, influencé directement par les apports de l'Elorn, le port et la ville de Brest. Ce site semble avoir été colonisé plus récemment par la crépidule et les densités y sont encore faibles. (Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002).

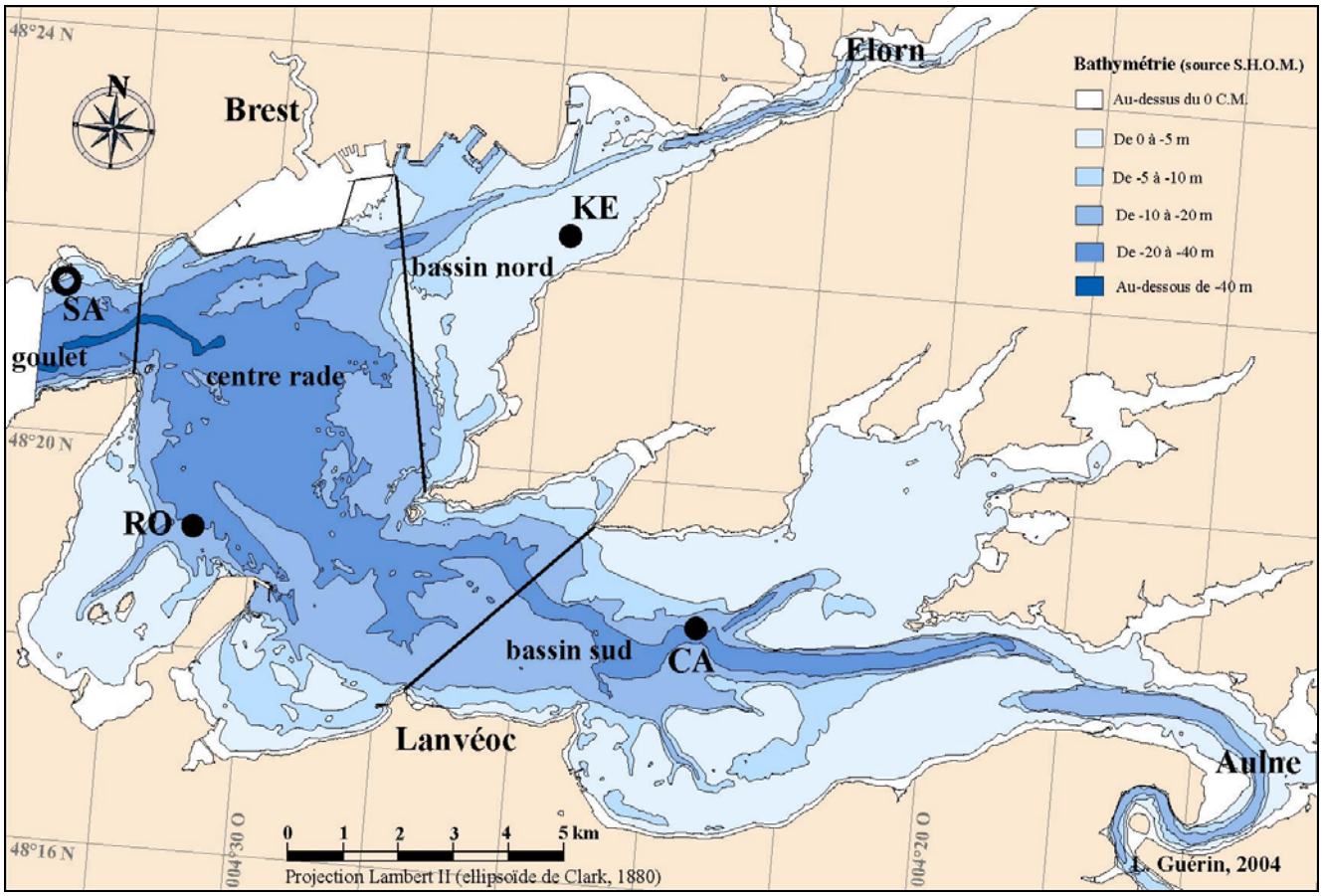


Figure I–8 : Localisation des sites ateliers et des stations de référence.

Roscanvel (**RO**) : **48°19,18' N ; 004°30,82' W**

- Profondeur moyenne : 25 mètres. Centre rade, courants de marée tourbillonnaires.
- Fond de sables hétérogènes, site à coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*).
- Taches superficielles de crépidules, en forte densité ; invasion récente.

Rozegat (**CA**) : **48°18,60' N ; 004°23,39' W**

- Profondeur moyenne : 30 mètres. Bassin sud, influence de l'Aulne.
- Fond à crépidules.
- Tapis épais de crépidules, en forte densité ; invasion ancienne.

Keraliou (**KE**) : **48°22,33' N ; 004°25,69' W**

- Profondeur moyenne : 6 mètres. Bassin nord, influence de l'Elorn et de Brest.
- Fond de maërl.
- Chaînes de crépidules éparses, densités faibles.

I.2. MATERIELS ET METHODES

I.2.1. Météorologie

Les données météorologiques ont été fournies par Météo-France. Les valeurs de précipitations, températures, forces et directions des vents ont été recueillies à la station de **Lanvéoc** (Figure I–8). Les valeurs d'irradiance (rayonnement global) ont été recueillies à la station de Brest-Guipavas. Les moyennes mensuelles ont été calculées à partir de ces mesures journalières du 01/01/1999 au 31/12/2000. Les moyennes mensuelles de référence ont été établies sur une période de 32 ans (01/01/1971 au 31/12/2002) et 33 ans pour la rose des vents de référence (01/01/1970 au 31/12/2002).

I.2.2. Hydrologie

I.2.2.1. Apports des bassins versants

Les données de débits (fréquence quotidienne) et de flux en sels nutritifs (fréquence quotidienne à bi-hebdomadaire) ont été fournies par l'agence de bassin de Loire-Bretagne (DIREN) et le réseau Ecoflux (observatoire IUEM). Les sites de mesures sont (sites et références DIREN) :

Elorn-st : Pont ar Bled - J3413030

Aulne-st : Pont-Pol ty Glass - J3811810

Douffine-st : St-Segal - J3834010

Les valeurs de débits et de flux, à l'entrée des estuaires débouchant en rade, ont été calculées par application d'un coefficient correcteur (rapport de surface de bassins versants) :

Elorn : entrée estuaire = Elorn-st × 291 / 260,

Aulne : entrée estuaire = (Aulne-st × 1531 / 1224) + (Douffine-st × 176 / 138),

I.2.2.2. Goulet - mer d'Iroise

Les données de températures, pigments et sels nutritifs ont été fournies par le suivi SOMLIT (observatoire IUEM), à une fréquence hebdomadaire. La bouée Marel (Ifremer) mesure la chlorophylle *a* (fluorométrie) et la salinité, en continu, toutes les 20 minutes. Ces paramètres correspondent à des mesures en surface, à pleine mer, sur le site de Sainte-Anne-du-Portzic près du môle d'Ifremer (Figure I–8 ; **SA : 48°21,6' N ; 004°33,0' W**).

I.2.2.3. Rade de Brest

I.2.2.3.1. Echantillonnage

Un suivi a été réalisé sur les trois sites ateliers de février 1999 à février 2000 et sur RO seulement de février 2000 à février 2001 (coll. A. Lorrain, LEMAR). La fréquence d'échantillonnage allait du journalier en période de bloom (printemps) au bi-hebdomadaire (hiver), à pleine mer (±2 heures) pour être comparable à SA (suivi SOMLIT), soit 156 sorties au total. De plus, un suivi haute-fréquence (horaire) a été réalisé sur RO du 17 au 20 mai 2000 afin d'appréhender les variations de température, salinité et fluorimétrie sur un cycle de marée.

Le suivi a consisté en un profil réalisé sur la colonne d'eau par une sonde C.T.D. (SBE 19 *Seacat*) équipée d'un fluorimètre (*Sea Tech*). Les capteurs (température, salinité, profondeur) ont été calibrés le 8/02/1999 (*Ocean Scientific International*, G.B.). Les mesures du fichier brut (fréquence : $2.s^{-1}$, soit 4 à 10 mesures par mètre) sont moyennées et interpolées afin d'obtenir une valeur pour chaque paramètre, à chaque mètre de profondeur. L'évolution du profil est obtenu par interpolations linéaires anisotropes (rapport profondeur (m)/temps (jours) de 1/0,5). Les prélèvements d'eau ont été réalisés simultanément par bouteille Niskin, à 1 mètre sous la surface et à 1 mètre du fond, pour doser les concentrations en chlorophylle *a*, phéophytine *a* et matières en suspension. Les échantillons d'eau ont été placés dans des jerricanes propres opaques, puis dans une glacière. Un prélèvement de surface supplémentaire en 2000, à RO, a permis le dosage des sels nutritifs.

I.2.2.3.2. Température

Les profils de température de la colonne d'eau ont été mesurés par sonde CTD. De plus, des sondes EBRO (collecteur 18000 MES) ont permis la mesure haute-fréquence ($2.h^{-1}$) de la température à l'interface eau-sédiment sur les trois sites ateliers en 1999 (sauf à RO après le 24/03/1999, suite à une défaillance de la sonde) et à RO en 2000.

I.2.2.3.3. Salinité

Les profils de salinité de la colonne d'eau ont été mesurés par sonde CTD. La salinité est exprimée sous forme d'un rapport (échelle de salinité pratique - *Practical Salinity Scale*) et n'a donc pas d'unité conformément aux instructions aux auteurs de la revue *Estuarine*, *coastal and shelf science*.

I.2.2.3.4. Phytoplancton

Les profils de concentrations en pigments *in situ* de la colonne d'eau ont été mesurés par le fluorimètre couplé à la sonde CTD. Après homogénéisation, 100 ml de chaque échantillon d'eau de mer de la bouteille Niskin sont conservés au lugol dans un pilulier. La détermination de la composition spécifique des espèces dominantes du phytoplancton et le comptage ont été effectués par Elisabeth Nézan (Ifremer Concarneau, REPHY). Après homogénéisation, 1 litre de chaque échantillon d'eau de mer est filtré (GF/F Whatman, porosité 0,7µm) dès le retour au laboratoire. Les filtres sont conservés à –20°C avant d'être dosés selon la méthode de Lorenzen (1967). Les filtres sont broyés dans 6 ml d'acétone (90%), l'extraction continue 15 minutes au réfrigérateur, puis le tube est centrifugé 5 minutes à 2500 tr.mn^{-1}. Les concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine sont obtenues par mesure sur fluorimètre Turner 111, avant et après acidification (100 µl HCl, 1N).

$$[\text{chlorophylle } a]\ (\mu g.l^{-1}) = k_x \times \left(\frac{Fo}{Fa}\right)_{max} \times F_a \times \left[\frac{\frac{Fo}{Fa} - 1}{\left(\frac{Fo}{Fa}\right)_{max} - 1}\right] \times \frac{v}{1000 \times V}$$

$$[\text{phéophytine } a]\ (\mu g.l^{-1}) = k_x \times \left(\frac{Fo}{Fa}\right)_{max} \times F_a \times \left[1 - \frac{\frac{Fo}{Fa} - 1}{\left(\frac{Fo}{Fa}\right)_{max} - 1}\right] \times \frac{v}{1000 \times V} \times \frac{Mp}{Mc}$$

k_x : constante de calibration pour une fente donnée du fluorimètre

$(F_o/F_a)_{max}$: rapport d'acidification de la chlorophylle *a* pour l'appareillage utilisé

$M_p/M_c = 0{,}975$ (constante du rapport des poids moléculaires phéophytine *a* / chlorophylle *a*)

v : volume de la solution acétonique (en ml)

V : volume d'eau de mer filtrée (en l)

F_o, F_a : valeurs de la fluorescence de l'échantillon avant et après acidification.

L'indice de dégradation instantané calculé à partir de ces concentrations permet d'appréhender l'état de dégradation de la production primaire à un instant t. Il varie entre 0 (matériel entièrement frais) et 100% (matériel entièrement dégradé).

$$\text{indice de d.i (\%)} = \frac{[\text{phéo.}\,a]}{[\text{phéo.}\,a] + [\text{chloro.}\,a]}$$

I.2.2.3.5. Matières en suspension

Après homogénéisation, 1 à 2 litres (selon la charge en particules) de chaque échantillon d'eau de mer est filtré (GF/F Whatman, porosité 0,7µm, pré-brûlés 4h30 à 450°C et pré-pesés) dès le retour au laboratoire. La tulipe est rincée au formiate d'ammonium (9 $g.l^{-1}$) et les filtres sont conservés à -20°C. Après séchage 24h à 60°C (étuve), le poids sec donne la concentration en MES par déduction du poids du filtre rapporté au volume d'eau filtrée. Le filtre est alors brûlé 4h30 à 450°C et la nouvelle pesée donne la part en MIP (matières inorganiques particulaires) et la part en MOP (matières organiques particulaires).

I.2.2.3.6. Sels nutritifs

L'ensemble du flaconnage utilisé a été lavé 24h à l'acide HCl (1,2N), rincé plusieurs fois à l'eau distillée milliQ, puis à l'eau de mer du prélèvement.

* Ammonium NH_4^+ : 105 ml sont recueillis *in situ* dans un flacon en verre. Les réactifs R1 et R2 (Aminot et Chaussepied, 1983) sont ajoutés immédiatement. Le dosage se fait après stockage à température ambiante, à l'obscurité, entre 12 et 48 heures après le prélèvement. La concentration est mesurée à 630 nm sur un photomètre Milton Roy Spectronic 401, en fonction d'une courbe étalon et de blancs réalisés avec de l'eau distillée, dans les mêmes conditions que le prélèvement.

* Nitrates NO_3^-, nitrites NO_2^-, acide orthosilicique $Si(OH)_4$, phosphates PO_4^{2-} (coll. A. Masson, LEMAR, IUEM) : les prélèvements se font sur l'eau de mer filtrée pour la BSi. Les échantillons de phosphates sont stockés dans un flacon en verre à –20°C, ceux de nitrates et nitrites dans un flacon plastique Nalgène à –20°C et ceux d'acide orthosilicique dans un flacon plastique Nalgène à 4°C. Tous sont conservés à l'obscurité. La concentration en phosphates est mesurée à 885 nm sur un photomètre *Milton Roy Spectronic* 401, selon la méthode manuelle de Murphy et Riley (1962). Les concentrations en nitrates, nitrites et acide orthosilicique sont mesurées par Technicon Auto Analyseur II (Tréguer et Le Corre, 1975).

I.2.3. Sédimentologie

I.2.3.1. Echantillonnage

Les échantillons de sédiment ont été prélevés mensuellement en plongée (méthode non perturbante) à l'aide de carottes en PVC de 6,8 cm de diamètre interne et 20 cm de longueur (Tableau I-1). Les deux tiers du tube sont délicatement et progressivement enfoncés dans le sédiment, puis un bouchon étanche est placé pour fermer l'échantillon et l'eau surnageante afin d'extraire la carotte. Un deuxième bouchon étanche ferme le fond de la carotte avant de la remonter. A bord, les carottes sont conservées au froid, verticalement, dans une glaciaire opaque. Au laboratoire, elles sont congelées à -20°C. Les carottes congelées sont démoulées par trempage rapide (3-5 minutes) dans l'eau chaude et les 3 premiers centimètres d'épaisseur de sédiment sont séparés avec un couteau. Un sous-échantillon (2 cm de diamètre) par carotte est prélevé sur l'épaisseur de la tranche de surface pour le dosage des pigments (variance inter). Une tranche par date est prélevée en triplicat pour étudier la variance intra échantillon de ce paramètre. L'ensemble de ces opérations est réalisé à la pénombre. Le reste du sédiment (tranche et partie inférieure) est individuellement homogénéisé et servira à l'analyse sédimentologique (granulométrie, matière organique) proprement dite (Figure I–9).

Tableau I-1 : Dates et nombre de réplicats des échantillons sédimentologiques. *Pigments inter : sous-échantillon dans chaque carotte répliquée ; intra : sous-échantillons dans une même carotte.*

	RO	granulo	m.o.	pigment inter	pigment intra	**CA**	granulo	m.o.	pigment inter	pigment intra	**KE**	granulo	m.o.	pigment inter	pigment intra
1999															
mai	11/05 3	2	3	3	3	12/05 3	2	2	3	3					
juin	8/06 3	2	2	2	-	10/06 3	2	2	3	3					
juillet	6/07 3	3	3	3	9	7/07 3	2	2	3	3	6/07 3	2	2	3	3
août	4/08 3	2	2	3	3	5/08 3	2	2	3	3	4/08 3	2	2	3	3
sept.	3/09 3	2	2	3	3	2/09 3	2	2	3	3	3/09 3	2	2	3	3
oct.	5/10 3	2	2	3	3	4/10 3	2	2	3	3	5/10 3	1	1	3	3
nov.	2/11 3	3	3	3	3	3/11 3	2	2	3	3					
déc.															
2000															
février											25/02 3	2	2	3	3
mars	29/03 2	2	1	2	3										
avril						28/04 3	2	2	3	3	28/04 3	2	2	3	3
mai	12/05 3	2	2	3	3										
juin	9/06 3	2	2	3	3										
juillet	10/07 2	1	1	2	3										
août	9/08 3	2	2	3	3										
sept.															
oct.	13/10 3	2	2	3	3										
nov.															

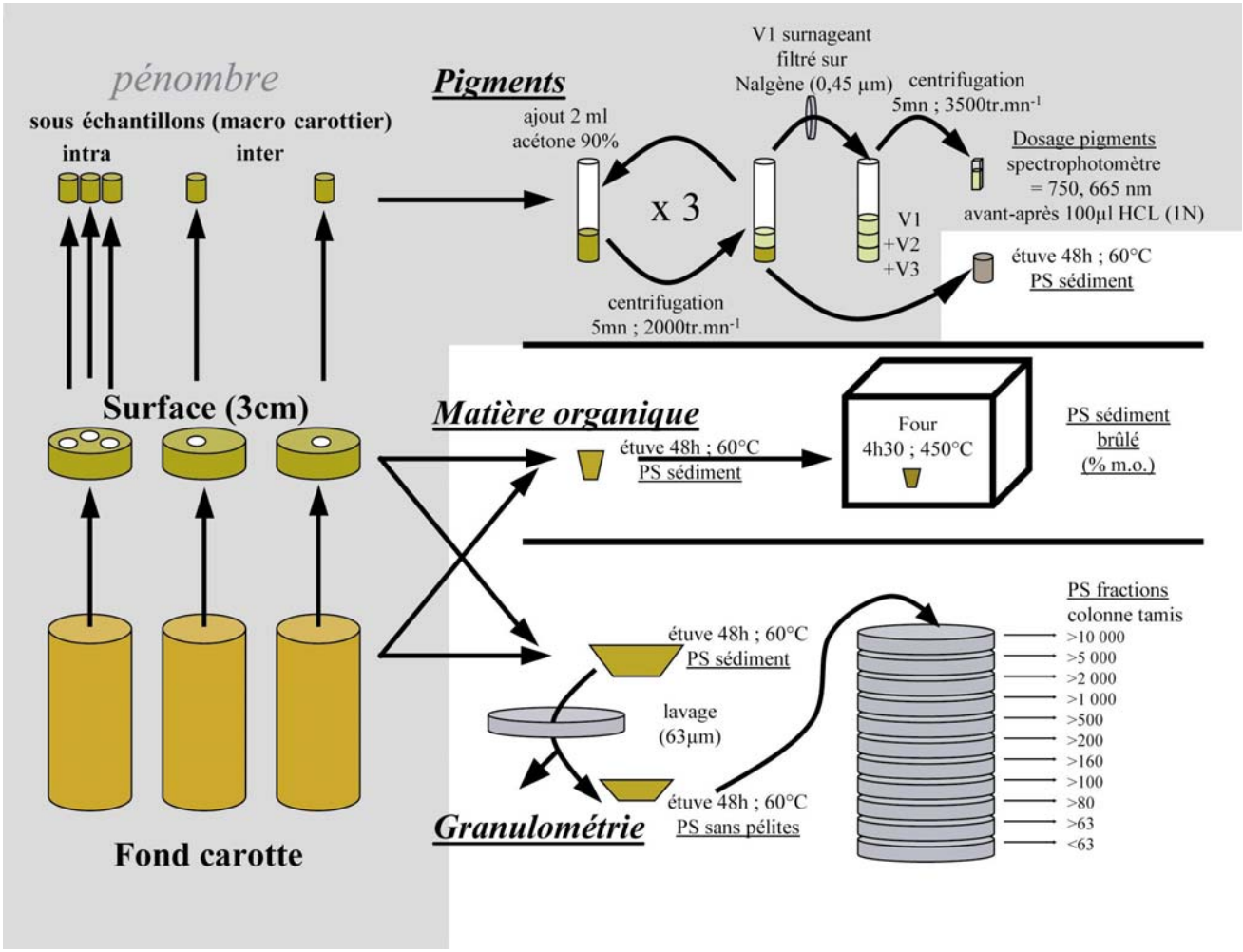


Figure I–9 : Protocoles des analyses sédimentologiques.

I.2.3.2. Granulométrie

Chaque échantillon de sédiment (fond et surface des réplicats pour chaque date) est séché à l'étuve 48 heures à 60°C. L'échantillon est alors pesé, puis rincé à l'eau du robinet sur un tamis AFNOR de 63 µm pour éliminer les pélites et faciliter ainsi le tamisage ultérieur. Le reste de sédiment est replacé à l'étuve 48 heures à 60°C. Une deuxième pesée est réalisée avant le tamisage à sec sur une colonne de 10 tamis AFNOR. Les fractions recueillies sur chaque tamis sont pesées. Les pélites résiduelles recueillies en bas de la colonne sont ajoutées à la valeur obtenue par différence avant et après lavage.

La composition granulométrique est exprimée en pourcentage du poids total de sédiment. Le profil total du sédiment récolté est obtenu en ajoutant les échantillons de surface et de fond, au prorata de leurs poids secs totaux. Les catégories sédimentaires ont été définies d'après la classification de Chassé et Glémarec (1976 ; Tableau I-2).

Tableau I-2 : Limites granulométriques des catégories sédimentaires

Catégorie	vase	sable fin	sable moyen	sable grossier	gravier
fractions	< 63 µm	63–200 µm	200–500 µm	0,5-2 mm	> 2 mm

Le grain moyen (Md, médiane) et les indices de tri (Trask, So) et d'asymétrie (Sk) sont calculés sur la courbe cumulative (Pinot, 1994) :

Md = Q_2 = taille du grain tel que 50% du poids sec de sédiment soit constitué de grains plus fins (ou plus gros) ; So = $\sqrt{\frac{Q_1}{Q_3}}$; Sk = $\sqrt{\frac{Q_1 \times Q_3}{Md^2}}$ Avec : $Q_n = n^{ème}$ quartile

La densité (en $g.l^{-1}$) du sédiment de surface est le rapport du poids sec (en gramme) sur le volume (en litre) de la tranche de surface.

I.2.3.3. Matière organique

Quelques grammes de chaque échantillon (fond et surface) sont prélevés après homogénéisation et placés 48 heures à l'étuve (60°C). Après pesée, le sédiment est incinéré 4h30 à 450°C. La différence de poids sec est alors exprimée en pourcentage de matière organique du sédiment.

I.2.3.4. Pigments

I.2.3.4.1. Extraction des pigments

Le protocole utilisé est celui recommandé par Sagan et Thouzeau (1998). L'extraction des pigments est faite à la pénombre, à température ambiante (environ 15°C). Le sédiment (5 à 10g.) est homogénéisé avec 2 ml d'acétone, centrifugé 5 minutes à 2000 $tr.mn^{-1}$. Le surnageant est recueilli avec une seringue et filtré (Nalgène ; porosité 0,45 µm). 2 ml d'acétone sont ajoutés à nouveau au sédiment et cette opération est répétée 3 fois. Le volume total recueilli est mesuré et centrifugé 5 minutes à 3500 $tr.mn^{-1}$.

I.2.3.4.2. Dosage des pigments

L'échantillon obtenu après extraction est dosé par spectrophotomètre (Perkin-Elmer λ 10). Les équations de Lorenzen (1967), adaptées pour le sédiment (Riaux-Gobin et Klein, 1993) donnent les valeurs de chlorophylle et phéophytine *a* grâce aux valeurs d'absorbance à 665 et 750 nm avant et après acidification (100 µl HCl, 1N), rapportées au poids sec (48h, 60°C) du sédiment analysé.

$$[\text{Chlorophylle } a]\ (\mu g.g^{-1}) = \frac{A \times K(D_{665o} - D_{665a}) \times v}{g \times L}$$

$$[\text{Phéophytine } a]\ (\mu g.g^{-1}) = \frac{A \times K(R(D_{665o} - D_{665a})) \times v}{g \times L}$$

v : volume de l'extrait acétonique en ml

g : poids sec du sédiment en grammes

L : chemin optique de la cuve en cm

$A = \frac{1}{K_c} * 1000$ avec Kc = 90,8 : coefficient d'absorption de la chlorophylle *a* à 665 nm

$R = \frac{D_{665o}}{D_{665a}}\max = 1,7$: rapport obtenu pour la chlorophylle *a* pure

$$K = \frac{\frac{D_{665O}}{D_{665a}}\max}{\frac{D_{665o}}{D_{665a}}\max - 1} = \frac{1,7}{0,7} = 2,43$$

D_λ : Densité optique. à la longueur d'onde λ déduction faite de la turbidité à 750 nm

D_{665o} : absorption à 665 nm avant acidification

D_{665a} : absorption à 665 nm après acidification.

I.2.3.5. Calcul des moyennes et variances associées

La moyenne intra-échantillon est calculée sur les trois valeurs de concentrations en pigments d'une même carotte, à une même date (variabilité à micro échelle spatiale : cm). La moyenne mensuelle est calculée sur les valeurs de taux de pélites des réplicats, à une même date (variabilité à méso-échelle spatiale : m). La moyenne saisonnière est calculée sur les valeurs de M.O. et pigments des réplicats, aux dates communes à une même saison (variabilité à méso-échelle spatiale et à méso-échelle de temps : trimestre). La moyenne globale est calculée sur les valeurs de taux de pélites, de M.O. et de pigments des moyennes mensuelles, sur toute la période d'étude (variabilité à grande échelle de temps : inter-annuelle 1999-2000).

I.3. RESULTATS

I.3.1. Météorologie

I.3.1.1. Température aérienne

L'année 2000 présente les minimum et maximum de la période d'étude avec 2 pics journaliers de 0,65°C le 26/01/2000 et 23,8°C le 26/07/2000 (Figure I–10). Mais ces pics sont singuliers et l'amplitude de température est globalement plus faible en 2000 qu'en 1999. La moyenne annuelle est inférieure en 2000 par rapport à 1999 (respectivement 12,05 et 12,61°C). La différence est surtout notable de mars à mai (-0,8 à -1,4°C) et en juillet (-2°C). Ces deux années sont supérieures à la moyenne annuelle (11,66°C) sur la période de référence. De mars à novembre, l'année 1999 est globalement plus chaude que 2000 (+0,7°C) et que l'année de référence (+0,9°C).

I.3.1.2. Irradiance

L'année 2000 présente les minimum et maximum de la période d'étude sur 2 pics journaliers de 23 $J.cm^{-2}.j^{-1}$ le 12/12/2000 et 2952 $J.cm^{-2}.j^{-1}$ le 18/06/2000 (Figure I–11). Mais une fois encore, l'amplitude de rayonnement est globalement plus faible en 2000 qu'en 1999. Le rayonnement est notablement plus faible de mai à juillet 2000. La moyenne annuelle est inférieure en 2000 par rapport à 1999 (respectivement 975 et 1082 $J.cm^{-2}.j^{-1}$), comme le cumul annuel (357 et 394 $kJ.cm^{-2}$). L'année 1999 est très proche de celle de référence (moyenne : 1083 $J.cm^{-2}.j^{-1}$; cumul : 396 $kJ.cm^{-2}$) pour ce paramètre.

I.3.1.3. Précipitations

L'année 1999 présente le maximum de la période d'étude par un pic journalier de 44,2 mm le 23/10/1999, alors qu'il était de 38,4 mm le 31/12/2000 (Figure I–12). Mais la moyenne annuelle est supérieure en 2000 par rapport à 1999 (respectivement 3,48 et 3,07 $mm.j^{-1}$), comme le cumul annuel (1274 et 1121 mm). Les forts écarts-types mensuels témoignent cependant de la grande variabilité de ce paramètre journalier. La moyenne annuelle (2,67 $mm.j^{-1}$) et le cumul annuel (974,6 mm) sur la période de référence témoignent du caractère exceptionnellement pluvieux de ces 2 années.

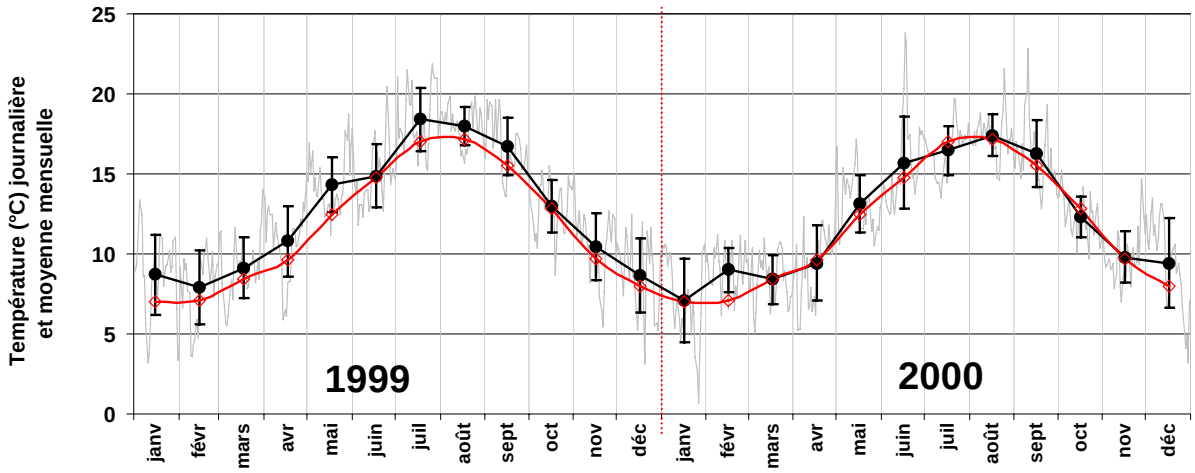


Figure I–10 : Evolution en 1999 et 2000 des températures aériennes journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Lanvéoc (d'après données Météo France).

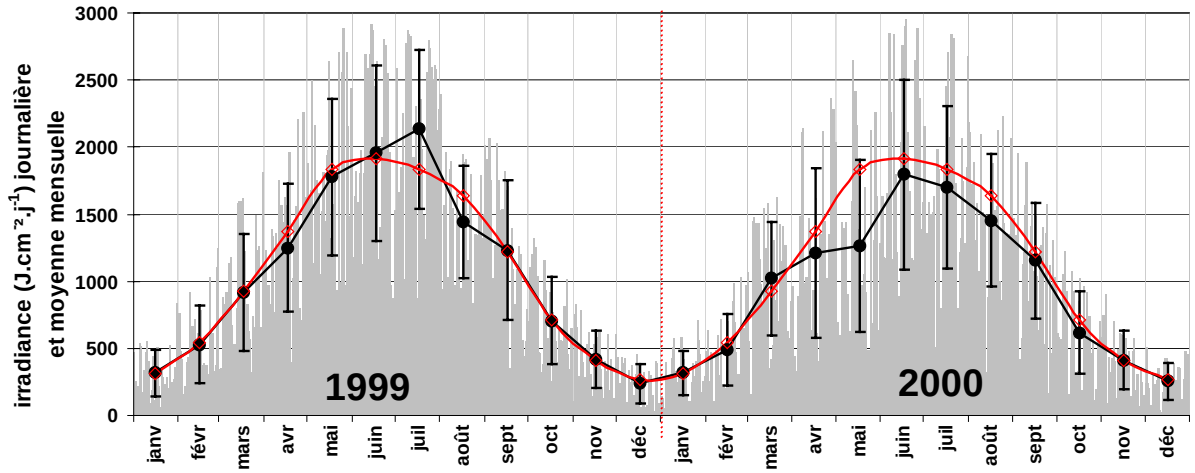


Figure I–11 : Evolution en 1999 et 2000 des irradiances journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Guipavas (d'après données Météo France).

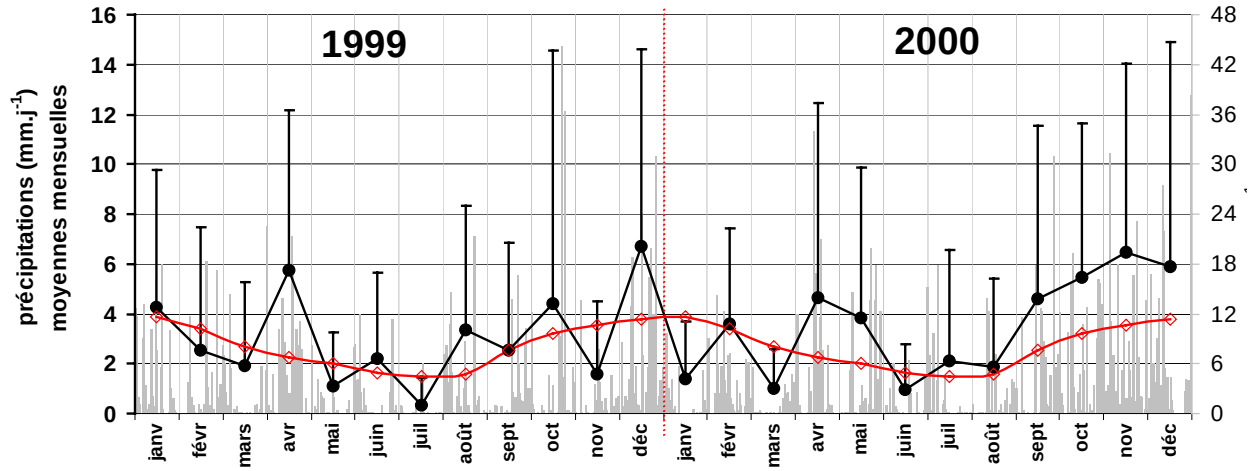


Figure I–12 : Evolution en 1999 et 2000 des précipitations journalières (en gris) et moyennes mensuelles (en noir) par rapport aux moyennes mensuelles de référence (1971-2002, en rouge) à Lanvéoc (d'après données Météo France).

I.3.1.4. Régime des vents

La Figure I–13 montre, en accord avec les fréquences de référence (1970-2002), la dominance des vents forts (> 20 km.h^{-1}) de secteur sud à ouest en 1999 et surtout en 2000. Le suivi des vitesses de vent, tous secteurs confondus (Figure I–14) montre que la vitesse maximale de vent (75,6 km.h^{-1}) est atteinte le 12/12/2000 contre 53,6 km.h^{-1} le 24/12/1999. La moyenne annuelle en 2000 (26,9 km.h^{-1}) est largement supérieure à celle de 1999 (16,3 km.h^{-1}). La moyenne annuelle sur la période de référence (18,2 km.h^{-1}) souligne le caractère exceptionnel de 2000 qui se singularise par de forts vents (> 20 km.h^{-1}) de secteur ouest d'avril à décembre.

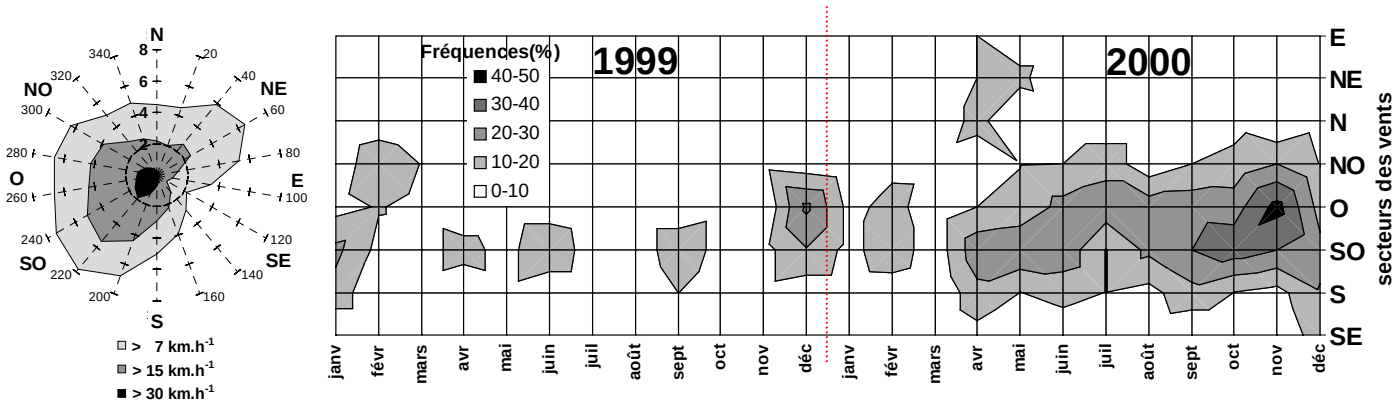


Figure I–13 : Rose des vents de l'année de référence (moyenne 1970-2002) et évolution des fréquences (%jours) de vents > 20 km.h^{-1} par secteur à Lanvéoc (d'après données Météo France).

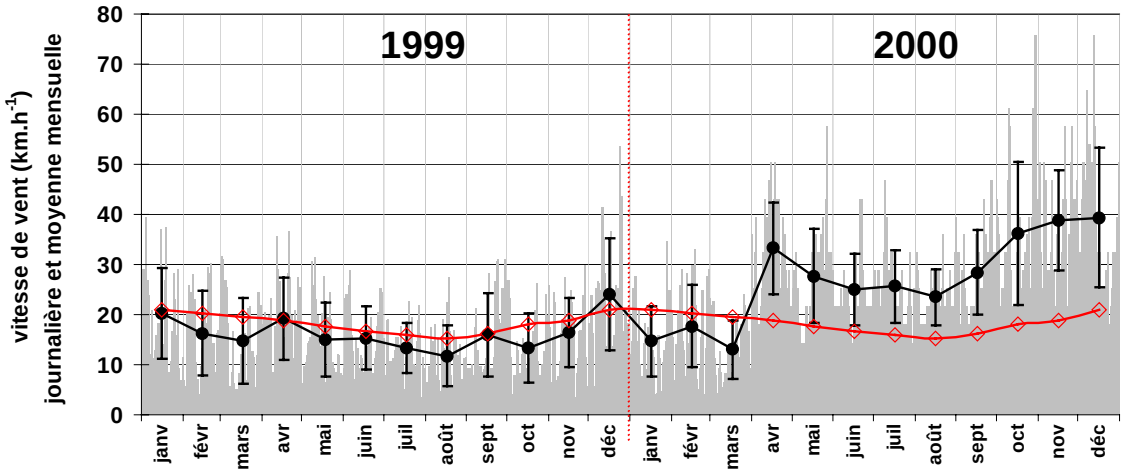


Figure I–14 : Evolution en 1999 et 2000 des vitesses journalières (en gris), moyennes mensuelles (en noir) et moyennes de référence (1971-2002, en rouge) des vents à Lanvéoc (d'après données Météo France).

I.3.2. Hydrologie

I.3.2.1. Apports des bassins versants

Les débits moyens et les cumuls annuels de l'Aulne (46,5 $m^3.s^{-1}$; $1465{,}4.10^6 m^3$) et de l'Elorn (10,7 $m^3.s^{-1}$; $337{,}1.10^6 m^3$) en 2000 sont supérieurs à ceux de 1999 de respectivement 12 et 20%. La comparaison avec la période de référence (de 1970 à 2000, avec respectivement pour l'Aulne et l'Elorn : 31,5 $m^3.s^{-1}$; 6,0 $m^3.s^{-1}$ et $987{,}0.10^6 m^3$; $186{,}8.10^6 m^3$) témoigne de l'importance des apports lors de ces deux années, liée à leur forte pluviométrie (*cf.* I.3.1.3).

Les débits moyens mensuels sont souvent supérieurs à la moyenne de référence pendant toute la période d'étude (Figure I–15). Le maximum journalier est atteint le 13/12/2000 pour l'Aulne avec une valeur record de 579 $m^3.s^{-1}$. Pour les deux rivières, les apports d'eaux douces sont inférieurs en 2000 par rapport à 1999 en début d'année (janvier à mars), puis supérieurs au printemps. Ces différences s'atténuent progressivement pendant l'été avant la période de forte pluviométrie à la fin 2000-début 2001 où le débit moyen mensuel en novembre est supérieur à celui de 1999 de plus de 85 $m^3.s^{-1}$ (Aulne) et de 13 $m^3.s^{-1}$ (Elorn).

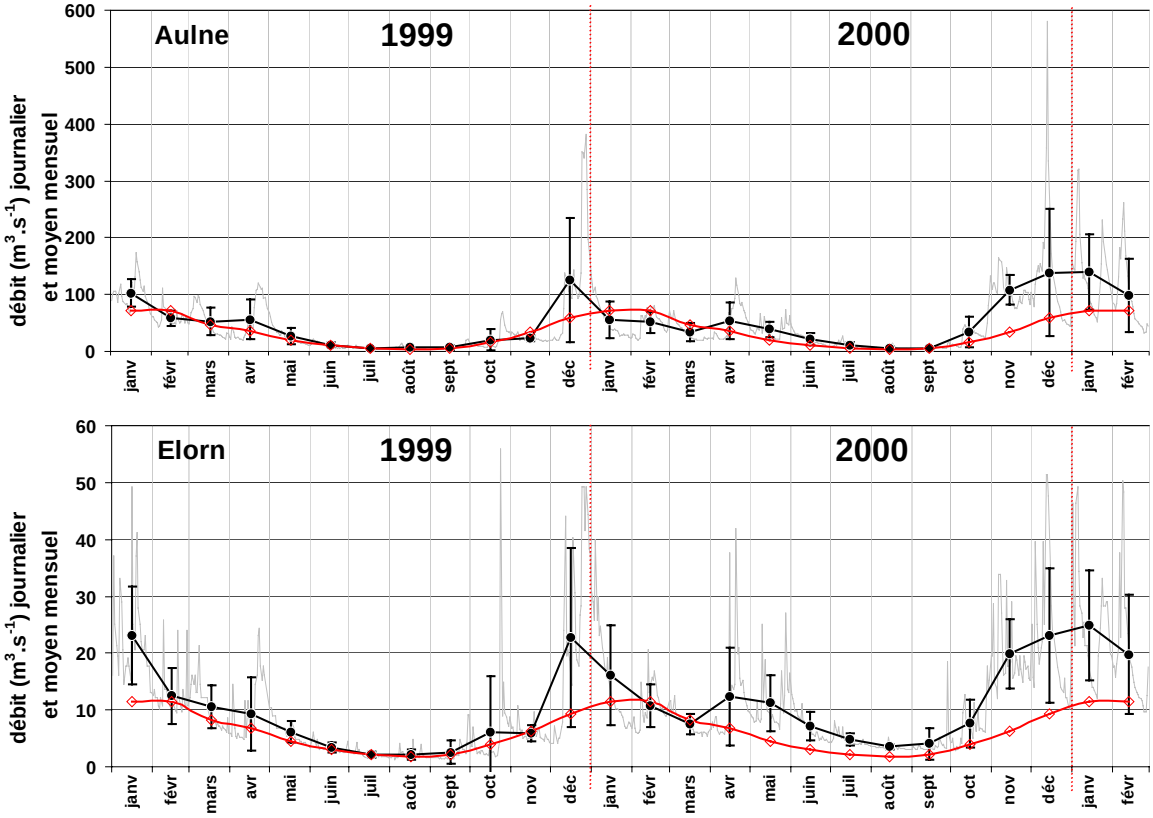


Figure I–15 : Evolution des débits journaliers (en gris), moyennes mensuels (en noir) et moyennes de référence (1970-2000, en rouge) de l'Aulne et l'Elorn de janvier 1999 à février 2001 (source : DIREN).

I.3.2.2. Température

Les températures suivent classiquement un cycle annuel en "cloche" avec une amplitude de 8 à 9°C autour d'un minimum hivernal et d'un maximum estival, proches respectivement de 9 et 18°C (Figure I–16 ; Tableau I-3). En 1999, l'évolution des températures de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers est similaire. Le site SA présente une évolution des températures très proche de celle de RO (surface) en 1999 et 2000 (écart moyen inférieur à 0,1°C, sauf au printemps 1999 et en hiver 2000-2001 où il atteint 0,2°C de plus pour SA). Pour tous les sites, la température ne descend notablement (±0,5°C) au-dessous du seuil inférieur (10°C) limitant le développement potentiel du phytoplancton (Ragueneau, 1994) que pendant la période du 15 janvier au 20 février 2000.

Les différences de température moyennées sur les trimestres représentatifs de "saisons biologiques" (périodes caractérisant des phases-clés du cycle annuel de production primaire ou de la biologie du benthos) mettent en évidence le caractère plus froid de l'eau à RO en 2000 par rapport à 1999 : -0,45°C de mars à mai, -0,8°C de juin à août, -0,9°C de septembre à novembre contre +0,4°C de décembre à février, soit une différence moyenne globale de -0,7°C pendant la période principale de production biologique (mars à novembre).

A l'échelle des deux années d'étude, les différences de température entre la surface et le fond à une même date (thermoclines) sont faibles pour les trois sites par rapport à la variabilité mensuelle. Les températures de surface sont légèrement supérieures (de +0,18°C pour RO à +0,31°C pour CA, en moyenne) à celles de fond de mars à septembre pour chaque site. Cette tendance s'inverse, dans une moindre mesure (de -0,1°C en moyenne pour les trois sites), d'octobre à février. Chauvaud (1998) notait la faiblesse (<0,7°C) de la stratification thermique à SA toute l'année, en 1994 et 1995.

Tableau I-3 : Températures (°C) minimales et maximales de l'eau de mer, en surface et au fond, sur les trois sites ateliers et à SA en période hivernale (octobre à mars) et estivale (avril à septembre).

		période hivernale 1998-1999	**période estivale 1999**	**période hivernale 1999-2000**	**période estivale 2000**	**période hivernale 2000-2001**
Site		minimum (date)	maximum (date)	minimum (date)	maximum (date)	minimum (date)
KE	Surface	9,8 (18/02)	18,3 (06/07)	9,1 (01/02)	-	-
	Fond	9,8 (18/02)	18,1 (10/08)	9,1 (01/02)	-	-
CA	Surface	9,7 (05/03)	18,7 (09/07)	8,8 (01/02)	-	-
	Fond	9,8 (18/02)	18,2 (10/08)	8,7 (01/02)	-	-
RO	Surface	9,7 (05/03)	17,8 (10/08)	9,1 (01/02)	17,6 (09/08)	9,4 (02/02)
	Fond	9,7 (18/02)	17,6 (10/08)	9,1 (01/02)	16,9 (14/09)	10,0 (02/02)
SA	Surface	9,8 (22/02)	18,2 (10/08)	8,7 (27/01)	17,5 (11/09)	9,9 (29/01)

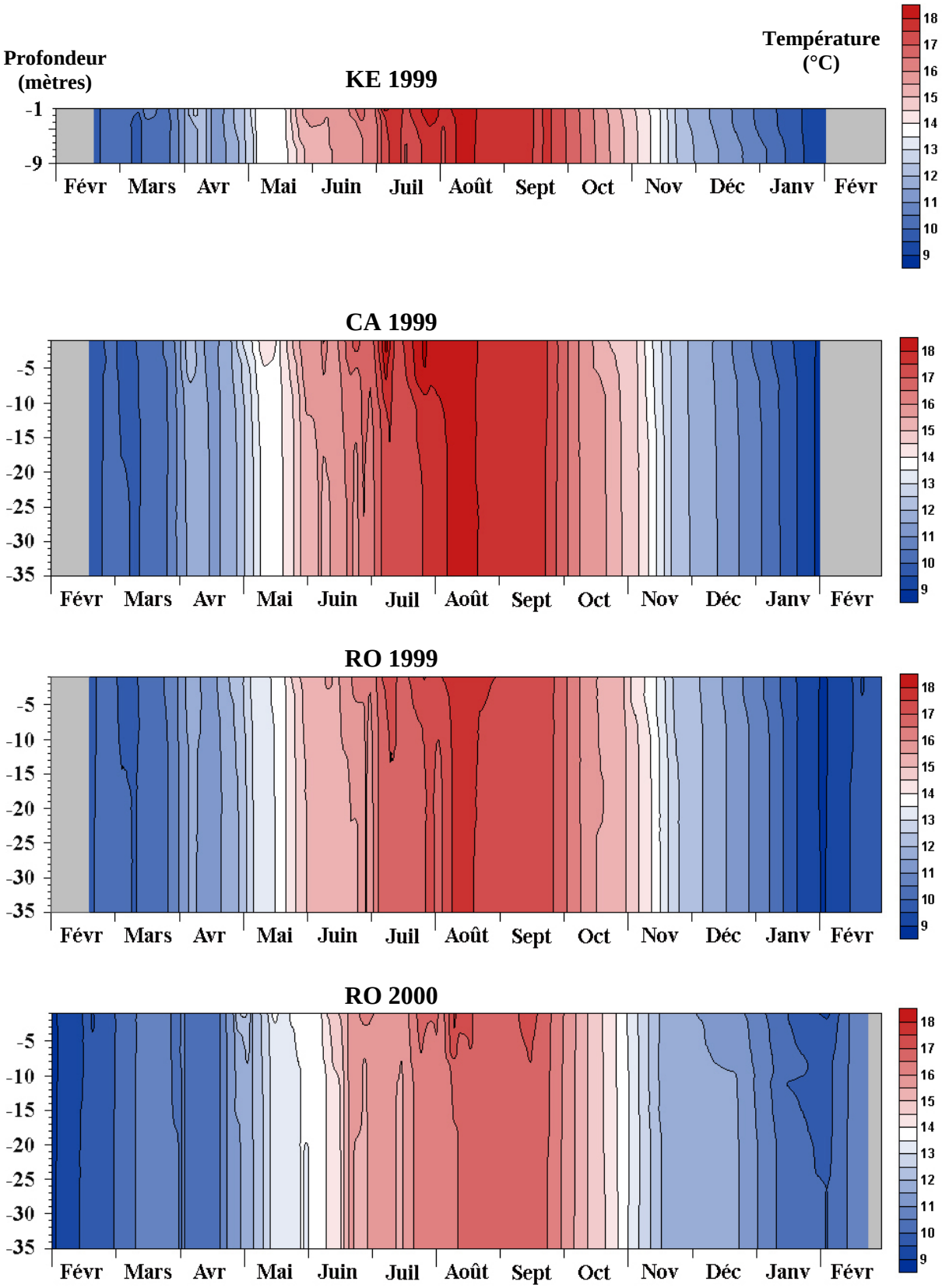


Figure I–16 : Evolution de la température de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils réalisés : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83.

I.3.2.3. Salinité

Les salinités suivent un cycle annuel avec une période printemps-été (d'avril à septembre) de fortes salinités (*c.a.* 35) très peu stratifiée et une période automne-hiver (d'octobre à mars) présentant plusieurs successions de dessalures dues aux apports d'eaux douces par les rivières en crue (Figure I–17 ; Tableau I-4). Il en résulte alors une salinité plus faible et souvent de fortes haloclines, avec une grande variabilité inter-annuelle. En 1999, l'évolution de la salinité de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers est similaire. Le site SA présente une évolution des salinités très proche de celle de RO (surface) en 1999 et 2000. L'écart moyen est inférieur à 0,2, sauf au printemps 1999 (+0,32), en été 1999 (-0,31) et surtout pendant l'hiver 2000-2001 ou il atteint +1,33 par rapport à RO, vraisemblablement à cause de l'impact exceptionnel des crues des rivières à RO à cette date.

Les moyennes trimestrielles des différences inter-annuelles de salinité en surface (et celles au fond, entre parenthèses) sont de : -0,19 (-0,36) de mars à mai, -0,43 (-0,33) de juin à août, -0,02 (-0,12) de septembre à novembre et -1,88 (-0,85) de décembre à février. La différence moyenne de salinité, de mars à novembre, met en évidence le caractère légèrement moins salin de l'eau en 2000 par rapport à 1999 (-0,21 en surface ; -0,27 au fond).

A l'échelle des deux années d'étude, les différences de salinité entre la surface et le fond (haloclines) peuvent être importantes pour les trois sites par rapport à la variabilité mensuelle. Pour chaque site, les salinités de surface sont presque toujours inférieures et plus variables que celles de fond toute l'année et ce surtout de septembre à mai (de -0,46 pour RO à -1,20 pour CA, en moyenne). De mai à septembre, la différence surface-fond n'excède pas -0,15 pour les trois sites. Les dessalures peuvent se cantonner aux premiers mètres de la colonne d'eau ou atteindre le fond. Chauvaud (1998) notait l'absence de stratification haline à SA toute l'année en 1994 et 1995.

Tableau I-4 : Salinités minimales et maximales de l'eau de mer, en surface et au fond, sur les trois sites ateliers et à SA en période hivernale (octobre à mars) et estivale (avril à septembre).

		période hivernale 1998-1999	**période estivale 1999**	**période hivernale 1999-2000**	**période estivale 2000**	**période hivernale 2000-2001**
Site		minimum (date)	maximum (date)	minimum (date)	maximum (date)	minimum (date)
KE	Surface	32,3 (15/03)	35,2 (16/09)	27,5 (04/01)	-	-
	Fond	33,2 (12/03)	35,2 (16/09)	32,2 (04/01)	-	-
CA	Surface	26,8 (24/02)	35,2 (13/09)	29,4 (04/01)	-	-
	Fond	33,7 (24/02)	35,2 (13/09)	33,3 (04/01)	-	-
RO	Surface	32,5 (05/03)	35,6 (09/07)	31,5 (03/11)	35,3 (01/09)	30,1 (02/02)
	Fond	34,4 (05/03)	35,3 (16/09)	33,5 (04/01)	35,3 (01/09)	32,5 (02/02)
SA	Surface	32,9 (29/12)	35,2 (02/09)	31,7 (05/01)	35,6 (16/08)	32,3 (29/01)

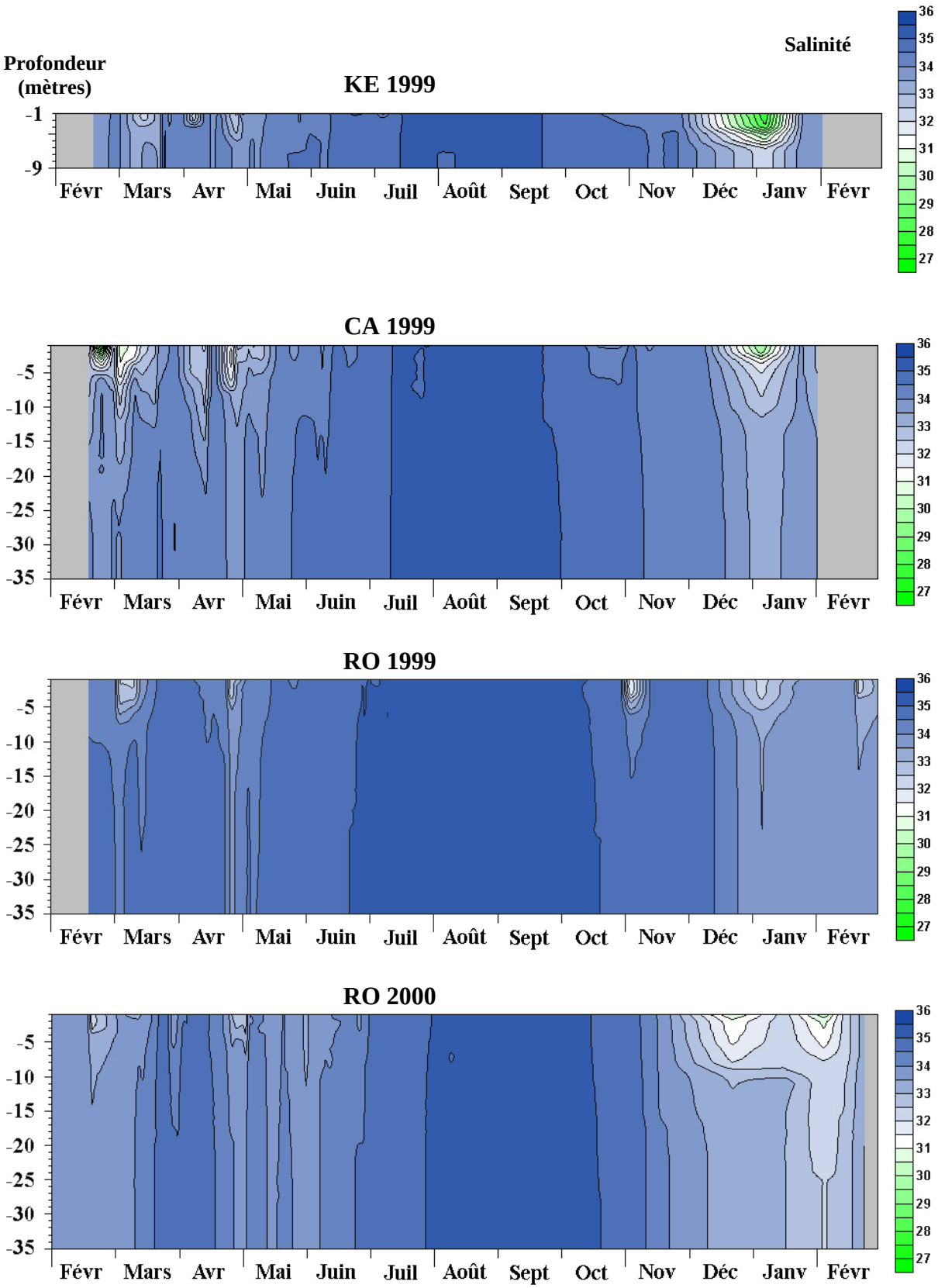


Figure I–17 : Evolution de la salinité de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils réalisés : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83.

I.3.2.4. Sels nutritifs

La bonne corrélation (tests de corrélation de Pearson significatifs au seuil de 0,1%) entre les concentrations en sels nutritifs à SA et RO en 2000 (Figure I–18), ainsi qu'entre leurs ratios molaires (Figure I–19) permet de considérer les variations de SA en 1999 comme représentatives de celles de RO, exception faite de la période de novembre 2000 à février 2001 où les plus fortes concentrations observées à RO sont à relier à l'influence des apports de la crue exceptionnelle fin 2000, plus marquée en centre rade que dans le goulet. Un décalage apparaît cependant sur les variations d'ammonium (amplitude) et de phosphates (délai) entre SA et RO. Cela pourrait être dû à la forte variabilité, sur un petit pas de temps, de ces paramètres ; les phosphates ont notamment un turn-over très rapide et un dosage biaisé par leur adsorption/résorption avec la MES (Del Amo *et al*., 1997).

I.3.2.4.1. Différences inter-annuelles 2000-1999

Del Amo *et al*. (1997) ont décrit une évolution saisonnière classique des sels nutritifs à RO ainsi que leurs limitations potentielles pour la production primaire phytoplanctonique. Les apports des rivières en crues (novembre à février) se traduisent par de fortes concentrations en sels nutritifs dans les eaux de surface, régulées par leur exportation en mer d'Iroise. Pendant la période de production primaire (mars à octobre), les concentrations chutent brutalement et fluctuent dans une gamme très inférieure à celle de l'hiver. La régulation des teneurs se fait cette fois principalement par la biologie et non plus par la physique : consommation par les producteurs primaires et recyclage (pélagique et benthique).

On retrouve en 1999 et 2000 un cycle classique d'évolution des concentrations des sels nutritifs (Figure I–18). L'amplitude, les maxima et les minima des concentrations sont comparables pour les 2 années, excepté à l'hiver 2000-2001 pour RO où la crue exceptionnelle a entraîné des apports importants en nitrates et silicates. Les concentrations en sels nutritifs sont globalement un peu plus fortes en 2000 qu'en 1999, notamment de février à juin pour les phosphates et d'avril à juin pour les nitrates. Ceci est à relier au maintien d'apports importants par les rivières à cette période. De la même façon, les apports massifs des crues à la fin 2000 se répercutent sur les concentrations de tous les sels nutritifs.

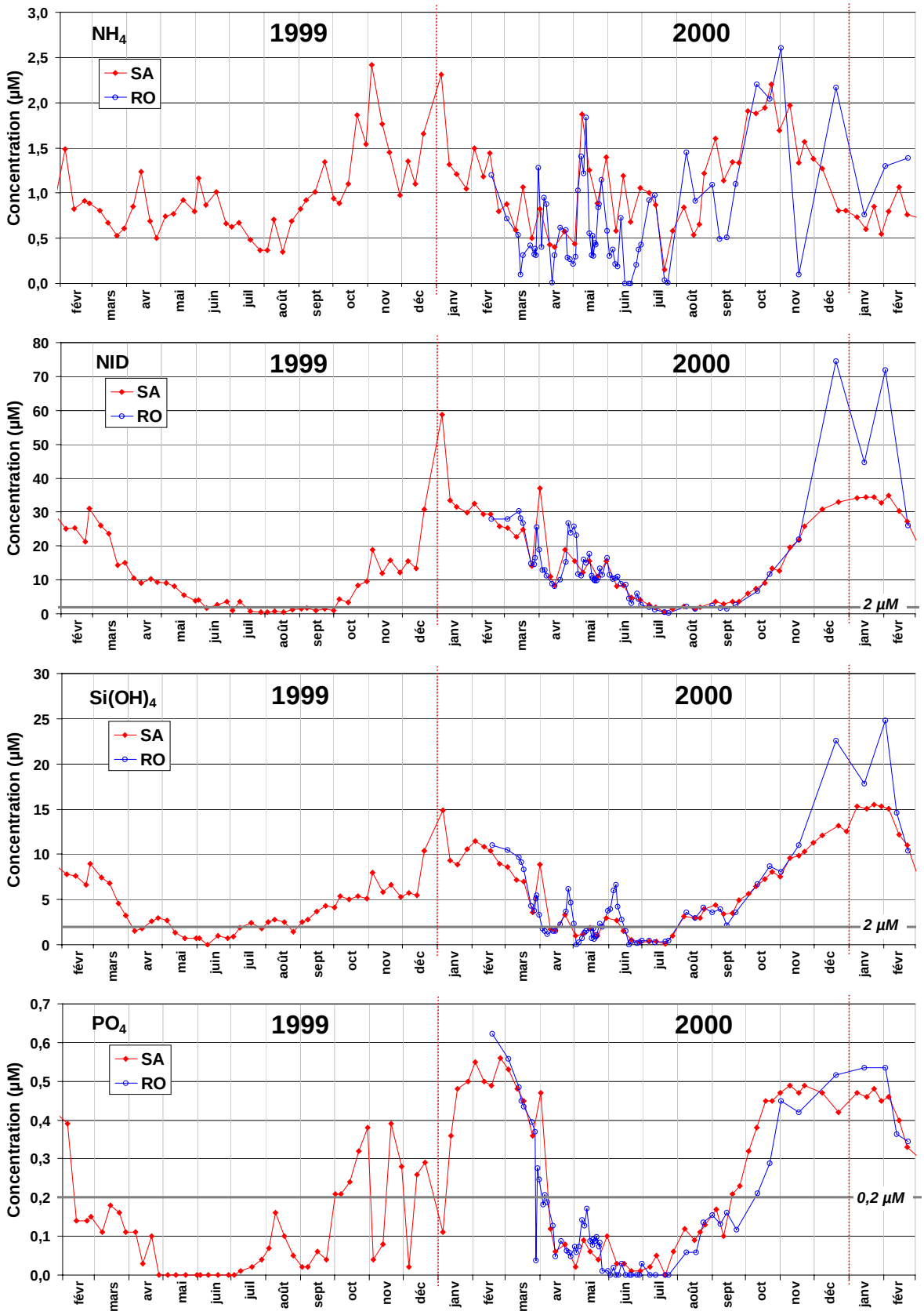


Figure I–18 : Evolution des concentrations en sels nutritifs de l'eau de surface à SA en 1999 et 2000 et à RO en 2000. La concentration inférieure potentiellement limitante est indiquée par un trait épais gris. N.I.D.=azote inorganique dissous (NH_4+NO_3+NO_2).

I.3.2.4.2. limitations potentielles

Le ratio Si/N est très inférieur à 1 jusqu'à la mi-juillet en 1999 et 2000 (Figure I–19), ce qui témoigne de la limitation potentielle par l'acide orthosilicique. La comparaison de l'évolution des ratios molaires (Figure I–20) et des concentrations limitantes en sels nutritifs permet de distinguer plusieurs périodes :

- février 1999 : la limitation serait due, par ordre de priorité, à P, Si, puis N. Concrètement, la limitation sur la production primaire est forcée par l'irradiance faible et l'hydrodynamisme.
- de mars à début juillet 1999 : la limitation (P, Si, N) et le ratio Si/N inférieur à 1 indiquent une limitation par les silicates. La co-limitation par les phosphates est possible à partir de la fin avril en raison des très faibles concentrations de cet élément après cette date (<0,01µM).
- de fin juillet à début octobre 1999 : le ratio Si/N devient supérieur à 1 (et même supérieur à 3 la moitié du temps) et la limitation alterne des priorités (P, N, Si) et (N, P, Si). Ce sont donc les nitrates qui deviennent limitants à cette période, avec un rôle éventuel des phosphates (ratio N/P<16 au début et à la fin de cette période)
- de fin octobre 1999 à février 2000 : la limitation retrouve une priorité (P, Si, N) et un ratio Si/N inférieur à 1. Ce sont les conditions hivernales (irradiance, hydrodynamisme) qui limitent concrètement la production primaire.
- de mars à début juillet 2000 : le ratio Si/N inférieur à 1 et la limitation alternant des priorités (P, Si, N) et (Si, P, N) indiquent encore une limitation par les silicates. Cependant, des pics de silicates se succèdent d'avril à juin et les concentrations en nitrates restent fortes (>10 µM), en lien avec les apports des rivières encore importants à cette période. La co-limitation par les phosphates semble également moins évidente qu'en 1999, du moins jusqu'à la fin mai où leur concentration reste significative (>0,05µM).
- de fin juillet à début octobre 2000 : le ratio Si/N devient supérieur à 1 (mais toujours inférieur à 2,5) et la limitation alterne des priorités (P, N, Si) et (N, P, Si). Ce sont ainsi les nitrates qui deviennent limitants à cette période, avec un rôle moins marqué des phosphates par rapport à 1999 (*cf*. ratios N/P et Si/P, Figure I–19).
- de fin octobre 2000 à février 2001 : la limitation retrouve une priorité (P, Si, N) et un ratio Si/N inférieur à 1 caractéristique de la période hivernale.

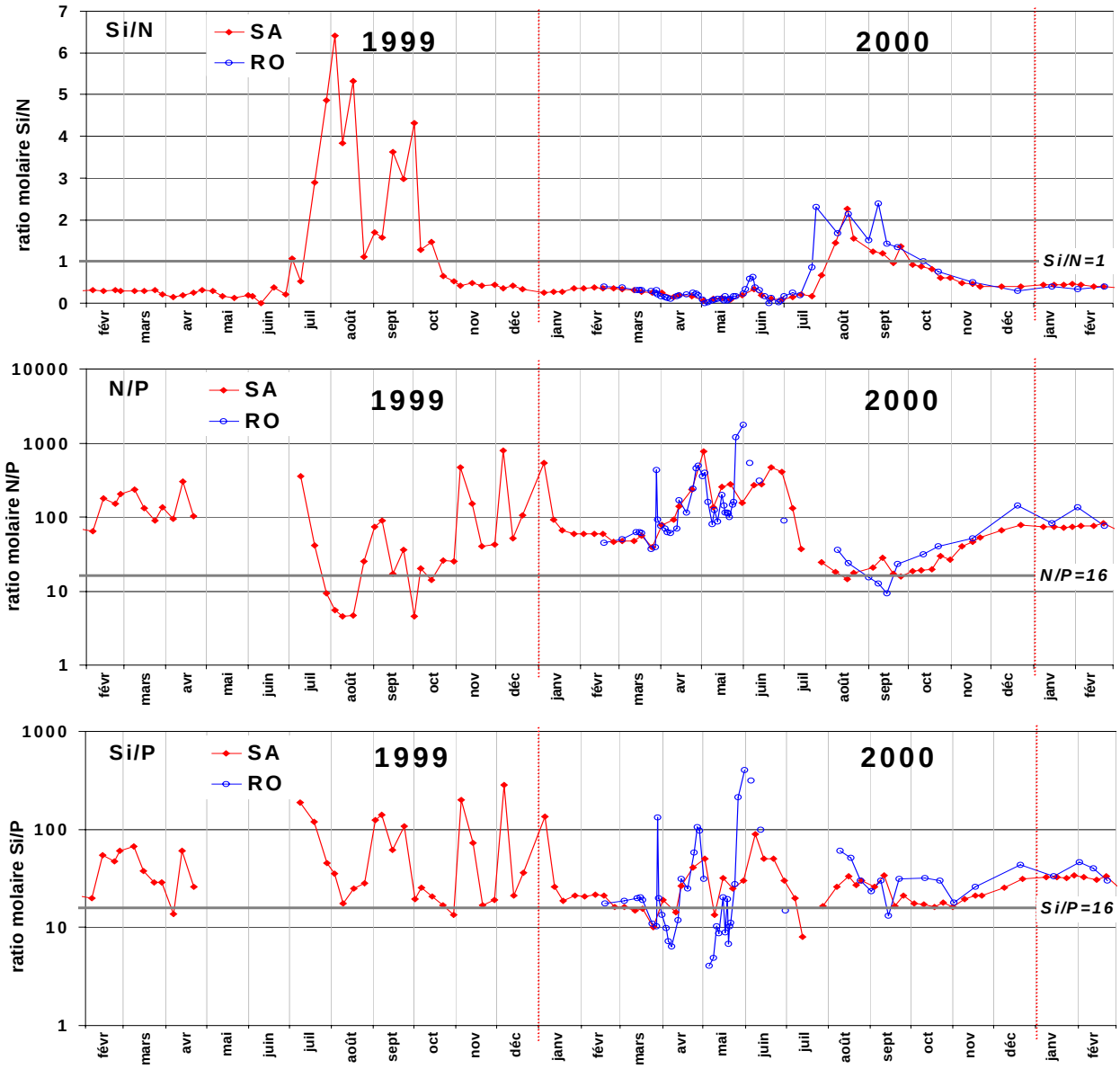


Figure I–19 : Evolution des ratios molaires des sels nutritifs de l'eau de surface à SA en 1999 et 2000 et à RO en 2000. La valeur d'inversion de priorité de limitation est indiquée par un trait épais gris.

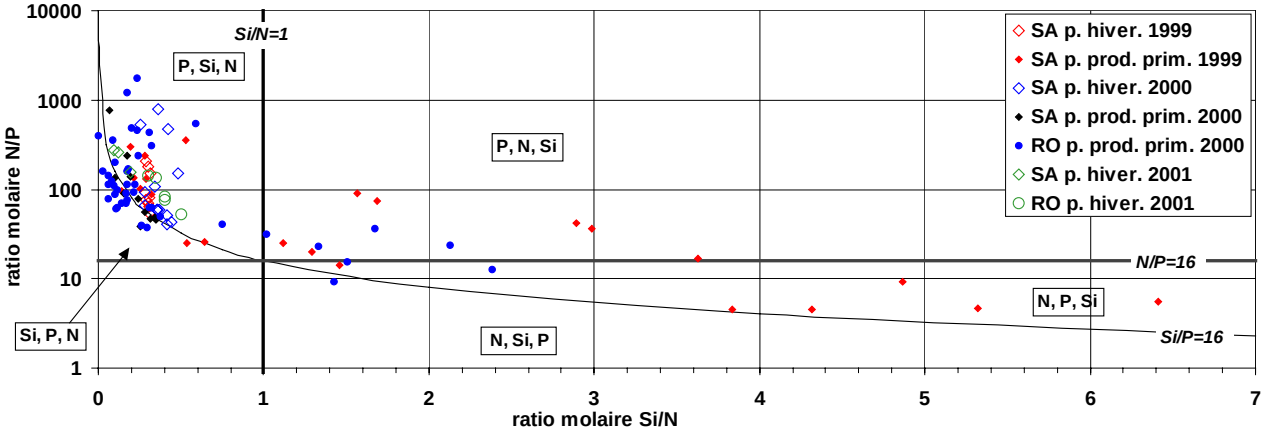


Figure I–20 : Diagramme synthétique des ratios molaires des sels nutritifs à SA et RO en 1999-2000. Dans chaque zone, définie par le rapport Si/N/P = 16/16/1 (Redfield *et al.*, 1963), les sels nutritifs potentiellement limitants sont reportés par ordre de priorité. La période hivernale (p. hiver.) s'étend de novembre à février et la période de production primaire (p. prod. prim.), de mars à octobre.

I.3.2.5. Phytoplancton

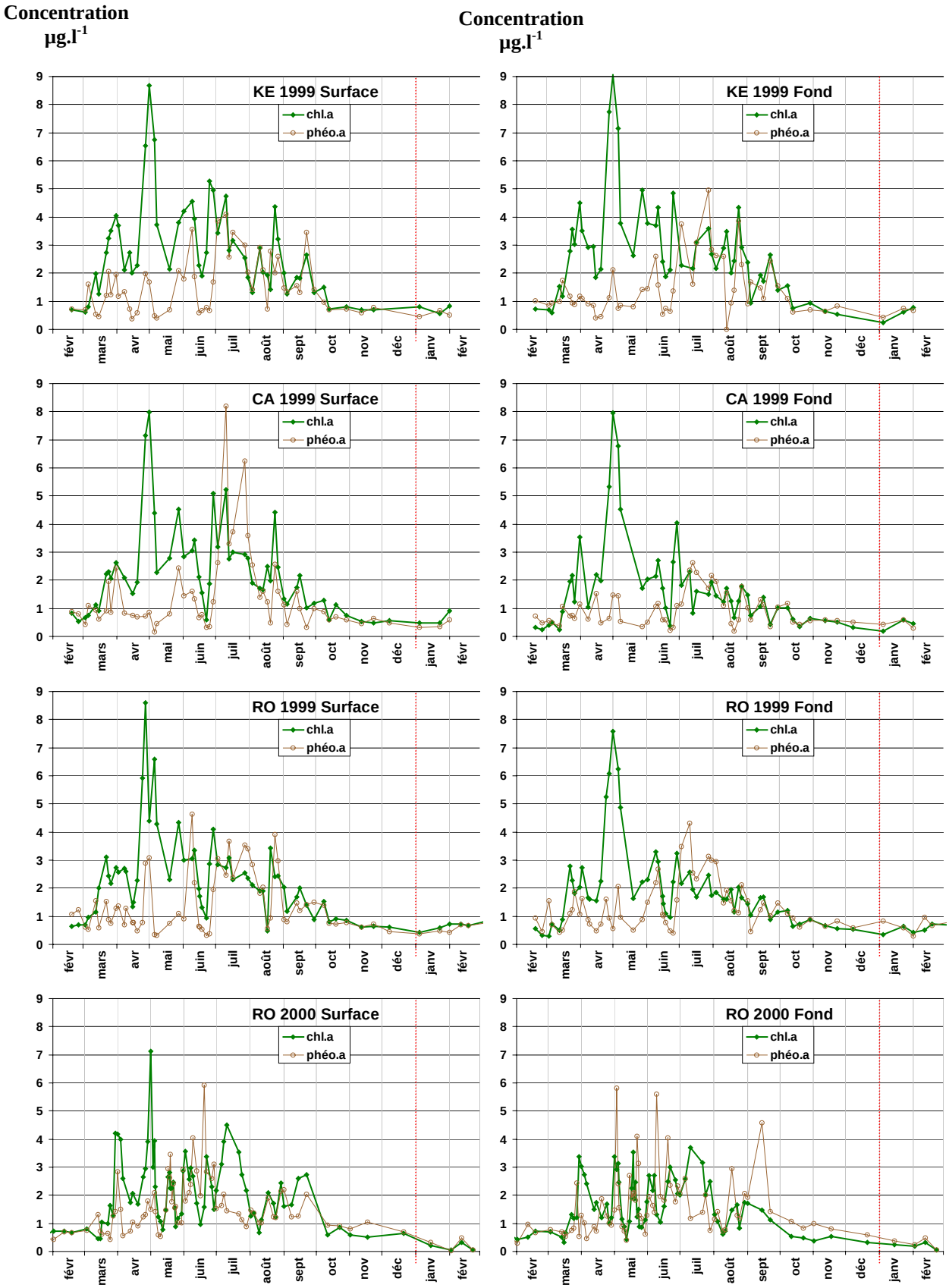


Figure I–21 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* (fluorimétrie sur les filtres) dans l'eau de surface (à gauche) et de fond (à droite) des trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000.

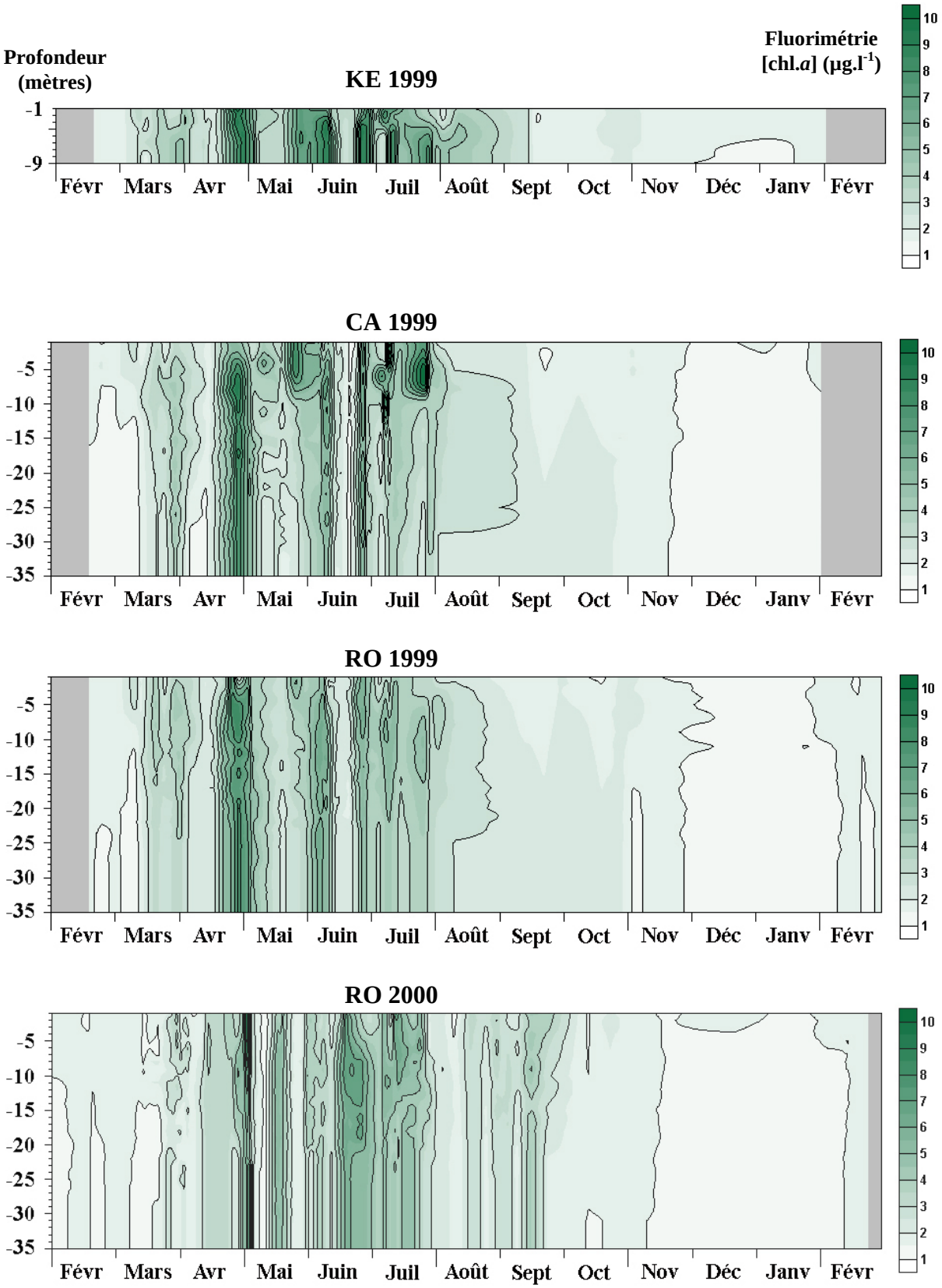


Figure I–22 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) de la colonne d'eau sur les trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000. Nombre de profils : KE 1999 : 47 ; CA 1999 : 57 ; RO 1999 : 60 ; RO 2000 : 83)

Les corrélations entre les valeurs obtenues par fluorimétrie *in situ* en fonction de celles obtenues par filtration ($y = 0,83\ x$; $r^2 = 0,62$ en surface et $y = 0,90\ x$; $r^2 = 0,71$ au fond ; tests de Pearson significatifs au seuil de 0,1%) permettent de valider les mesures effectuées au fluorimètre sur les trois sites pendant toute la période d'étude. Une légère surestimation par le fluorimètre est observée pour les valeurs faibles et moyennes. Les valeurs absolues utilisées seront donc celles obtenues par filtration.

I.3.2.5.1. Variabilité spatiale

La biomasse phytoplanctonique en rade de Brest est minimale de novembre à février (<1 $\mu g.l^{-1}$). La période de mars à octobre est caractérisée par des successions d'efflorescences dont les compositions spécifiques sont variables dans le temps. En 1999, les eaux de surface des trois sites voient se succéder 9 efflorescences principales (Figure I–21 et Figure I–22) et le scénario est le même : après un premier pic fin mars, la concentration maximale en chlorophylle *a* est observée fin avril (8 à 9 $\mu g.l^{-1}$). Plusieurs pics se succèdent ensuite, dont l'amplitude tend à décroître jusqu'à début octobre. Si la synchronisation des pics est remarquable, leur amplitude peut varier légèrement entre la surface et le fond et entre les sites.

L'évolution de la biomasse intégrée (Figure I–23), si elle confirme la synchronisation à l'échelle de la rade des dates des pics de production (inflexion de la pente des courbes), montre des différences inter-sites sur la biomasse totale produite. Ainsi, la biomasse intégrée est maximale en surface à KE (678 $\mu g.l^{-1}$), identique à CA et RO (592 $\mu g.l^{-1}$) et minimale à SA (386 $\mu g.l^{-1}$) en 1999. Dans les eaux de fond, KE connaît la même production qu'en surface en raison de la faible profondeur. CA et RO ont par contre une biomasse intégrée au fond qui devient plus faible qu'en surface, surtout après le pic printanier. Ces différences entre la surface et le fond peuvent être dues au fait que la production a lieu essentiellement en surface (conditions plus favorables). Des exportations occasionnelles de la biomasse produite en surface avant sédimentation ou des dégradations (naturelles ou par broutage) différentes entre la surface et le fond peuvent également contribuer à expliquer cette différence.

L'évolution de la concentration en phéophytine (chlorophylle dégradée) coïncide globalement avec celle de la chlorophylle *a*. Cependant, l'amplitude des pics peut être très différente. Les maxima de concentration en phéophytine ont plutôt lieu en juillet pour les trois sites, comme le montrent la Figure I–21 et la Figure I–23 (inflexions des pentes). La différence entre les sites semble très faible pour ce paramètre. Cela pourrait être interprété comme une "capacité de dégradation" (naturelle ou par broutage) équivalente pour les trois sites ateliers (385 à 409 $\mu g.l^{-1}$). SA, proche de l'Iroise, présente une biomasse intégrée en

phéopigments plus faible (324 µg.l^{-1}), en liaison avec une production primaire également moindre. L'inflexion plus nette de la pente à CA indiquerait une dégradation maximale à cette station en juillet. La biomasse intégrée en phéopigments est comparable en surface et au fond (360 à 393 µg.l^{-1}), sauf à CA (245 µg.l^{-1}) dont les pics de phéophytine dans l'eau de fond ont une amplitude plus faible tout au long de l'année. Cette différence à CA pourrait être due au déficit en chlorophylle *a* de l'eau de fond par rapport à la surface, comme cela a été observé précédemment. La possibilité d'une dégradation moindre à CA est peu vraisemblable car il ne se traduit pas par un matériel frais (chlorophylle *a*) plus concentré. Une autre hypothèse qui, de plus, expliquerait *pro parte* le déficit fond-surface en chlorophylle, serait une exportation de cette matière produite ou dégradée vers le compartiment benthique. Les fortes densités de suspensivores benthiques filtreraient massivement l'eau de fond et piégeraient la production primaire dans le compartiment biologique ou sédimentaire. Cette hypothèse rejoint celles de Hily (1991), Le Pape (1996), Chauvaud *et al.* (2000) et Ragueneau *et al.* (2002) qui donnent au compartiment zoobenthique un rôle majeur dans le contrôle, et même le rétrocontrôle éventuel (*via* les sels nutritifs), de la dynamique phytoplanctonique. RO et surtout CA se distingueraient alors par une "pompe biologique" plus efficace, en fonction du gradient de densité de crépidules entre les sites ateliers (CA>RO>KE).

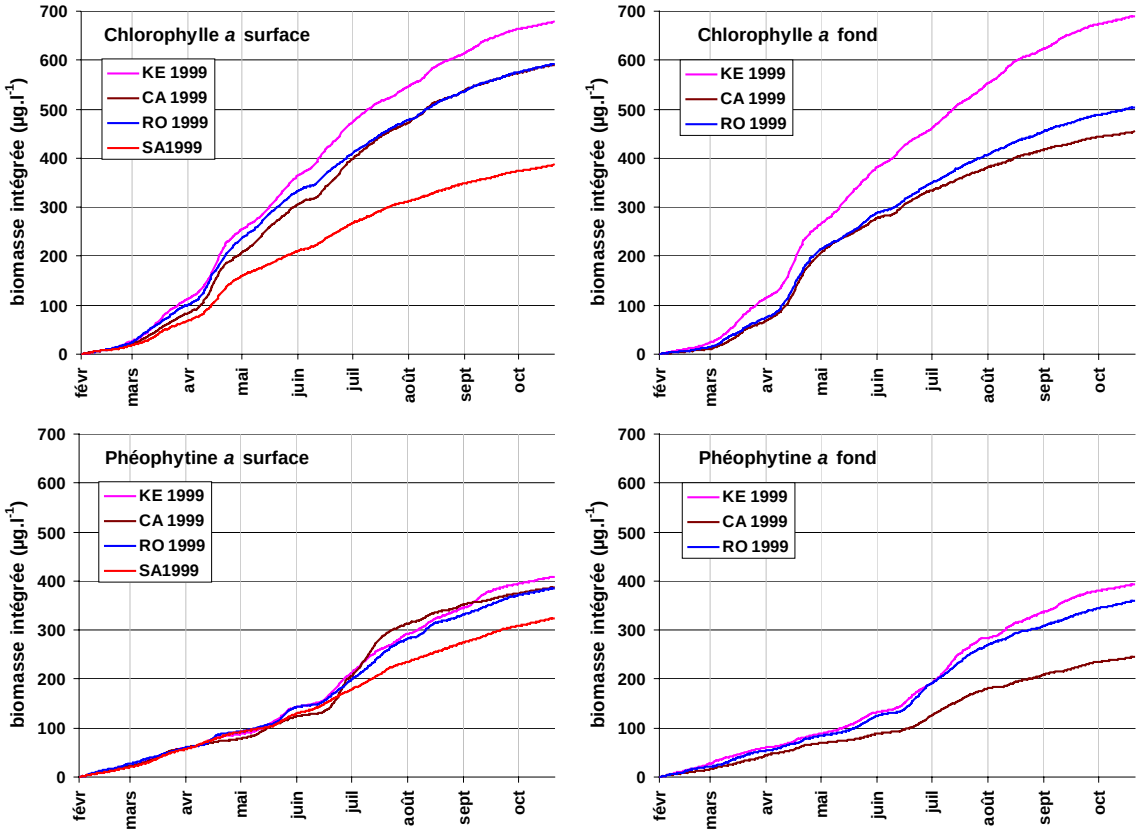


Figure I–23 : Evolution des biomasses intégrées du 15/02 au 03/11 de chlorophylle *a* et phéophytine *a*, dans les eaux de surface (à gauche) et de fond (à droite), sur les 3 sites ateliers et à SA en 1999.

I.3.2.5.2. Différences inter-annuelles 2000-1999

En 2000, 8 efflorescences principales se succèdent à RO pendant la période de production primaire (Figure I–21 et Figure I–22). Le pic printanier (1er mai) de concentration en chlorophylle *a* est inférieur en surface (-1,5 µg.l^{-1}) et surtout au fond (-3,9 µg.l^{-1}) à celui de 1999. L'évolution de la biomasse intégrée (Figure I–24) confirme que la production primaire n'est pas concentrée sur la fin avril en 2000, mais répartie sur toute la période, avec une autre forte période de production centrée sur juillet. Cet étalement dans le temps de la production est encore plus net dans les eaux de fond. Cependant, la biomasse totale produite en 2000 à RO est inférieure en surface (507 µg.l^{-1}) et au fond (395 µg.l^{-1}) à celle de 1999 de près de 100 µg.l^{-1}. La différence observée entre la production totale en surface et au fond en 2000 est du même ordre de grandeur que celle observée en 1999. SA, avec une production intégrée moins intense au printemps, ne présente pas de différence notable (-9 µg.l^{-1}) entre 2000 et 1999 pour la biomasse totale produite.

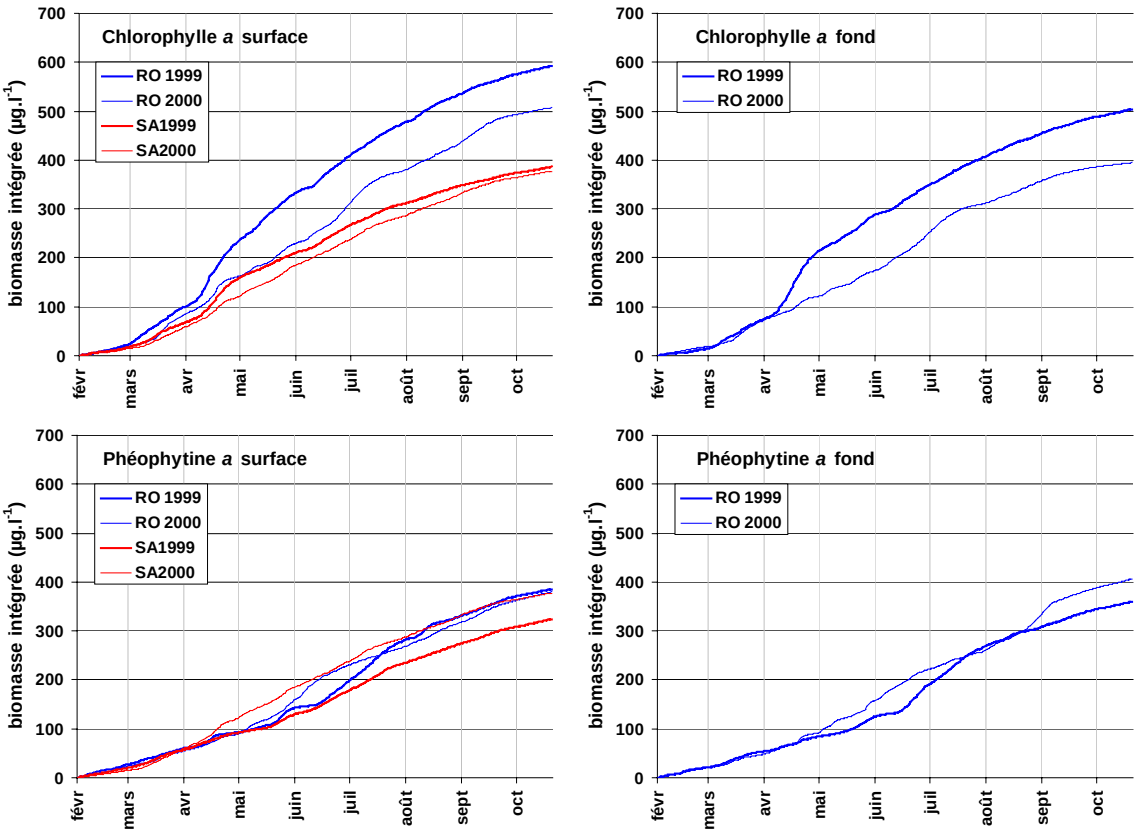


Figure I–24 : Evolution des biomasses intégrées du 15/02 au 03/11 de chlorophylle et phéophytine *a*, dans les eaux de surface (à gauche) et de fond (à droite), à SA et RO en 1999 et 2000.

Les pics maximaux de concentration en phéophytine en 2000 à RO sont plus fréquents en mai-juin et en septembre, surtout dans l'eau de fond (Figure I–21). La quantité totale de phéopigments est cependant équivalente (380 $\mu g.l^{-1}$) en surface en 1999 et 2000 (Figure I–24). La biomasse totale au fond est supérieure (+46 $\mu g.l^{-1}$) à RO en 2000. Ces différences inter-annuelles peuvent s'expliquer par les différences d'occurrence et d'intensité des blooms et par une dégradation différente pour chacun d'entre eux. A SA, la biomasse intégrée de phéopigments en surface est équivalente à celle de RO en 2000, et donc supérieure (+55 $\mu g.l^{-1}$) à celle de 1999, bien que la production totale (chlorophylle intégrée) soit équivalente pour les deux années sur ce site.

I.3.2.5.3. Composition spécifique et dynamique des efflorescences

Outre la différence d'amplitude des pics de pigments, les deux années se singularisent par la composition spécifique de leurs efflorescences successives (Tableau I-5 et Figure I–25). Le printemps 1999 est dominé par des diatomées et notamment par *Rhizosolenia delicatula* lors du bloom principal (30 avril). Après juin, les blooms sont dominés par un dinoflagellé : *Gymnodinium chlorophorum*. Cette espèce, bien que non toxique, forme des agrégats (observés sur le terrain) qui peuvent avoir un effet nocif indirect sur la faune benthique en créant des conditions anoxiques à l'interface eau/sédiment (Belin et Raffin, 1998). Le dinoflagellé toxique *Karenia mikimotoi* est signalé uniquement, et en faible quantité, lors du bloom du 10 juillet. Ces blooms secondaires dominés par les dinoflagellés pourraient être la conséquence de conditions particulières, liées aux concentrations en sels nutritifs (les dinoflagellés profitant alors, par leur cinétique propre et par opportunisme, de ces conditions qui leur seraient plus favorables). En effet, bien que les nitrates soient l'élément limitant prioritaire à cette période, le ratio Si/N est fort et les concentrations en silicates sont faibles mais non-limitantes (>2 µM) de juillet à septembre (*cf*. I.3.2.4.2 et Figure I–25). Les phosphates, dont les concentrations et les ratios N/P sont souvent plus faibles en 1999 qu'en 2000, pourraient également être impliqués dans ces limitations. Le manque de connaissances sur les cinétiques propres à chaque espèce dominant une efflorescence phytoplanctonique, ainsi que l'évaluation des capacités de stockage, d'utilisation et de régénération des sels nutritifs au sein même du compartiment biologique ne permettent pas de relier directement les conditions environnementales (hydroclimat, concentrations en sels nutritifs) à une composition spécifique "type" attendue.

Le printemps 2000 est également dominé par les diatomées, mais les espèces sont différentes de celles de 1999. C'est *Skeletonema costatum* qui domine le bloom principal (1er mai). Le bloom précédent (31 mars) était marqué par la dominance d'une diatomée atypique par sa taille (jusqu'à 300µm) : *Coscinodiscus* sp. De plus, les blooms secondaires sont tous constitués de diatomées, alors que l'acide orthosilicique atteint des concentrations très faibles (<0,5 µM) en juillet. Cependant, le rapport Si/N est toujours inférieur à 2,5 en 2000 et la régénération des silicates d'août à octobre est plus rapide en 2000 (0,08 µM.j^{-1}) qu'en 1999 (0,04 µM.j^{-1}). Cette régénération de la silice, alors que les apports des rivières sont minimaux, est due à son recyclage au niveau du sédiment (Ragueneau, 1994 ; Le Pape *et al*., 1995). Le rôle des suspensivores et notamment de la crépidule dans le piégeage de la silice biogénique et son recyclage pendant l'été a été évalué par Ragueneau *et al*. (2002). La silice biogénique piégée dans les biodépôts pourrait ainsi être recyclée rapidement (avec un délai estimé de 1 à 3 mois) induisant un flux benthique potentiel de silice dissoute régénérée estimé de 2 à 6 mM.m^{-2}.jour^{-1}. La variabilité inter-annuelle des flux de silicates régénérés résulterait alors *pro parte* d'une consommation plus ou moins importante des blooms successifs de diatomées par les filtreurs benthiques, en fonction de la nature et de l'intensité de ces efflorescences (Chauvaud *et al*., 2000). Cependant, la régénération moindre observée en 1999 peut être difficilement liée à une dégradation moindre des forts blooms au début du printemps (Figure I–24), compte-tenu du délai estimé de régénération de la silice et d'une bonne dégradation observée à partir de juin. En outre, les conditions hydroclimatiques (température, salinité, agitation, …) sont des facteurs régulateurs de la vitesse de cette cinétique. Les différences inter-annuelles de température, salinité et surtout d'agitation de la masse d'eau observées peuvent suffire à expliquer une cinétique de régénération différente entre 1999 et 2000. Les phosphates dont les concentrations et les ratios N/P sont plus forts en 2000 qu'en 1999 pourraient également avoir un rôle dans le maintien de la dominance des diatomées pendant les blooms secondaires. Les apports significatifs et réguliers en sels nutritifs d'avril à juin en surface par les rivières, ainsi que des cinétiques différentes (espèces phytoplanctoniques différentes) de stockage, d'utilisation et de régénération au sein même du compartiment biologique en 2000 pourraient aussi expliquer *pro parte* ce phénomène.

L'étude à long terme des conditions environnementales et de la production primaire permettra de mieux comprendre les facteurs favorables au maintien d'efflorescences siliceuses.

Tableau I-5 : Composition spécifique et comptage des efflorescences phytoplanctoniques à RO en 1999 - 2000 (Nézan, comm. pers.). Les dinoflagellés sont indiqués en rouge, par opposition aux diatomées.

Date	numéro	Espèce dominante	comptage
02/04/1999	1	*Thalassiosira* spp.	56% microflore totale
30/04/1999	2	*Rhizosolenia delicatula*	91% microflore totale
27/05/1999	3	*Chaetoceros sociale*	début du bloom
01/06/1999	3	*Chaetoceros sociale*	bloom établi
08/06/1999	4	*Chaetoceros curvisetus* et *C. debilis*	86% ; 1 500 000 cell.l^{-1}
10/07/1999	6	*Gymnodinium chlorophorum* *Karenia mikimotoi*	212 000 cell.l^{-1} 72 700 cell.l^{-1}
27/07/1999	7	*Gymnodinium chlorophorum*	590 000 cell.l^{-1}
20/08/1999	8	*Gymnodinium chlorophorum*	86 400 cell.l^{-1}
16/09/1999	9	*Rhizosolenia* (*setigera*, *fragilissima*, *delicatula*) *Gymnodinium chlorophorum*	42 000 cell.l^{-1} 31 800 cell.l^{-1}
31/03/2000	1	*Coscinodiscus* sp.	- non compté -
01/05/2000	2	*Skeletonema costatum* *Thalassiosira antarctica* var. *borealis*	7 296 000 cell.l^{-1} 420 000 cell.l^{-1}
03/05/2000	2	*Skeletonema costatum*	4 128 000 cell.l^{-1}
17/05/2000	3	*Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* *Rhizosolenia fragilissima*	577 000 cell.l^{-1} 211 400 cell.l^{-1}
18/05/2000	3	*Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* *Rhizosolenia fragilissima*	602 000 cell.l^{-1} 224 800 cell.l^{-1}
20/05/2000	3	*Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* *Rhizosolenia fragilissima*	213 400 cell.l^{-1} 212 000 cell.l^{-1}
31/05/2000	4	*Rhizosolenia delicatula*	97 000 cell.l^{-1}
05/06/2000	4	*Rhizosolenia delicatula*	145 400 cell.l^{-1}
19/06/2000	5	*Chaetoceros curvisetus* et *C. debilis*	1 881 600 cell.l^{-1}
10/07/2000	6	*Chaetoceros* (*curvisetus*, *debilis*, *radians*) *Pseudo-Nitzschia* spp.	1 680 000 cell.l^{-1} 206 800 cell.l^{-1}
29/08/2000	7	*Chaetoceros radians* *Pseudo-Nitzschia* spp. *Skeletonema costatum* *Rhizosolenia delicatula* et *R.* spp.	121 800 cell.l^{-1} 40 100 cell.l^{-1} 23 200 cell.l^{-1} 15 200 cell.l^{-1}
14/09/2000	8	*Chaetoceros radians*	1 353 600 cell.l^{-1}
22/09/2000	8	*Gymnodinium chlorophorum* *Rhizosolenia* (*delicatula*, *fragilissima* et spp.)	31 300 cell.l^{-1} 23 600 cell.l^{-1}

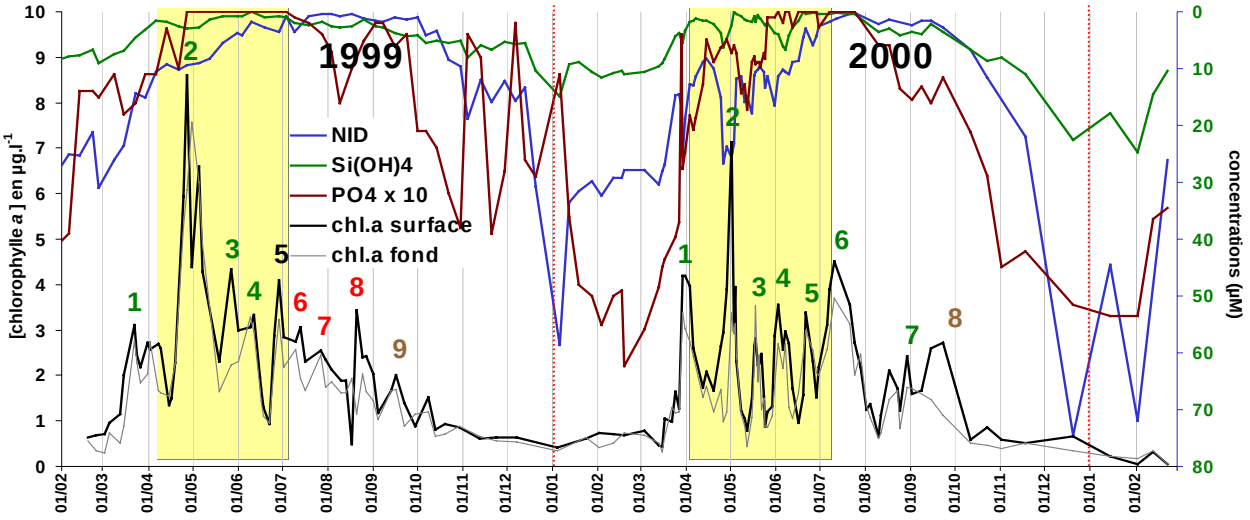


Figure I–25 : Succession des efflorescences phytoplanctoniques et évolution des concentrations en chlorophylle *a* dans l'eau de surface (trait noir épais) et de fond (trait gris fin) à RO en 1999 et 2000. L'évolution des concentrations en nitrates (bleu), silicates (vert) et phosphates (x10, violet) est graduée sur l'échelle inversée à droite. L'aplat jaune souligne la période printanière (avril-juin).

I.3.2.6. Matières en suspension

La matière en suspension est un paramètre très variable à toutes les échelles de temps, du cycle de marée à l'échelle pluriannuelle. Cependant, des tendances saisonnières se retrouvent pour tous les sites, au fond comme en surface (Figure I–26). En 1999, la période hivernale (février) se distingue par des concentrations élevées en MES (10 à 11 $mg.l^{-1}$ en moyenne), avec une proportion de matières organiques faible (13 à 24%). La période estivale (juin à août) est caractérisée par des concentrations en MOP fortes (1,7 à 2 $mg.l^{-1}$ en moyenne) et un rapport MOP/MES fort (41 à 44% en moyenne). Les périodes intermédiaires font la transition entre ces deux situations.

Les caractéristiques de chaque saison, générales à la rade en 1999, ne se retrouvent pas à RO en 2000. La concentration hivernale (février) en MES est moins forte (5 à 6 $mg.l^{-1}$ en moyenne) en 2000 qu'en 1999 mais le ratio MOP/MES reste faible (autour de 25%). Les apports des rivières en matières inorganiques particulaires sont plus faibles qu'en 1999, en relation avec les débits des rivières également inférieurs depuis janvier (Figure I–15). Au printemps 2000 (mars à mai), la concentration en MES (3,5 $mg.l^{-1}$ en moyenne) est proche de celle de 1999, mais la part de l'organique est plus forte (jusqu'à +15%) en mars-avril, puis plus faible en mai (jusqu'à -15%) qu'en 1999. Pendant l'été 2000 (juin à août), les pics de MES et de MOP sont moins forts et moins variables qu'en 1999 (respectivement 3,4 et 1,3 $mg.l^{-1}$ en moyenne). L'influence de la production primaire est moins nette. A l'automne 2000 (septembre à novembre), contrairement à 1999, les concentrations en MES augmentent brutalement (4,9 $mg.l^{-1}$ en surface et 6,2 $mg.l^{-1}$ au fond en moyenne) et de façon durable (plus de 40 jours d'affilée). La MOP augmente également (1,6 $mg.l^{-1}$ en moyenne), mais dans une moindre mesure et le ratio MOP/MES (30% en moyenne) reste inférieur à celui de 1999. Les rivières n'étant pas encore en crue, ce phénomène est à relier au mélange turbulent des masses d'eau, généré par des vents exceptionnellement forts à cette période (*cf* I.3.1.4) qui homogénéiserait la colonne d'eau (*cf*. paragraphes précédents) et provoquerait une remise en suspension des particules fines sédimentées. De décembre 2000 à février 2001, la concentration moyenne en MES est de 8,2 $mg.l^{-1}$ (surface) et 9,1 $mg.l^{-1}$ (fond) alors que la concentration moyenne en MOP atteint la valeur exceptionnelle de 3,1 $mg.l^{-1}$ et la proportion de matière organique est forte (36% en moyenne). Aux apports de MES liés aux crues exceptionnelles de l'hiver 2000-2001, combinés à un hydrodynamisme particulier, s'ajoutent des épisodes de remises en suspension liés aux fortes tempêtes et aux activités de pêche à la drague. L'influence respective de ces différentes perturbations restent à déterminer.

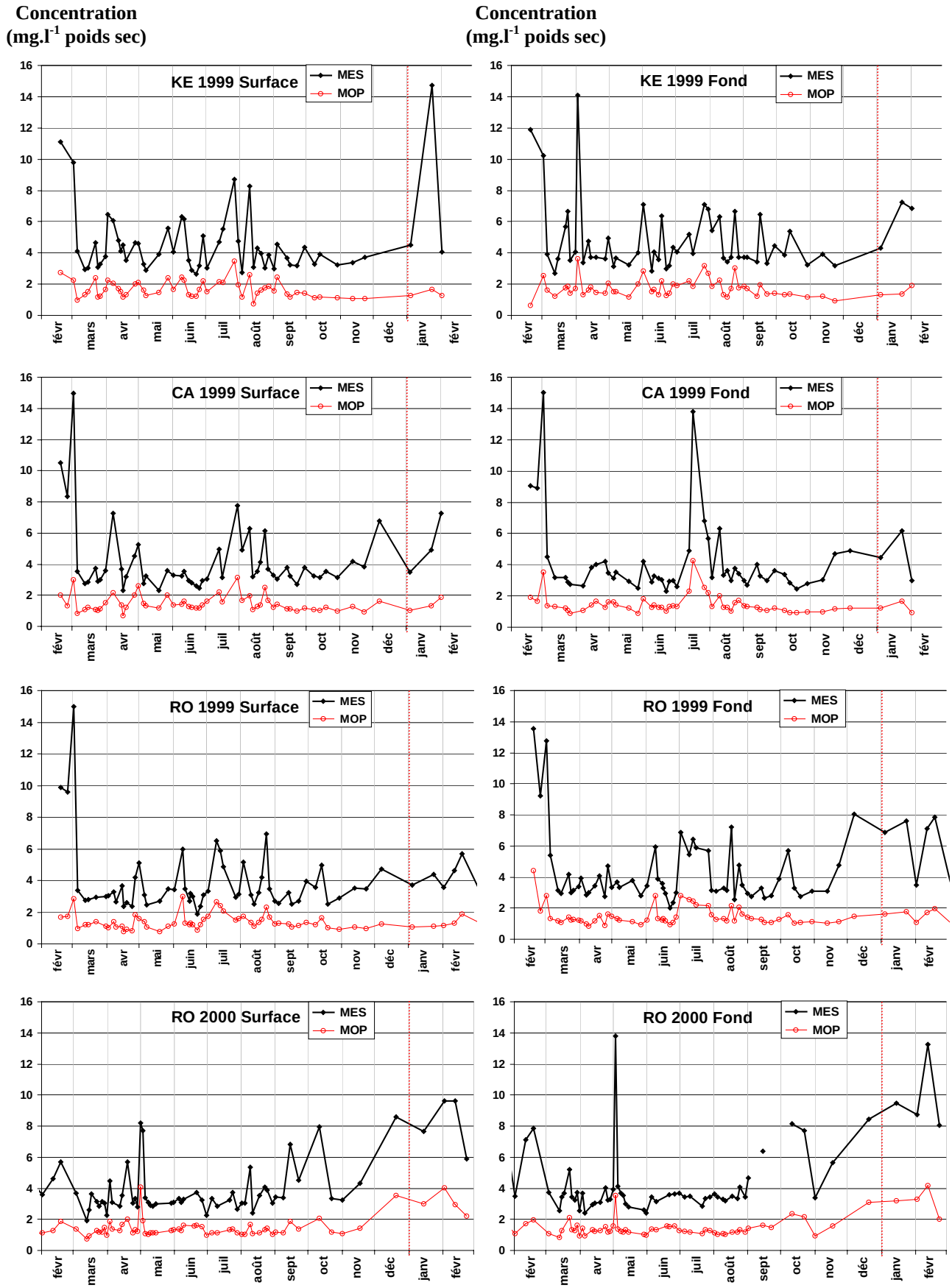


Figure I–26 : Evolution des concentrations en matières en suspension (MES) et en matière organique particulaire (MOP) dans l'eau de surface et de fond des trois sites ateliers en 1999 et à RO en 2000.

I.3.2.7. Variabilité hydrologique à l'échelle du cycle de marée

Ce suivi a été réalisé à RO, heure par heure, du 17 mai (8h00) au 20 mai 2000 (19h00), avec une interruption les nuits du 18 au 19 et du 19 au 20 mai 2000. Le coefficient de marée est assez fort (86 à 79) pendant cette période où débute la troisième efflorescence phytoplanctonique à *Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* et *Rhizosolenia fragilissima*. Il est utile de remarquer que la variabilité haute-fréquence de ces trois paramètres, à l'échelle du cycle de marée, est globalement inférieure à la variabilité journalière et mensuelle.

Les eaux sont relativement homogènes en température et salinité du 17 au 19 mai (Figure I–27) avec des écarts moyens surface-fond de respectivement +0,08°C et -0,1 et des gradients horaires maximaux de +0,34°C et -0,40. La journée du 20 mai se distingue par une dessalure en surface (31,8) atteignant le fond (33,2) et une stratification thermique et haline moyenne de respectivement +0,35°C et -1,08 avec des gradients horaires maximaux de +0,52°C et -1,78. L'évolution des maxima et des minima de température et salinité est soumise au cycle de marée, y compris pendant la dessalure du 20 mai. Ainsi, les minima de température et les maxima de salinité de la colonne d'eau s'établissent à pleine mer et sont plus marqués dans les 20 derniers mètres de la colonne d'eau. Cela témoigne de l'arrivée d'une masse d'eau marine (issue de l'Iroise), par le fond car plus dense (plus froide et plus salée), lors du flot. Les maxima de température et les minima de salinité sont notés au milieu du jusant et au milieu du flot. Lors du jusant, l'influence des apports d'eaux douces plus chaudes et moins salées, dans la couche de surface, se répercute sur toute la colonne d'eau à mi-marée (mélange turbulent maximal). L'influence de ces eaux en milieu de flot, mais dans une moindre mesure, résulte de l'hydrodynamisme complexe (courants tourbillonnaires) qui peut conduire au piégeage temporaire d'une partie de la masse d'eau. Globalement, la stratification est peu marquée en raison du mélange rapide de ces masses d'eau successives, sauf le 20 mai.

Pour la production primaire phytoplanctonique, les eaux sont globalement homogènes bien qu'un décalage (1 à 2 heures) entre le fond et la surface soit régulièrement observé. L'évolution des maxima et des minima de fluorescence[1] est également influencée par le cycle de marée. Ainsi, les maxima de fluorescence sont relevés quelques heures après la pleine mer, soit pendant la pénétration des eaux de surface au jusant. Les minima de fluorescence s'établissent au début du flot, de façon plus marquée au fond, en relation avec l'intrusion des eaux marines, moins chargées en phytoplancton, et avant l'homogénéisation de

[1] Les mesures de concentration en chlorophylle *a* étant légèrement surestimées par le fluorimètre (*cf.* I.3.2.5), ces valeurs sont relatives et peuvent différer légèrement des valeurs absolues réelles.

mi-marée. Ce résultat témoigne de l'alternance des masses d'eau, selon le cycle tidal modulé par l'hydrodynamisme complexe décrit précédemment, avec un matériel issu de la production primaire plus concentré dans les eaux "type rade" (influencées par les apports des rivières) que dans les eaux marines (mer d'Iroise). Globalement, la production primaire est donc homogénéisée sur toute la colonne d'eau à chaque marée, en période de forts coefficients.

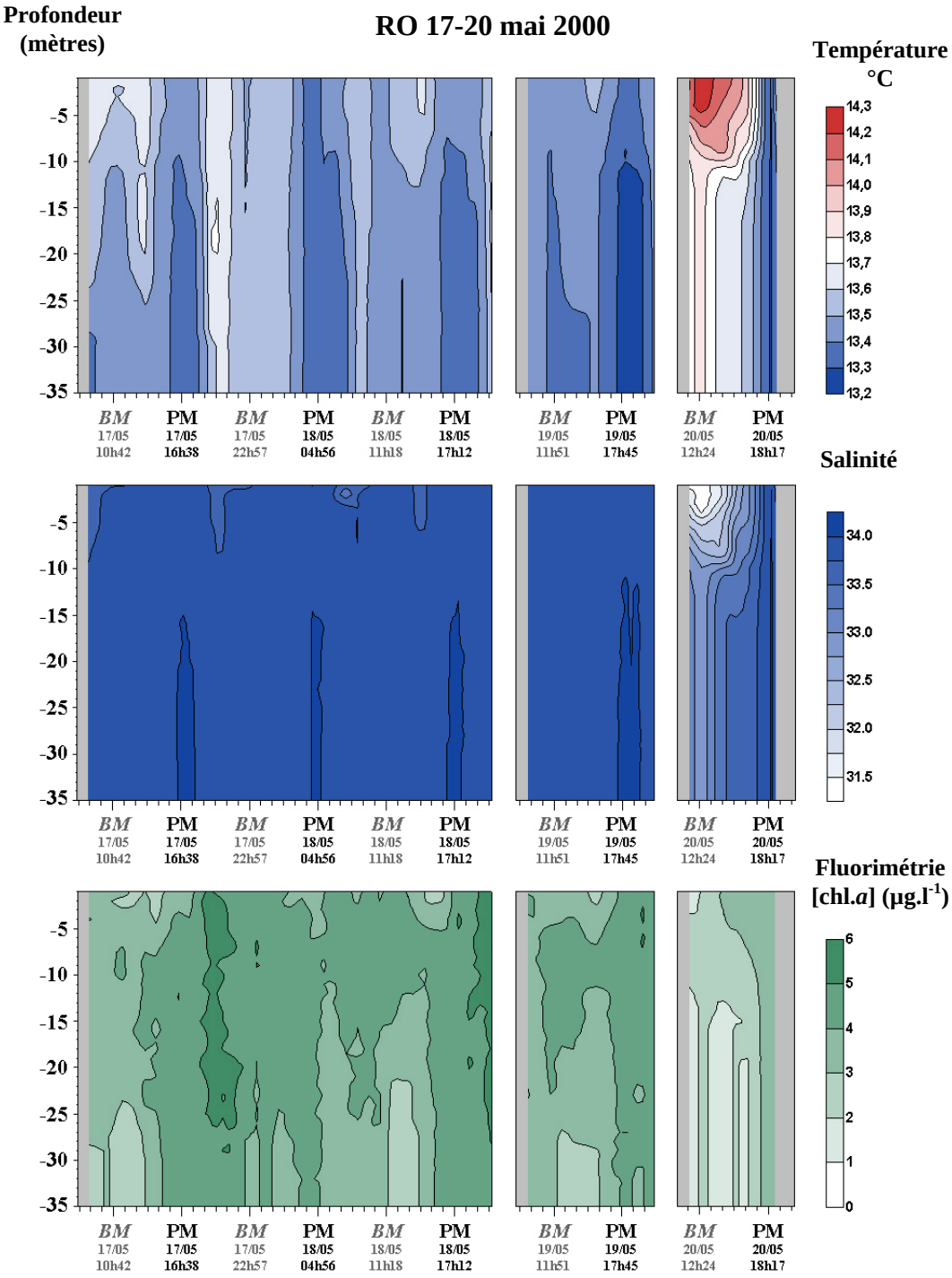


Figure I–27 : Evolution de la température (sonde CTD), de la salinité (sonde CTD) et de la concentration en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) de la colonne d'eau à RO du 17 au 20 mai 2000. 57 profils réalisés. BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer (coefficient de marée 86-79).

I.3.3. Sédimentologie

I.3.3.1. Granulométrie

Les courbes granulométriques, avec une faible variation pendant toute la période d'étude, permettent de caractériser les sédiments des trois sites ateliers (Figure I–28). Les brins de maërl vivants (fraction grossière superficielle) du banc de maërl de KE forment une couche de plusieurs centimètres d'épaisseur et reposent sur une vase mêlée de débris de maërl mort. Le grain moyen est de 1600 µm, variant entre 1300 et 1900 µm pendant la période d'étude. Son taux de pélites important (31,3±3,4%) ne montre aucune tendance significative dans son évolution. CA pourrait être classé dans les sables envasés compte-tenu de son fort taux de pélites (34,7±3,7%), mais sa fraction grossière importante (12,4%, constituée de débris coquilliers, essentiellement de crépidules) lui confère une particularité remarquable. Le grain moyen est de 155 µm (110 à 190 µm). RO correspond à un sable hétérogène envasé, d'après la classification de Chassé et Glémarec (1976). Le grain moyen est de 580 µm (440 à 655 µm pendant ses variations saisonnières en 1999 et 2000). La fraction grossière est essentiellement constituée de débris de maërl mort. L'indice de Trask (So=3,1±0,8) et l'indice d'asymétrie (Sk=0,95±0,15) témoignent d'un sédiment très mal trié, mais dont les fractions inférieures et supérieures à la médiane sont équilibrées, reflétant l'hydrodynamisme particulier de ce site, situé dans l'anse de Roscanvel (favorisant une sédimentation des particules fines) mais soumis à des courants de marée tourbillonnaires. Son taux de pélites (12,9±1,9%) est le plus faible des trois sites ateliers. L'augmentation observée à partir de mai 2000 est significative par rapport aux valeurs précédentes (tests Kolmogorov-Smirnov et Mann-Whitney ; seuil 5%). Cette augmentation du taux de pélites, sans modification du profil granulométrique, résulterait d'un apport en particules fines.

I.3.3.2. Matières organiques du sédiment

La Figure I–29 et les tests statistiques (Kolmogorov-Smirnov et Mann-Whitney ; seuil 5%) montrent une différence significative dans la teneur en matières organiques des sédiments sur les trois sites. Ainsi, CA présente le taux moyen global le plus important (9,48±1,15%), devant KE (6,04±1,12%) et RO (4,29±1,31%). Aucune saisonnalité n'est décelable de façon significative dans l'évolution de ce paramètre pour chaque site. CA est le seul site qui présente une différence significative (+1,6% en moyenne globale en surface) entre les trois premiers centimètres et le reste du sédiment.

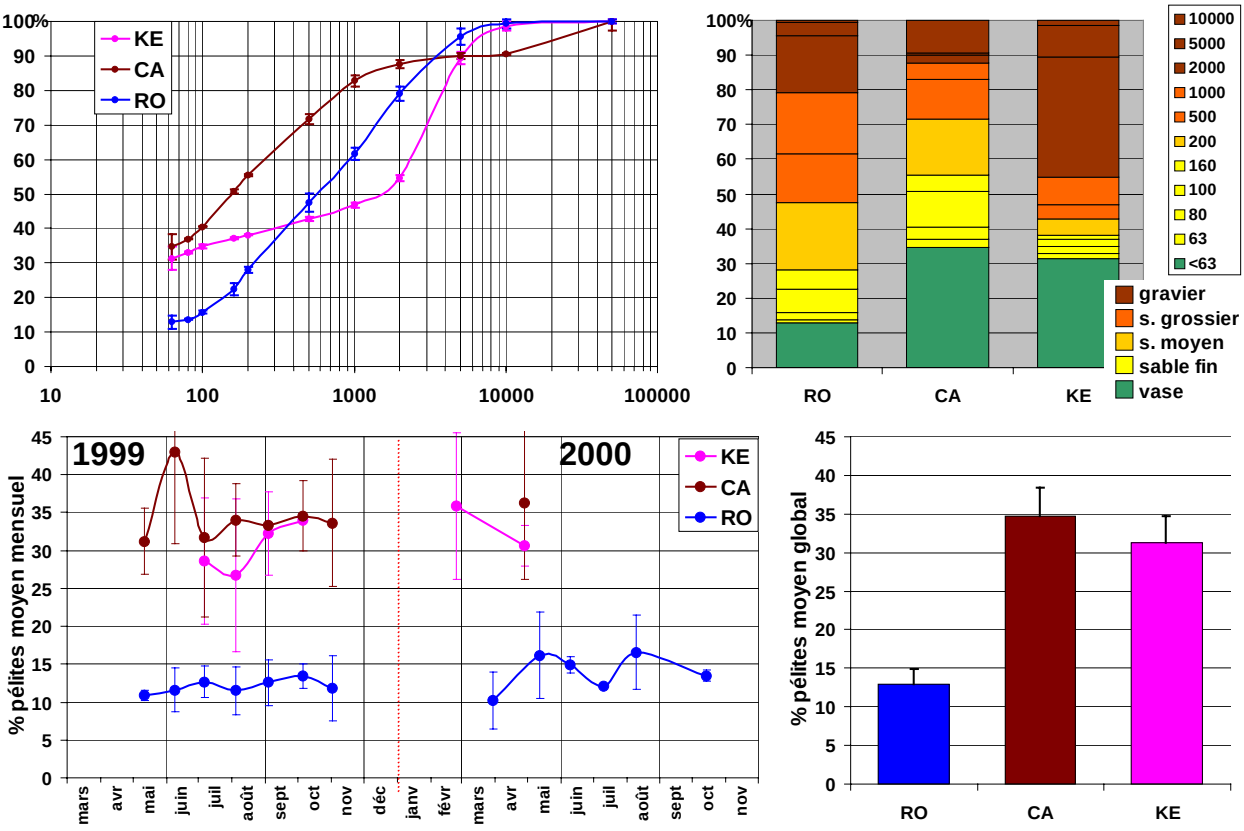


Figure I–28 : Courbes granulométriques cumulatives moyennes et catégories sédimentaires des sites ateliers. Evolution du taux moyen mensuel et global de pélites des sites ateliers en 1999 et 2000.

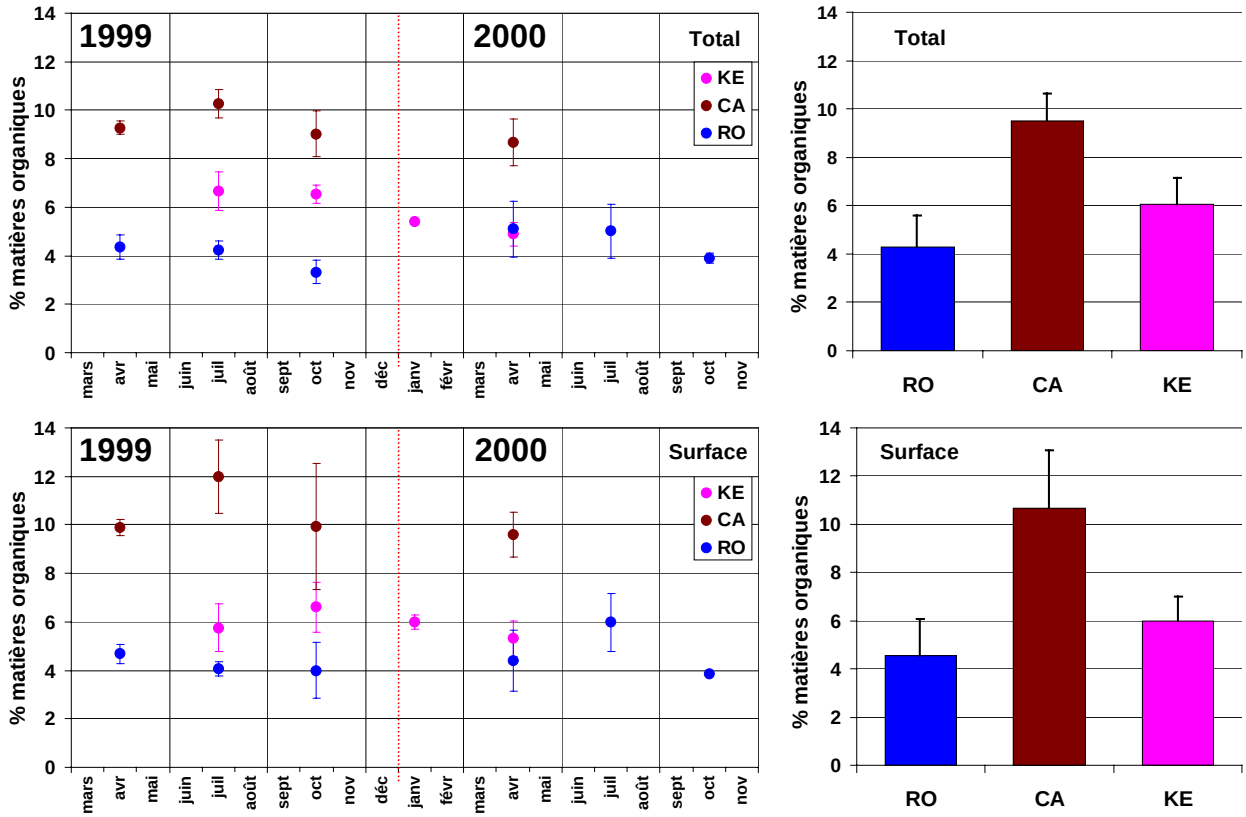


Figure I–29 : Evolution des pourcentages moyens saisonniers de matières organiques, de la surface (3cm) et de tout le sédiment, et moyennes globales des sites ateliers en 1999 et 2000.

I.3.3.3. Pigments du sédiment

La Figure I–30 et les tests statistiques (Kolmogorov-Smirnov et Mann-Whitney ; seuil 5%) montrent des différences significatives entre les sites, variables selon le pigment considéré. Ces tendances ont été vérifiées en restreignant la comparaison à la période de juillet à octobre 1999, dont les dates d'échantillonnages sont communes aux trois sites. Ainsi, KE présente la concentration en chlorophylle *a* moyenne la plus forte (5,47±2,66 µg.g^{-1}) avec un maximum (9,16 µg.g^{-1}) en février 2000. CA (1,83±1,21 µg.g^{-1}) et RO (1,51±0,78 µg.g^{-1}) ont des concentrations moyennes globales en chlorophylle *a* qui ne sont pas significativement différentes. Aucune saisonnalité significative n'est décelée dans l'évolution de ce paramètre, sauf pour KE où la concentration est nettement supérieure au début 2000. Pour la teneur en phéophytine, CA se démarque de façon significative par une concentration moyenne globale (10,39±1,51 µg.g^{-1}) très supérieure à KE (3,21±1,49 µg.g^{-1}) et RO (3,72±1,55 µg.g^{-1}), non significativement différents entre eux. La seule différence saisonnière significative pour ce paramètre est une forte augmentation à l'automne 2000 pour RO.

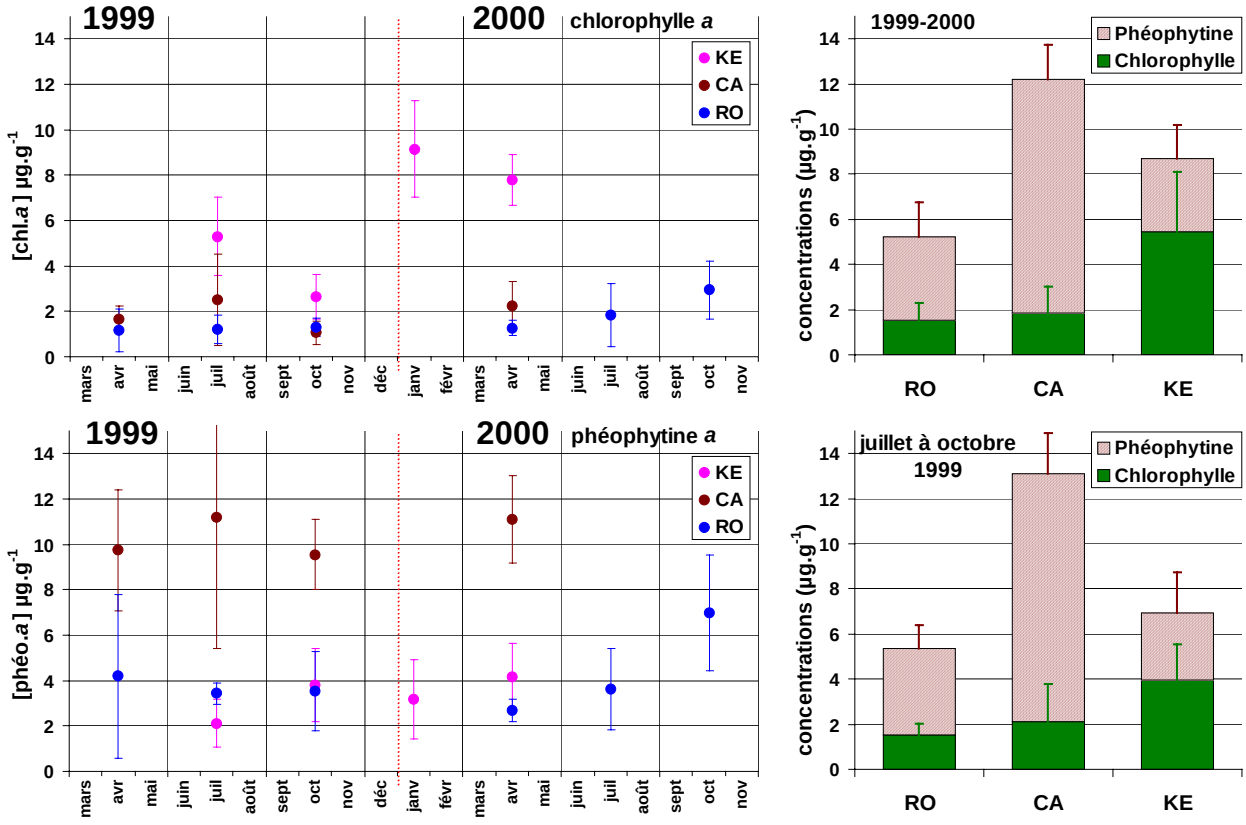


Figure I–30 : Evolution des concentrations moyennes saisonnières en chlorophylle et phéophytine *a*, et moyennes globales et de juillet à octobre 1999, des sites ateliers en 1999 et 2000.

I.4. DISCUSSION

I.4.1. Météorologie

Les données de température aérienne, irradiance, précipitations et vitesse de vent en 1999 et 2000, comparées aux moyennes de référence sur 32 ans (1971-2002) ont permis de caractériser ces deux années. Les données de 1994 et 1995 (Météo France *in* Chauvaud, 1998 ; Tableau I-6) apportent des informations complémentaires sur la variabilité inter-annuelle en rade de Brest.

Tableau I-6 : Moyennes et cumuls annuels des paramètres météorologiques en rade de Brest. (source Météo France).

Paramètre	1971-2002	1994	1995	1999	2000
Température (°C)	**11,66**	-	-	12,61	12,05
Irradiance (kJ.cm^{-2})	**396**	384	402	394	357
Précipitations (mm)	**975**	1034	1037	1121	1274
Vitesse de vent (km.h^{-1})	**18,2**	32,2	30,5	16,3	26,9

Les températures aériennes (données non disponibles pour 1994-1995) sont supérieures aux moyennes de référence en 1999 et 2000, particulièrement au printemps-été 1999 (+1,8°C en moyenne en mai). Alors que 1995 et 1999 ont une irradiance globalement proche de l'année de référence, 1994 présente une luminosité moindre du printemps à l'automne (*c.a.* -300 J.cm^{-2}.j^{-1} en moyenne en mai) et 2000 un déficit encore plus marqué au printemps-été (-560 J.cm^{-2}.j^{-1} en moyenne en mai). Le cumul annuel des précipitations indique que si les valeurs de 1994 et 1995 sont légèrement supérieures à la moyenne de référence, 1999 et surtout 2000 sont exceptionnellement pluvieuses. L'automne 2000 (+2,9 mm.j^{-1} en moyenne en novembre) et surtout l'hiver 1994-1995 (+3,8 mm.j^{-1} en moyenne en novembre) se distinguent par une pluviosité exceptionnellement forte. Si les vitesses de vent sont proches et même légèrement inférieures (+0,5 à -6 km.h^{-1}) aux moyennes de référence de janvier 1999 à mars 2000, 1994 et surtout 1995 se distinguent par des vents moyens plus forts au premier trimestre (respectivement +17 et +22 km.h^{-1} globalement). D'avril à décembre, les années 1994, 1995 et 2000 ont des vents forts supérieurs à la moyenne de référence (+9 à +13 km.h^{-1}). Le dernier trimestre 2000 se distingue par des vents encore plus forts (+19 km.h^{-1} globalement).

I.4.2. Hydrologie – Evolution à long terme de la rade de Brest

Les données hydrologiques disponibles sur la rade, si elles couvrent une large période (Tableau I-7), n'ont pas la même fréquence d'acquisition selon l'année considérée. Seules les années dont les mesures sont régulièrement réparties et en nombre suffisant (>20) seront utilisées pour chaque paramètre considéré. Les débits des rivières correspondent à des mesures journalières depuis 1970, moyennées mensuellement, et les apports en nitrates (NO_2+NO_3) sont calculés à partir de mesures journalières de concentration, depuis 1979 (agence de bassin de Loire-Bretagne - DIREN). Les températures et salinités de RO en surface sont issues d'une compilation de données de sources diverses, dont le R.N.O.-M.E.D.D. (Ifremer, banque Quadrige). Cette même source a permis de compléter le suivi des études universitaires successives pour les autres paramètres. Les déterminations des espèces phytoplanctoniques sont issues de ces études et du Rephy (E. Nézan, Ifremer Concarneau).

Tableau I-7 : Sources et nombre de mesures des paramètres hydrologiques de 1975 à 2000 à RO, en surface.

Année	Sources	N.I.D.	$Si(OH)_4$	PO_4	Chlorophylle *a*	Phéophytine *a*
1975	R.N.O.	48	48	48	0	0
1976	R.N.O.	50	52	52	9	6
1977	R.N.O.	37	37	37	36	35
1978	R.N.O.	23	24	24	12	12
1981	Quéguiner (1982) R.N.O.	27	27	21	26	25
1982	Quéguiner (1982) R.N.O.	33	33	30	34	32
1983	Hafsaoui (1984) R.N.O.	28	28	22	22	14
1991	Daniel (1995) Ragueneau (1994)	35	35	35	32	32
1992	Ragueneau (1994) Daniel (1995)	33	32	31	29	28
1993	Del Amo (1996)	31	31	30	30	27
1994	Del Amo (1996) Chauvaud (1998)	7	7	7	31	29
1995	Chauvaud (1998) R.N.O.	4	4	4	35	33
1996	Chauvaud *et al*. (2000) R.N.O.	4	4	4	39	0
1997	Savoye (2001) Grall (2002)	24	24	23	41	19
1998	Somlit Grall (2002)	37	38	38	73	0
1999	Somlit Cette étude	47	47	47	58	58
2000	Cette étude	67	67	68	74	72

I.4.2.1. Apports des bassins versants

La Figure I–31 montre que les apports en nitrates par les rivières sont globalement proportionnels aux débits. Certaines années exceptionnellement pluvieuses se distinguent par des crues hivernales intenses et des apports pouvant se prolonger au printemps. L'hiver 2000-2001 présente notamment la 2ème crue maximale journalière la plus importante et la 4ème mensuelle tricennale. Le bilan annuel des flux de nitrates (Figure I–32) ne montre pas d'évolution à long terme des apports par les rivières, compte-tenu de la forte variabilité inter-annuelle de leurs débits. Cependant, la concentration moyenne mensuelle en nitrates de ces eaux a sensiblement augmenté (de *c.a.* 17 $mg.l^{-1}$ en 1979 à *c.a.* 28 $mg.l^{-1}$ dès 1994). Ce phénomène est à relier aux activités agricoles et d'élevages intensifs sur les bassins versants. La stabilisation observée après 1995 peut être due à un changement (un peu plus amont) de la station de mesure, des pratiques agricoles (dates d'épandages, …) et/ou une épuration des eaux plus efficace.

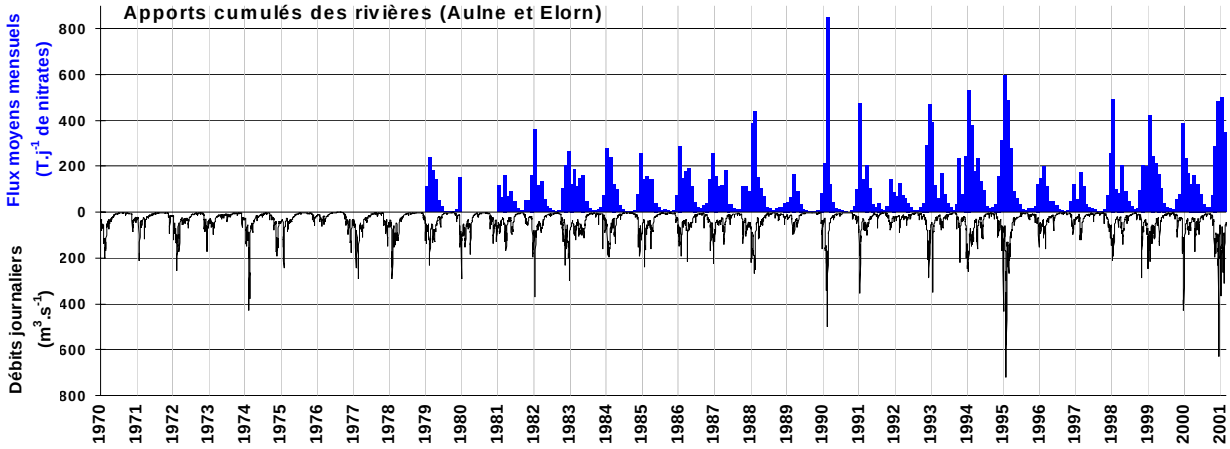


Figure I–31 : Evolution de 1970 à 2000 des débits journaliers et des apports moyens mensuels en nitrates (NO_2+NO_3) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) au niveau de leurs estuaires (d'après données DIREN).

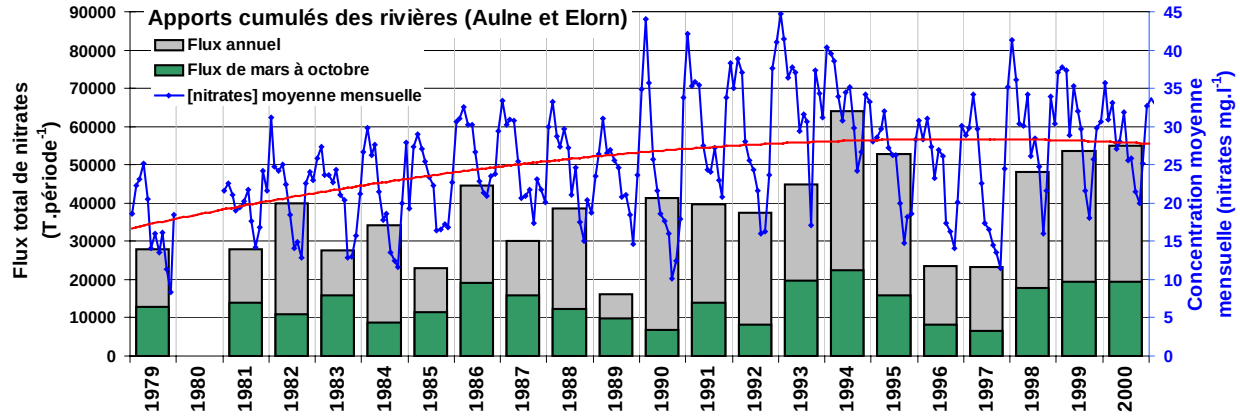
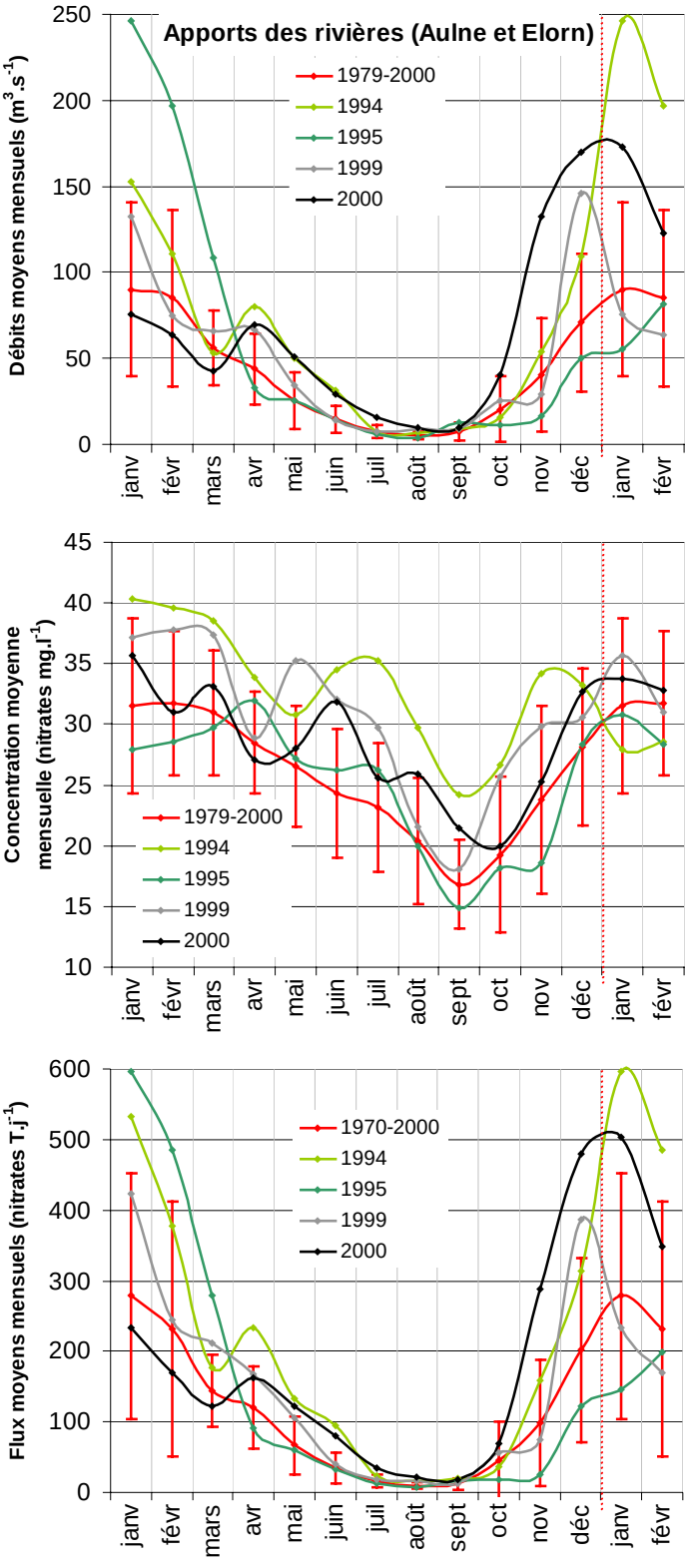


Figure I–32 : Evolution de 1970 à 2000 des flux totaux annuels et pendant la période de production primaire (mars à octobre) de nitrates-nitrites (NO_2+NO_3) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) au niveau de leurs estuaires. Evolution de leur concentration moyenne mensuelle en nitrates sur la même période (tendance générale en rouge) (d'après données DIREN).



La comparaison de la période d'étude et des années 1994-1995 avec la moyenne de référence permet de relativiser les apports mensuels respectifs (Figure I–33). Les écarts-types importants autour des moyennes mensuelles de référence témoignent de la grande variabilité inter-annuelle pour chacun des paramètres considérés. Le caractère exceptionnel des crues de l'hiver 1994-1995 et de l'automne-hiver 2000-2001 est mis en évidence. Les années 1994 et 2000 se distinguent de 1995 et 1999 par des apports encore importants et exceptionnels en nitrates (flux) de mai à juillet, probablement associés à des apports en silicates et phosphates.

Figure I–33 : Variabilité inter-annuelle des apports moyens mensuels en eaux douces et en nitrates (concentration et flux) par les rivières Aulne et Elorn (apports cumulés) en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur la période 1970-2000 (d'après données DIREN).

I.4.2.2. Température

La Figure I–34 montre une variabilité inter-annuelle relativement faible de la température des eaux de surface à RO au cours des 25 dernières années. Le minimum journalier est de 5,3°C le 3 mars 1986 et le maximum de 19,5°C le 4 août 1990.

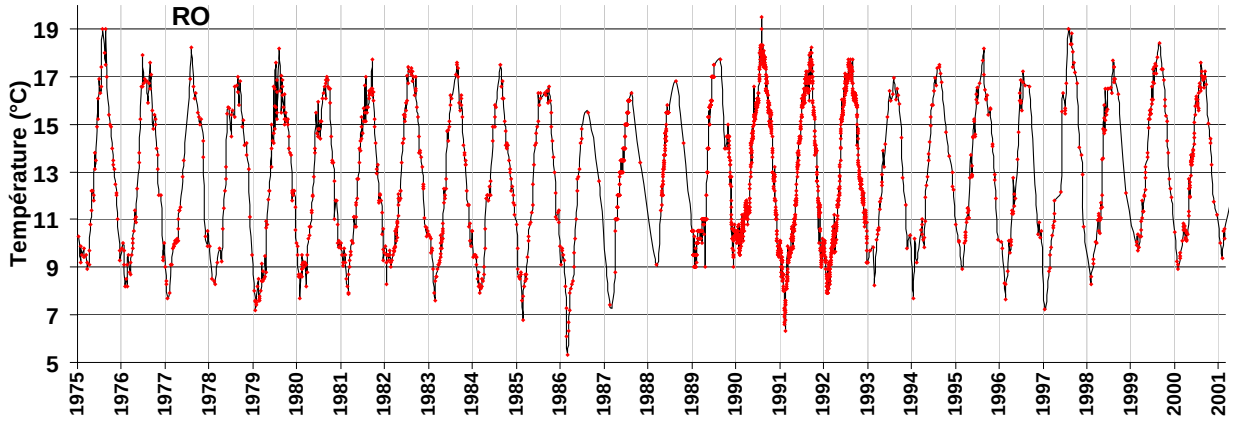


Figure I–34 : Evolution de 1975 à 2000 de la température de l'eau de surface à RO.

La comparaison de l'évolution annuelle des températures avec celle de la moyenne de référence (Figure I–35) permet de qualifier les années 1994, 1995, 1999 et 2000 d'années globalement "chaudes". Le caractère exceptionnellement élevé des températures par rapport à la moyenne de référence est surtout notable à la fin de l'automne 1994 et à la fin de l'été-début de l'automne 1999. L'année 2000 est globalement la plus proche de l'année de référence.

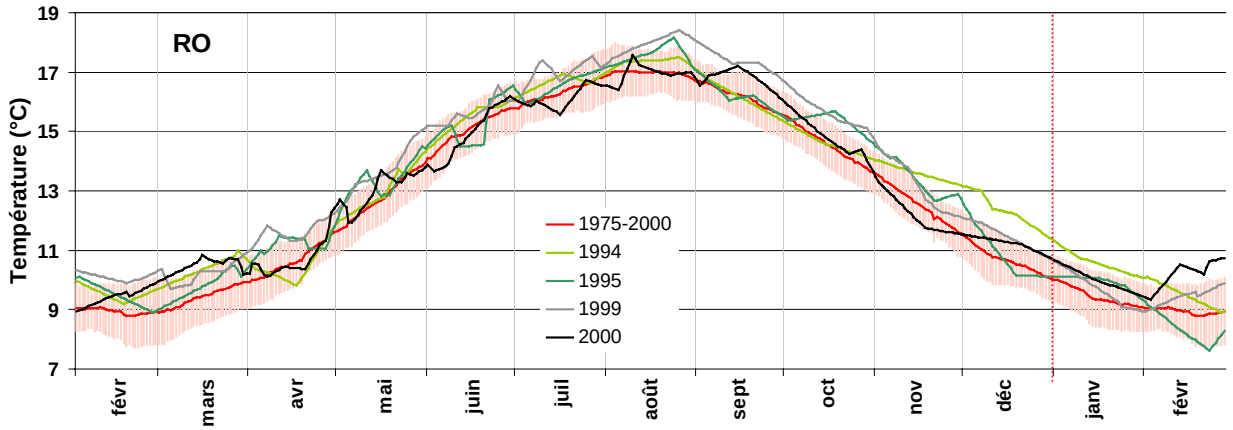


Figure I–35 : Variabilité inter-annuelle de la température de l'eau de surface à RO en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur la période 1975-2000.

I.4.2.3. Salinité

La Figure I–36 montre une forte variabilité inter-annuelle de la salinité des eaux de surface à RO au cours des 25 dernières années, due à celle de la pluviométrie et à celle des apports par les rivières qui en résulte. L'amplitude réelle peut être masquée par la forte variabilité à moyenne (jours) et haute (marée) fréquences. Le maximum journalier observé est de 35,7 le 29 août 1991 et le minimum observé de 17,6 le 30 mars 1995. L'impact sur le fond peut être différent en fonction de l'intensité et de la durée de chaque dessalure.

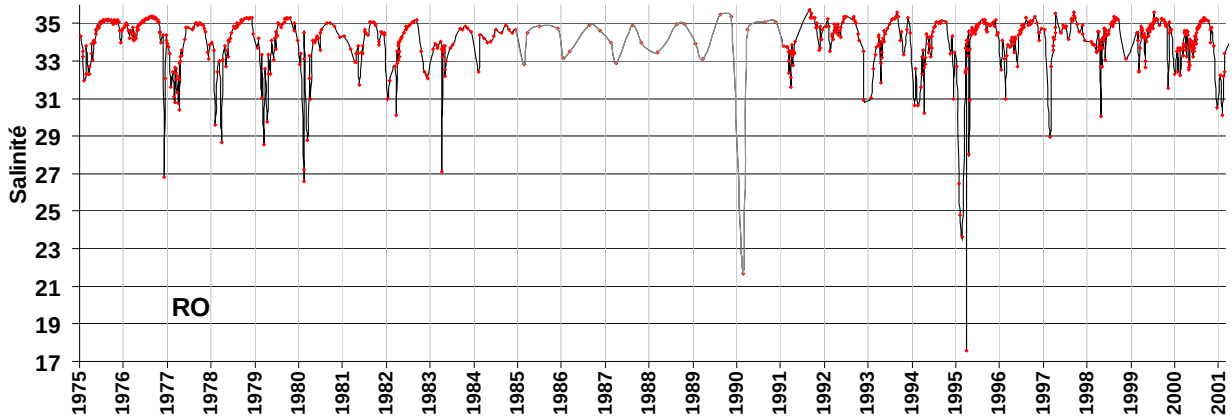


Figure I–36 : Evolution de 1975 à 2000 de la salinité de l'eau de surface à RO.

La comparaison de l'évolution annuelle des salinités avec celle de la moyenne de référence (Figure I–37) met en évidence le caractère exceptionnel de la dessalure de surface en janvier-février 1995, suivi de dessalures plus brèves en mars-avril. Par contre, la période de mai à juillet connaît des salinités de surface plus fortes en 1995 et 1999, par rapport à 1994 et 2000, en accord avec les tendances observées sur les débits des rivières (Figure I–33).

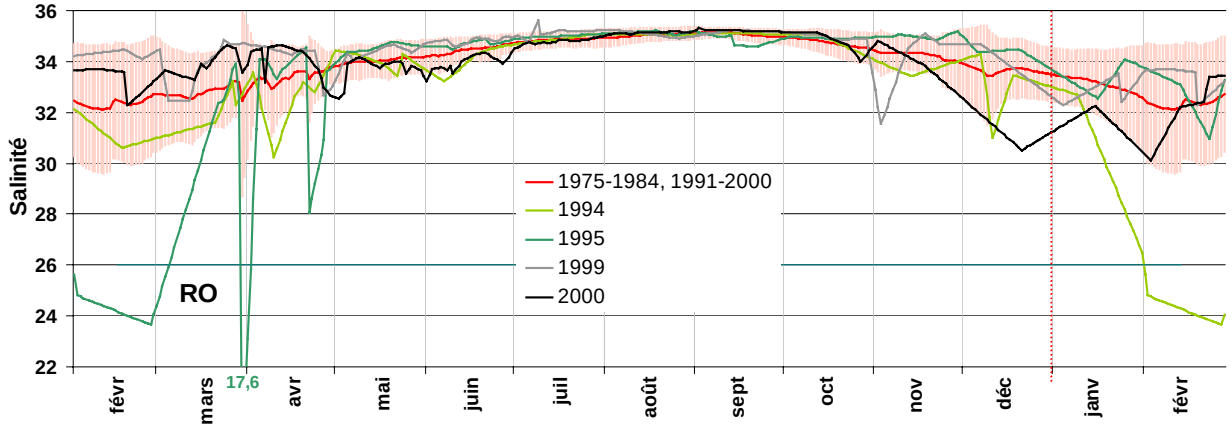


Figure I–37 : Variabilité inter-annuelle de la salinité de l'eau de surface à RO en 1994, 1995, 1999 et 2000. La moyenne (en rouge) est établie sur les périodes 1975-1984 et 1991-2000.

I.4.2.4. Sels nutritifs

La variation des ratios molaires suit un cycle annuel en lien avec celui des concentrations en sels nutritifs (*cf.* I.3.2.4). Si la saisonnalité est globalement conservée chaque année, les maxima et surtout les minima des ratios N/P et Si/N semblent augmenter au cours des 25 dernières années. L'évolution à long terme des ratios Si/N, en terme d'amplitude et de saisonnalité semble plus complexe (Figure I–38).

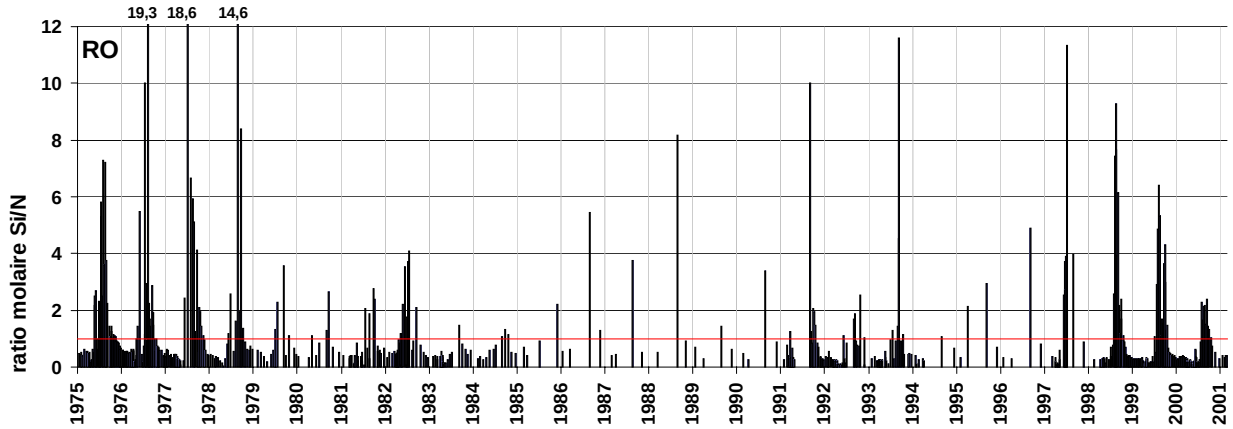


Figure I–38 : Evolution de 1975 à 2000 du ratio molaire Si/N de l'eau de surface à RO. La valeur d'inversion de priorité de limitation (Si/N = 1 ; Redfield *et al.*, 1963) est indiquée par un trait rouge.

La Figure I–39 montre des changements dans le cycle annuel d'évolution du ratio Si/N au cours des 25 dernières années. Les années 70 connaissent une limitation classique par l'hydroclimat et/ou la silice (Si/N<1) de novembre à avril, puis une forte limitation par les nitrates (Si/N>>1) pendant l'été, confirmée par des rapports N/P globalement inférieurs à 16 pendant cette période. Dans les années 80, cette saisonnalité est globalement conservée mais l'intensité des pics estivaux de Si/N est plus faible, en réponse à l'enrichissement global de l'écosystème en apports azotés (*cf.* I.4.2.1). La limitation par les nitrates semble toujours prioritaire, avec des rapports N/P estivaux globalement faibles. Au cours des années 90, alors que le rapport Si/N en hiver et au printemps devient de plus en plus faible (compte-tenu des apports maximaux des rivières, de plus en plus enrichis en azote), le pic maximal estival redevient fort (>6). Ces forts rapports Si/N s'étalent de la fin juillet à septembre à la fin des années 90. Ce phénomène n'est pas lié à un appauvrissement du milieu en azote et, compte-tenu de sa saisonnalité, correspondrait à une régénération de plus en plus efficace de la silice biogénique depuis le sédiment comme cela a été décrit par Ragueneau (1994) et Ragueneau *et al*. (2002). En outre, cette augmentation du rapport Si/N estival s'accompagne d'une augmentation globale des rapports N/P et Si/P pendant cette période. Ainsi, suite à

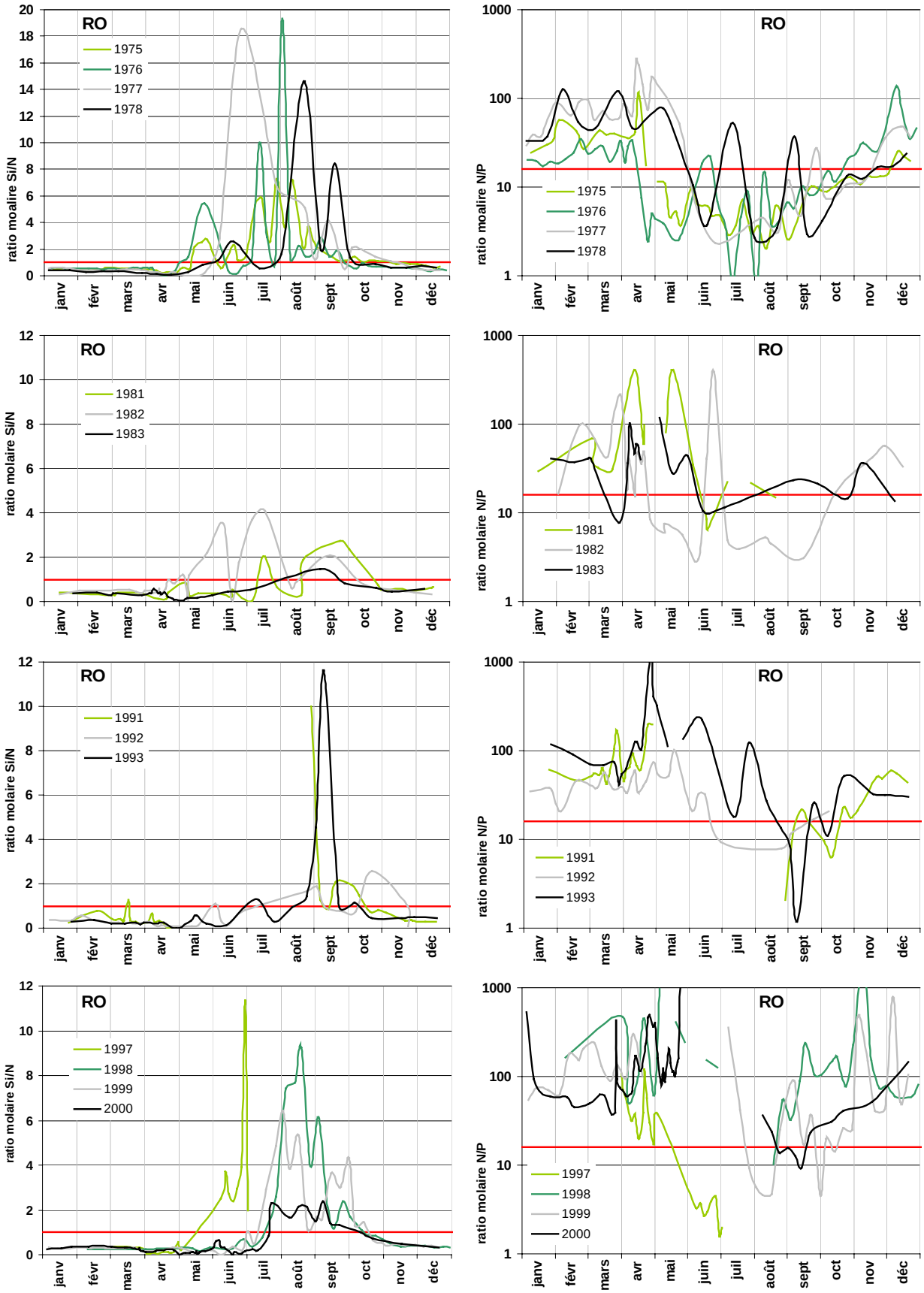
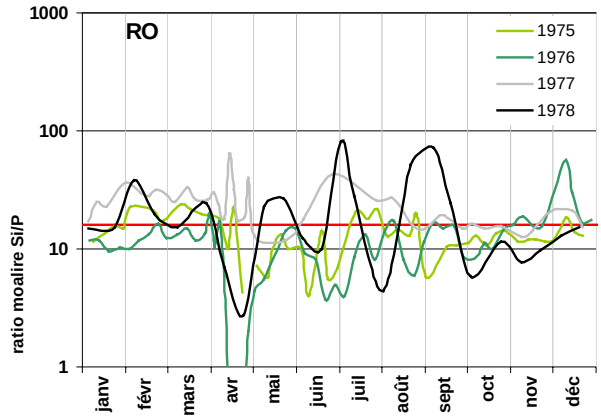
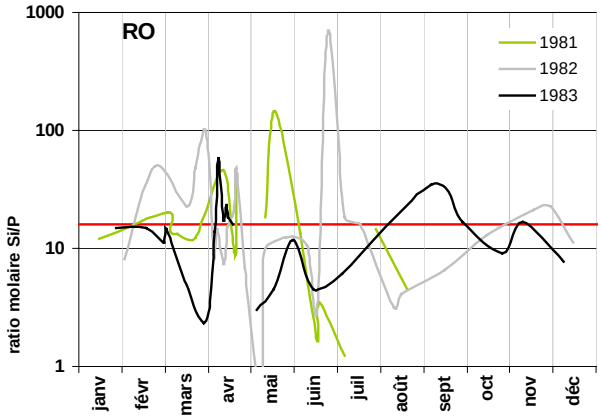
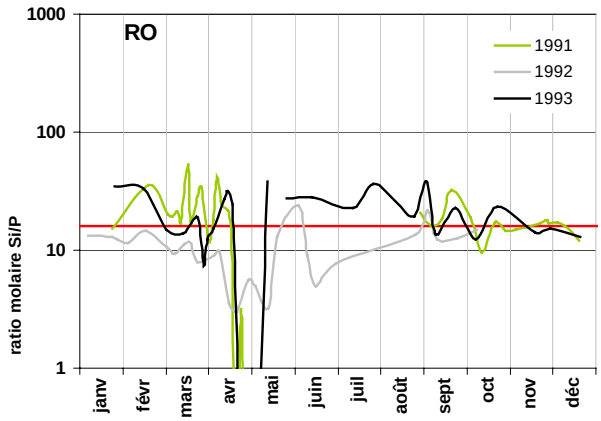
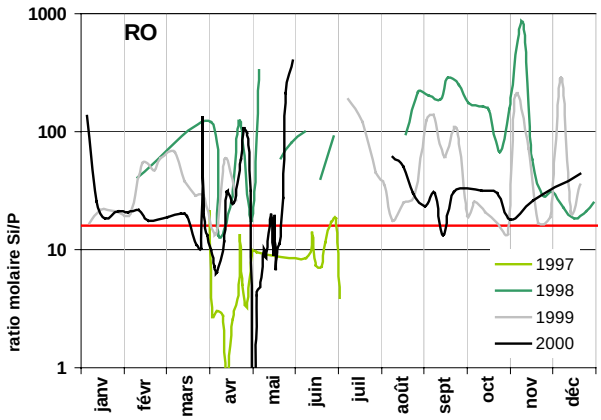


Figure I–39 : Variabilité inter-annuelle des ratio molaires des sels nutritifs de l'eau de surface à RO. La valeur d'inversion de priorité de limitation (Si/N/P = 16/16/1 ; Redfield *et al.*, 1963) est indiquée par un trait rouge.









l'enrichissement général de l'écosystème en azote par les rivières et à la régénération de plus en plus efficace de la silice biogénique au niveau du sédiment, les phosphates semblent de plus en plus co-limitants avec les nitrates à cette période, et sur toute l'année en général. Certaines années (1992, 1997, 2000) se singularisent par une amplitude ou une saisonnalité s'écartant de cette tendance générale en raison de conditions hydroclimatiques particulières (apports plus faibles ou plus importants des rivières à des périodes précises de l'année).

Ces tendances générales et particulières seront discutées au paragraphe suivant, en lien avec l'évolution à long terme du phytoplancton.

I.4.2.5. Phytoplancton

I.4.2.5.1. Evolution à long terme

La Figure I–40 montre une conservation globale de la saisonnalité et de l'amplitude du cycle de production primaire avec un minimum hivernal et un pic maximal printanier. L'amplitude et la saisonnalité de la concentration en phéopigments montrent par contre, respectivement, une augmentation et un étalement de 1977 à 2000. En outre, une évolution notable est la (co-)dominance de plus en plus fréquente des dinoflagellés lors des efflorescences estivales dans les années 90.

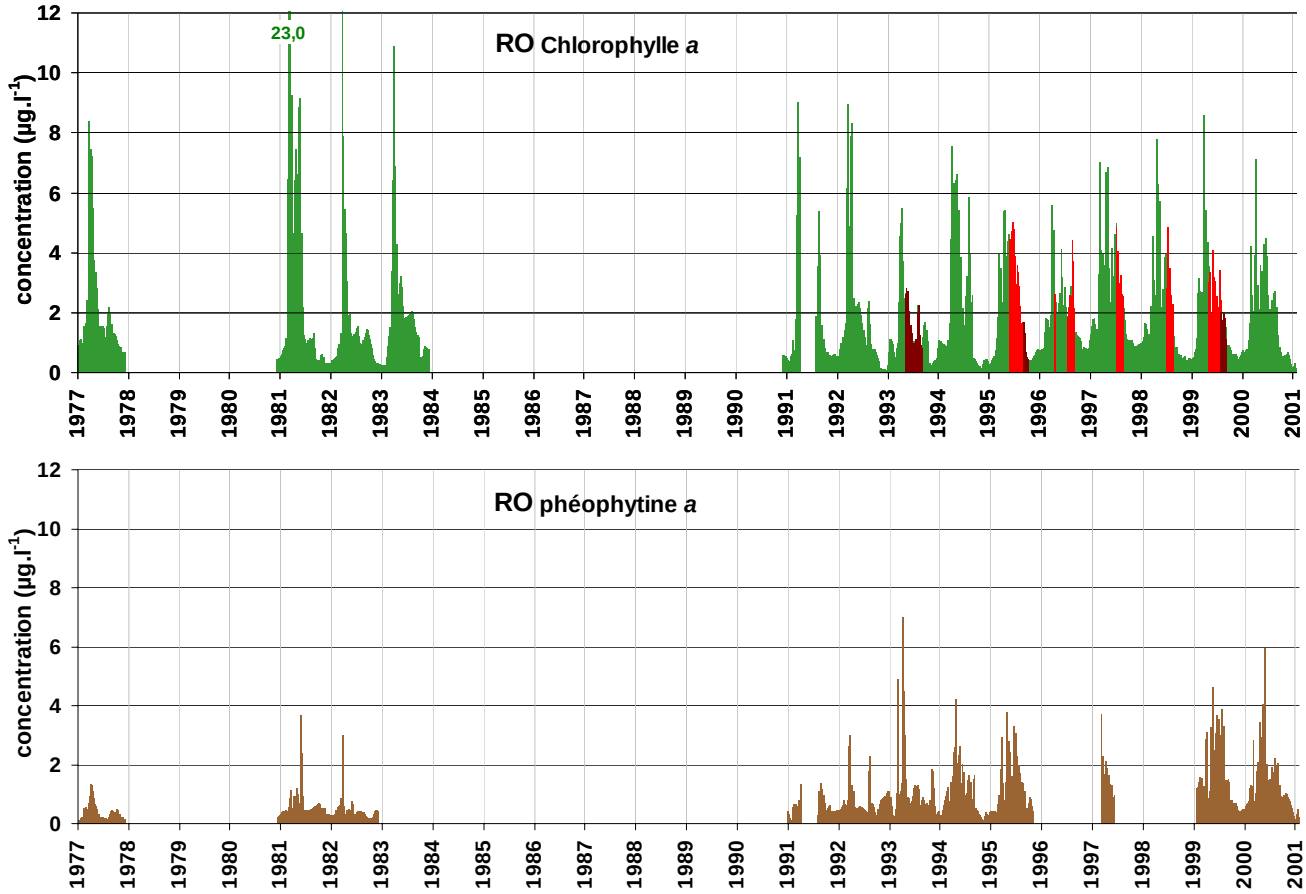


Figure I–40 : Evolution des concentrations en chlorophylle *a* et phéophytine *a* de l'eau de surface à RO de 1977 à 2000. Les dominances par les diatomées sont indiquées en vert, par les dinoflagellés en rouge et par un mélange de ces deux familles en marron foncé.

L'évolution des biomasses totales intégrées sur la période de production (Figure I–41) confirme la relative stabilité de la production primaire depuis 1977, mais une abondance en pigments dégradés de plus en plus forte (augmentation régulière et importante de la biomasse totale intégrée en phéopigments et de l'indice de dégradation associé). L'interprétation de ce résultat nécessite d'appréhender la variabilité inter-annuelle à une échelle plus fine.

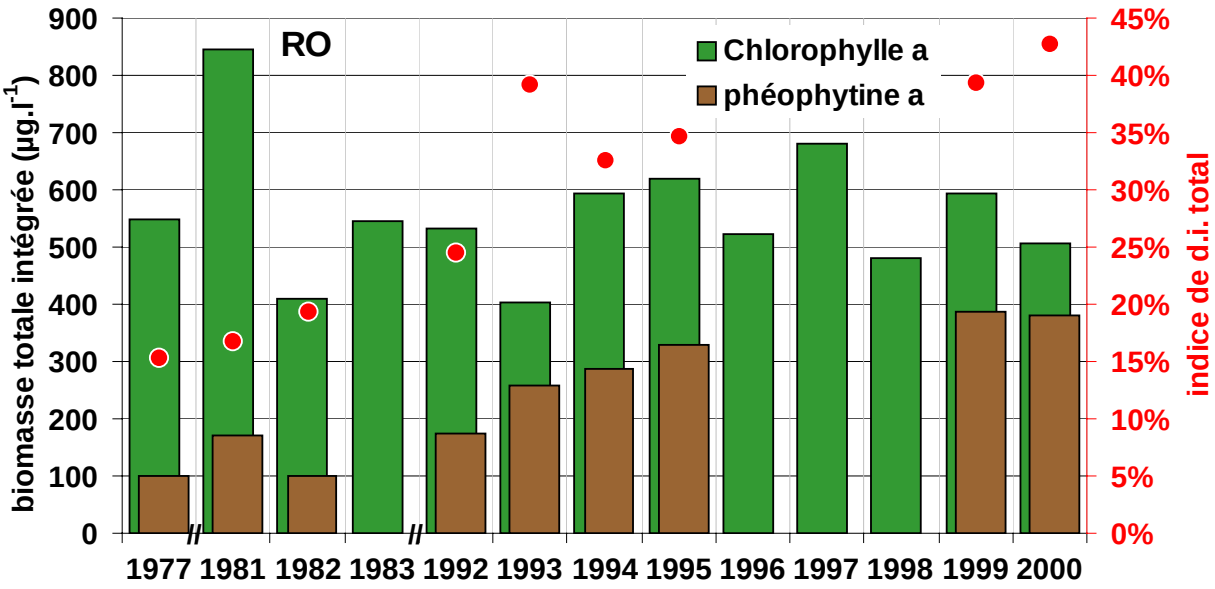


Figure I–41 : Evolution des biomasses totales intégrées (du 15 février au 3 novembre) de chlorophylle *a* et phéophytine *a* (pas assez de données pour la phéophytine en 1983 et 1996-98) dans l'eau de surface à RO. Evolution de l'indice de dégradation (d.i.) total calculé sur ces biomasses annuelles.

I.4.2.5.2. Variabilité inter-annuelle et couplage pelagos-benthos

La biomasse phytoplanctonique intégrée du 15 février au 3 novembre est généralement comprise entre 500 et 600 µg.l^{-1}, et ce de 1977 à 2000 (Figure I–41 et Figure I–42). Les années 1982 et 1993 se distinguent par une biomasse intégrée plus faible (*c.a.* 400 µg.l^{-1}), en raison d'une production plus faible en été. Cette sous-production estivale est à relier à une limitation potentielle par les nitrates et silicates (4<Si/N<1 ; N/P et Si/P<16) en 1982, et à une limitation potentielle jusqu'en août des silicates (Si/N<1) et/ou des phosphates (N/P et Si/P>16) en 1993. L'année 1981 se distingue par une biomasse intégrée plus forte (*c.a.* 850 µg.l^{-1}), en raison d'un pic printanier exceptionnel (23,0 µg.l^{-1}, valeur record) suivi d'une forte production jusqu'à fin juin. Cette production est à relier à une absence potentielle de limitation (Si/N<1, mais N/P et Si/P > 16) par les sels nutritifs (N.I.D., $Si(OH)_4$, PO_4) en raison d'apports réguliers des rivières jusqu'à juin. L'absence de données disponibles ne permet pas de relier ici cette production à des conditions climatiques (*e.g.* irradiance) éventuellement exceptionnelles.

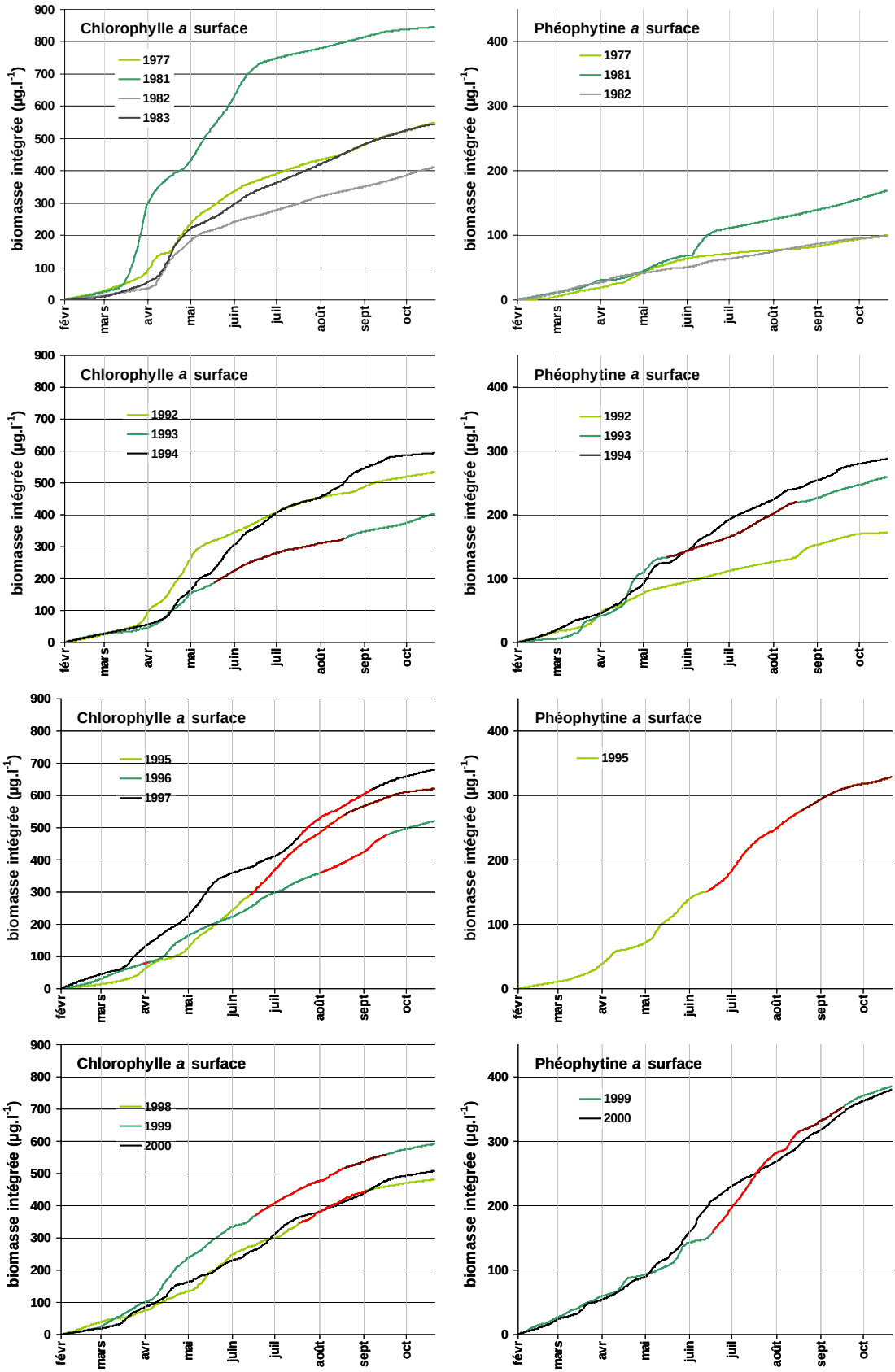


Figure I–42 : Variabilité inter-annuelle des biomasses intégrées (du 15 février au 3 novembre) de chlorophylle *a* et phéophytine *a* de l'eau de surface à RO. Les dominances par les dinoflagellés sont indiquées en rouge et les co-dominances diatomées/dinoflagellés en marron foncé.

Un élément remarquable d'évolution est la perte progressive de saisonnalité de la production primaire. En effet, alors que la période de production la plus intense était concentrée d'avril à mai dans les années 70 (inflexions de pentes), la production "s'étale" progressivement jusqu'à atteindre une productivité quasi-homogène d'avril à septembre en 2000. Ainsi, l'enrichissement en azote du milieu rade de Brest et une régénération de plus en plus efficace des silicates par le sédiment ont permis de soutenir des efflorescences secondaires (estivales) de plus en plus importantes.

La biomasse intégrée de phéopigments a par contre régulièrement augmenté de 1977 à 2000, passant de 100 $\mu g.l^{-1}$ à près de 380 $\mu g.l^{-1}$. Cette augmentation, avec un maximum coïncidant généralement avec les périodes de production primaire maximale et en l'absence de diminution de la biomasse intégrée en chlorophylle *a*, témoignerait d'une production primaire de plus en plus importante et dont une part de plus en plus grande est dégradée. Ainsi, les efflorescences phytoplanctoniques en rade seraient de plus en plus intenses en raison d'une disponibilité en nutriments de plus en plus forte mais toute augmentation de production serait "nivelée" par une dégradation équivalente en biomasse. Le rôle du benthos permettrait d'expliquer un tel phénomène. L'augmentation régulière et massive des suspensivores (dont la crépidule) pendant cette période conduirait à une filtration (et donc une dégradation de la production primaire) de plus en plus intense. Cela catalyserait alors un recyclage de plus en plus efficace des sels nutritifs dans le sédiment qui permettrait de soutenir de nouvelles efflorescences estivales avec une production continue et importante d'avril à septembre.

Les espèces phytoplanctoniques dominant les efflorescences successives n'ont pas beaucoup changé de 1977 à 2000. Classiquement, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp., *Rhizosolenia* spp. et *Chaetoceros* spp. dominent successivement les différentes efflorescences au cours de chaque année, de 1977 à 2000 (Chauvaud *et al*., 2000). Cependant, les années 90 connaissent des efflorescences estivales co-dominées ou dominées par des dinoflagellés (*Gymnodinium* spp., *Karenia mikimotoi*, *Dinophysis* spp.) de plus en plus fréquemment (1993, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999). L'occurrence de cette famille non-siliceuse de phytoplancton, alors que la régénération de la silice par le sédiment est potentiellement maximale, est paradoxale. Chauvaud *et al*. (2000) proposaient une hypothèse impliquant les facteurs hydroclimatiques pour expliquer, *in fine*, un "enrayement" de la "pompe biologique" entraînant un déficit en silicates et le déclenchement de ces efflorescences de dinoflagellés. Cependant, l'observation, depuis cette hypothèse, d'années à efflorescences secondaires non-siliceuses malgré une absence de limitation en silicates (Figure I–39), nous amène à proposer une nouvelle hypothèse de dynamique :

L'enrichissement en azote du milieu rade de Brest, lié à la contamination croissante des rivières par les activités agricoles et d'élevages de plus en plus intensifs sur les bassins versants (épandages d'engrais), a diminué l'importance et la durée de la limitation de la production primaire par cet élément (Quéguiner, 1982 ; Le Pape, 1996). La régénération de plus en plus efficace des silicates par le sédiment a permis de soutenir des efflorescences secondaires (estivales) de plus en plus intenses. Cette régénération (et rétention) de plus en plus importante peut être reliée à l'augmentation concomitante de la biomasse de suspensivores (Chauvaud *et al*., 2000 ; Grall et Chauvaud, 2002), dont la prolifération de l'espèce invasive *Crepidula fornicata*. Ces phénomènes, amplifiés sur 30 ans, pourraient alors résulter d'une synergie des augmentations production primaire/suspensivores. Les phosphates peuvent être alors devenus de plus en plus limitants (Del Amo *et al*., 1997) comme en témoigne l'augmentation régulière de 1977 à 2000 des ratios N/P et Si/P (sur toute la période productive). L'augmentation de la production primaire, masquée par l'augmentation équivalente de sa dégradation par le broutage benthique, nécessiterait alors des disponibilités de plus en plus grandes en phosphates dans le milieu. En l'absence d'apports nouveaux, sauf en cas de printemps-été (avril à juillet) pluvieux entraînant des apports prolongés par les rivières et/ou d'un recyclage massif (piégeage dans un autre compartiment ?), la limitation de cet élément favoriserait des efflorescences de dinoflagellés pendant la période estivale (Egge, 1998 ; Anderson *et al.*, 2002). L'estimation biaisée de leur disponibilité (seuils faibles, turn-over rapide, cinétiques spécifiques et stockages dans des compartiments biologiques ; *e.g.* coccolithophoridés ; Huonnic, comm.pers.) nécessite toutefois d'améliorer les connaissances sur la limitation réelle induite par cet élément, notamment en terme de flux globaux.

D'autres facteurs pourraient contribuer à expliquer le basculement de la dominance spécifique des efflorescences estivales par des dinoflagellés :

- Un mélange plus turbulent de la masse d'eau favoriserait les efflorescences de diatomées (Margalef, 1978). Les années 2000 et 1994, dominées par des diatomées pendant toute la période productive, étaient également des années avec des vents forts contrairement à 1999 (*cf*. I.4.1). Cependant, la coïncidence d'efflorescences non-siliceuses et de vents forts en 1995 ainsi que l'observation de la bonne homogénéisation de la colonne d'eau à chaque marée de forts coefficients (*cf*. I.3.2.7) implique que ce seul facteur n'est pas suffisant à expliquer ce phénomène.

- La disponibilité des sels nutritifs sous d'autres formes (urée, adsorption/résorption sur la MES ; Lomas et Glibert, 2000), le rapport COD/NOD (carbone et azote organiques dissous ; Glibert *et al*., 2001) et la compétition en fonction des cinétiques propres à chaque

espèce relativisent la notion de limitation potentielle par les sels nutritifs principaux (N.I.D., $Si(OH)_4$ et PO_4).

- La mixotrophie de plusieurs espèces de dinoflagellés leur confère un avantage en terme de survie pendant les périodes de limitation en azote par rapport aux phototrophes stricts (Granelli et Carlsson, 1998).

- Un broutage sélectif du phytoplancton par le zooplancton et les suspensivores, particulièrement intense en été, pourrait conduire à une pression sélective supérieure sur les diatomées par rapport aux dinoflagellés.

- La toxicité, directe ou indirecte, associée à certaines espèces de dinoflagellés leur procure un avantage compétitif (Scholin *et al*., 2000). De plus, la limitation en phosphates peut accroître cette toxicité chez certaines espèces (*e.g*. *Alexandrium minutum* ; Guisande *et al*., 2002).

I.4.3. Sédimentologie

I.4.3.1. Variabilité sédimentologique saisonnière et spatiale

La variance intra-échantillon (sous-échantillons dans une même carotte) est globalement toujours proche ou inférieure (tests de Fisher, seuil 5%) à la variance inter-échantillons (entre carottes, pour une même date), pour les concentrations en pigments. L'hétérogénéité à micro-échelle (centimètre), bien que non négligeable, n'est donc pas supérieure à l'hétérogénéité à l'échelle du site (mètre). L'échantillonnage (trois réplicats de carottes de 6,8 cm de diamètre) est donc bien adapté à la distribution spatiale de ce paramètre. La variance globale (inter-moyennes mensuelles, sur toute la période d'étude) est globalement toujours proche ou inférieure (tests de Fisher, seuil 5%) à la variance mensuelle (inter-réplicats, à une même date) et à la variance saisonnière (inter-réplicats, aux dates communes à une même saison) pour les taux de pélites, de matière organique et les concentrations en pigments. La variabilité à grande échelle de temps (inter-annuelle 1999-2000) n'est donc pas supérieure à la variabilité à méso-échelle de temps (mois, trimestre) et à l'hétérogénéité spatiale (mètre). Ainsi, les moyennes globales caractérisent bien chaque site, pour chacun des paramètres considérés, en raison d'une évolution faible sur 2 ans.

La faible variabilité saisonnière généralement observée, plus surprenante pour les concentrations en pigments, peut être reliée aux protocoles utilisés qui intègrent plusieurs centimètres de sédiment, à plusieurs dates. Une part significative du microphytobenthos aux concentrations en pigments mesurées pourrait également expliquer cette faible variabilité. En

effet, le microphytobenthos n'a pas une dynamique basée sur des efflorescences comme le phytoplancton (Guarini, comm. pers.) et ce compartiment biologique est encore très méconnu en rade de Brest. Par ailleurs, KE présente la concentration en chlorophylle *a* moyenne globale la plus forte. Si cette concentration en matériel frais supérieure, par rapport à RO et CA, peut s'expliquer par la faible profondeur de ce site et par la propriété des brins de maërl à favoriser le développement du microphytobenthos (Grall, 2002), une augmentation significative en hiver et l'occurrence d'un maximum (février 2000) sont paradoxales alors que les conditions de la production primaire sont les moins favorables. L'absence de données antérieures ne permet pas de conclure quant au caractère exceptionnel ou saisonnier de ce phénomène. Le seul cycle saisonnier pouvant être relié à cette observation est le maximum de reproduction du maërl à cette période (Cabioch, 1969 ; Hall-Spencer, 1994 *in* Birkett *et al*., 1998). Cette algue calcaire contient de la chlorophylle *a* en quantité significative (Ni Longphuirt, comm. pers.) et la formation de conceptacles reproductifs (tetrasporanges) en hiver pourrait permettre une extraction accrue de cette chlorophylle *a*, compte-tenu du protocole de dosage utilisé. L'absence d'augmentation des pigments dégradés à cette période confirmerait le lien entre l'augmentation de chlorophylle *a* et la présence de maërl vivant en phase de reproduction. Un nouveau suivi et l'utilisation de protocoles complémentaires, plus sélectifs quant aux compartiments biologiques dosés (maërl, microphytobenthos, phytoplancton, épiphytes et débris macrophytiques), seraient nécessaires pour conclure. La forte teneur globale en matière organique et en pigments dégradés observée à CA, ainsi que les augmentations du taux de pélites et des concentrations en pigments observées en 2000 à RO, seront discutées au paragraphe suivant.

Des données sédimentologiques antérieures (Chauvaud, 1998 ; Sagan et Thouzeau, 1998), obtenues avec les mêmes protocoles de dosage et sur un site proche de RO (RObis, 300 m. dans le nord-ouest), permettent une comparaison à l'échelle de la strate biosédimentaire (Figure I–43) : le profil granulométrique est très similaire en 1994-1995, caractérisant un sable hétérogène envasé, avec un indice de Trask (So=2,3±0,1) légèrement inférieur à celui de 1999-2000 (3,1±0,8) et un indice d'asymétrie identique (respectivement, Sk=0,96±0,09 et 0,95±0,15). La différence majeure entre ces sites proches réside dans le taux de pélites très inférieur en 1994-1995 (0,9±0,4% contre 12,9±1,9% en 1999-2000) entraînant une différence sur la valeur de la médiane (874 µm, variant entre 570 et 1180 µm en 1994-1995 contre 580 µm, variant entre 440 et 655 µm en 1999-2000). Les teneurs en matières organiques en 1994-95 (3,17 à 4,17%) sont proches mais légèrement inférieures à celles de 1999-2000 (4,29±1,31%). Enfin, les concentrations en chlorophylle *a* dans le sédiment étaient

inférieures en 1994 (0,3 à 1,5 µg.g^{-1}) par rapport à 1999-2000 (1,51±0,78 µg.g^{-1}) alors que les concentrations en phéophytine *a* étaient supérieures (5 à 15 µg.g^{-1} en 1994 contre 3,72±1,55 µg.g^{-1} en 1999-2000).

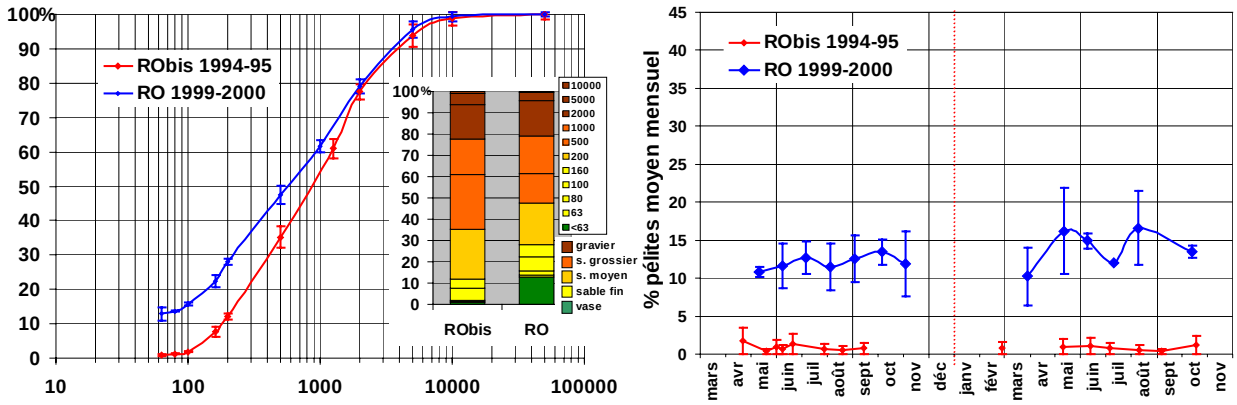


Figure I–43 : Courbes granulométriques cumulatives moyennes, catégories sédimentaires et évolution du taux moyen mensuel de pélites à RO en 1999 et 2000 et sur un site proche (300 m, RObis) en 1994-95.

Les différences générales observées peuvent être dues à l'hétérogénéité spatiale plutôt qu'à l'évolution temporelle. Ainsi, le site de 1999-2000 est légèrement moins exposé aux courants tourbillonnaires par sa localisation plus proche de l'anse de Roscanvel que celui de 1994-1995. Cela pourrait suffire à créer des conditions différentes de sédimentation et/ou d'érosion des particules les plus fines (*cf.* So, taux de pélites, matières organiques et pigments), sans pour autant modifier le type sédimentaire (*cf.* profils et Sk) si ce n'est en induisant une plus grande variabilité saisonnière autour de la médiane.

Une autre hypothèse, alternative ou complémentaire, pourrait être l'impact différent du benthos. Ainsi, une densité éventuelle et significativement supérieure de suspensivores, notamment de crépidules, en 1999-2000 entraînerait une "protection" du sédiment à l'érosion par la structure créée (tapis de chaînes de crépidules) et des flux (filtrations, biodépositions, rétention) pelago-benthiques différents (Haven et Morales-Alamo, 1968 ; Newell, 1979 ; Hamon et Blanchard, 1994). Ce phénomène expliquerait alors un taux de pélites et de matières organiques plus important. Les différences sur les concentrations en pigments dépendent également des conditions hydroclimatiques, de la production primaire et des vitesses de dégradation propres à chaque site et période considérés. En l'absence d'éléments de réponse à ce stade, la validité éventuelle de cette hypothèse sera discutée ultérieurement.

I.4.3.2. Couplage pelagos-benthos

Les variations saisonnières étant souvent masquées dans les paramètres sédimentologiques, la variabilité spatiale entre les sites ateliers sera discutée en terme de caractéristiques moyennes des années 1999-2000. Seule les trois premiers centimètres du sédiment seront utilisés ici afin de refléter l'influence directe du pelagos. Les différences observées au niveau des sédiments doivent être exprimées par unité de surface (Tableau I-8) et volumique (Tableau I-9) pour être comparées aux différences observées dans les eaux de fond.

Tableau I-8 : Caractéristiques moyennes des trois premiers centimètres du sédiment des sites ateliers en 1999-2000. Le poids de sédiment, brut ou utilisé dans les rapports, est un poids sec.

Paramètre/unité		KE	CA	RO
Sédiment	poids tranche (g.PS)	70,0±13,2	45,3±8,3	93,0±17,5
	densité (g.PS.l^{-1})	643±121	416±76	854±160
Matière organique	taux (%=cg.g^{-1})	6,01±0,99	10,66±2,40	4,57±1,48
	biomasse (kg.m^{-2})	1,17±0,31	1,31±0,29	1,18±0,52
Chlorophylle *a*	taux (µg.g^{-1})	5,39±3,27	1,51±0,66	1,27±0,87
	biomasse (mg.m^{-2})	104,02±55,00	18,27±7,29	32,12±21,42
Phéophytine *a*	taux (µg.g^{-1})	3,21±2,13	11,41±4,01	3,66±2,23
	biomasse (mg.m^{-2})	60,00±45,39	138,05±37,58	89,41±48,52

La conversion des taux (rapports poids/poids de sédiment) en terme de biomasse par m^2, si elle confirme les différences observées précédemment, apporte des nuances dans leurs ampleurs liées à une densité variable des sédiments. Ainsi, le sédiment de RO présente la densité la plus forte, témoignant d'un sable hétérogène relativement compact, malgré sa porosité (*cf.* densité du sédiment inférieure à la densité de l'eau, soit *c.a.* 1000 g.l^{-1}). Le sédiment de KE a une densité moindre car sa surface inclut beaucoup de brins de maërl. Le sédiment de CA, bien que caractérisé comme un sable envasé à débris coquilliers, a la densité la plus faible. Cela peut s'expliquer par une faible compacité, ainsi qu'une nature éventuellement plus calcaire des grains (débris coquilliers). Les tests statistiques (Kolmogorov-Smirnov et Mann-Whitney ; seuil 5%) ne révèlent alors plus de différences significatives dans les biomasses par m² de matière organique du sédiment entre les sites, bien que cette valeur reste supérieure dans le sédiment de CA. Pour les pigments, les différences inter-sites observées aux paragraphes précédents restent vraies et significatives. La seule nuance est une biomasse chlorophyllienne par m^2 significativement supérieure à RO par rapport à CA, alors que les taux par gramme de sédiment sec n'étaient pas significativement différents (KE gardant le taux et la biomasse par m^2 les plus forts). La biomasse phéophytique par m^2, comme le taux, est significativement supérieure à CA et non significativement différente entre RO et KE.

Tableau I-9 : Caractéristiques moyennes (masses volumiques) des trois premiers centimètres de sédiment des sites ateliers en 1999-2000 et de l'eau de fond. La matière organique de l'eau de fond correspond à l'intégration pour chaque année de la concentration en M.O.P. du 18/02 au 01/02. Les pigments de l'eau de fond correspondent à l'intégration de leurs concentrations du 15/02 au 03/11.

Paramètre/compartiment (date)		KE	CA	RO
matière organique ($g.l^{-1}$)	sédiment (1999-2000)	38,84±10,31	43,68±9,73	39,29±17,25
	eau de fond (1999)	0,556	0,494	0,514
	eau de fond (2000)	-	-	0,595
	coefficient [sédiment]/[eau de fond]	70	88	76-66
chlorophylle *a* ($mg.l^{-1}$)	sédiment (1999-2000)	3,47±1,83	0,61±0,24	1,07±0,71
	eau de fond (1999)	0,690	0,454	0,504
	eau de fond (2000)	-	-	0,395
	coefficient [sédiment]/[eau de fond]	5,03	1,34	2,12-2,71
phéophytine *a* ($mg.l^{-1}$)	sédiment (1999-2000)	2,00±1,51	4,60±1,25	2,98±1,62
	eau de fond (1999)	0,393	0,245	0,360
	eau de fond (2000)	-	-	0,406
	coefficient [sédiment]/[eau de fond]	5,09	18,78	8,28-7,34

Les biomasses sédimentaires exprimées en masses volumiques (Tableau I-9) permettent une comparaison directe avec les biomasses intégrées des eaux de fond. Le caractère intégrateur du sédiment est mis en évidence par ses plus fortes valeurs. Le contenu en matière organique est 66 à 88 fois plus important dans les sédiments que dans la M.O.P. des eaux de fond intégrée sur l'année. La variabilité spatiale, si elle est faible dans les deux compartiments, révèle cependant une biomasse en matière organique plus forte (bien que non significative en masse volumique) dans les sédiments de CA, alors que ce site présente les plus faibles apports cumulés pélagiques en M.O.P. Cette forte concentration en matière organique pourrait alors être due à la biodéposition des crépidules, présentes en fortes densités sur ce site. L'augmentation à RO des concentrations en M.O.P. (et M.E.S.) de l'eau de fond à l'automne 2000, ne se répercute pas sur les concentrations en matière organique du sédiment.

La concentration en chlorophylle *a* dans le sédiment et dans l'eau de fond est la plus forte à KE. Ceci est à relier à la faible profondeur de ce site. Toutefois, les périodes de fortes concentrations sont différentes : au printemps-été dans l'eau de fond et en hiver dans le sédiment. La forte concentration hivernale dans le sédiment, déjà mentionnée, était éventuellement liée au maërl et/ou à un biais lors de l'extraction (*cf.* I.4.3.1) et ne signifierait alors pas pour autant une disponibilité en pigments chlorophylliens, pour les consommateurs primaires, supérieure à cette période. La faible différence entre les biomasses chlorophylliennes dans le sédiment et dans l'eau de fond à RO et CA témoigne d'une dégradation rapide du matériel frais sédimenté ou d'une exportation (par filtration/broutage) dans le compartiment biologique.

La concentration en phéophytine *a* dans le sédiment est la plus forte à CA, alors que ce site présente la plus faible biomasse phéophytique intégrée dans l'eau de fond (avec un coefficient [sédiment]/[eau de fond] de 18,8). Ce résultat confirmerait l'exportation massive de la production primaire vers le compartiment sédimentaire, évoquée au paragraphe I.3.2.5.1. Ce phénomène, compte tenu de l'absence de conditions hydrodynamiques favorisantes particulières, s'expliquerait par l'activité trophique des suspensivores (filtration et biodéposition) et notamment des crépidules en fortes densités sur ce site. Ainsi, la filtration de l'eau de fond piègerait le matériel pélagique ou benthique issu de la production primaire dans le sédiment, *via* le compartiment biologique. Cette hypothèse, également confortée par une légère augmentation de la fraction organique du sédiment, devrait être vérifiée par des mesures de biomasses, de flux et d'activité de filtration *in situ*. Le même phénomène est observé à RO, dans une moindre mesure (coefficient proche de 8), alors que la concentration sédimentaire en phéophytine à KE peut être expliquée par l'importance du matériel frais (chlorophylle *a*) produit au fond.

Par ailleurs, l'augmentation singulière de la concentration sédimentaire en phéophytine à RO à l'automne 2000 pourrait s'expliquer par l'apport de matériel extérieur. Ainsi, les apports en particules fines (*cf*. I.3.3.1), à forte teneur organique, associés à une augmentation des concentrations en pigments dégradés, pourraient caractériser un matériel sédimentaire plutôt qu'un apport des rivières. On peut donc émettre l'hypothèse d'un apport de particules fines à RO à l'automne 2000, issues principalement de la remise en suspension d'autres sites plus exposés, en raison des conditions climatiques exceptionnelles à cette période (tempêtes) et/ou de l'activité de pêche (arts traînants). Cependant, on ne peut exclure un événement (sédimentation de matières en suspension) ponctuel et/ou local précédant l'échantillonnage et induisant cette augmentation observée sur cette seule date mais sur tous les réplicats.

I.5. CONCLUSIONS

Ce chapitre a permis de caractériser les paramètres environnementaux (météorologie, hydrologie et sédimentologie) et leur dynamique en 1999 (sur trois sites) et en 2000 (sur un site représentatif des conditions hydrologiques générales) grâce à un suivi encore jamais entrepris en rade de Brest sur une telle durée et à une telle fréquence. La revue et la synthèse des études et données météorologiques, physico-chimiques et hydrobiologiques sur 30 ans a aussi permis de décrire l'évolution à long terme de cet environnement et de replacer les deux années d'étude dans ce cadre :

Traits principaux de l'évolution à long terme (1970 - 2000) de la rade de Brest :

- **Augmentation des concentrations moyennes en nitrates** par les apports en eaux douces issues des bassins versants, sièges d'intenses ***activités agricoles et d'élevages***.
- **Reminéralisation de plus en plus efficace de la silice biogénique** depuis le sédiment, liée à une action supposée de plus en plus importante des ***suspensivores benthiques*** (notamment de la crépidule) dans le couplage pelagos-benthos.

Ces deux tendances majeures, soulignées par les études antérieures et confirmées par les résultats de cette étude, ont conduit à un **étalement progressif de la production primaire phytoplanctonique** favorisant les efflorescences estivales. La synthèse de l'ensemble des données dans ce chapitre a en outre permis de préciser que cet étalement progressif coïncide avec une **biomasse fraîche annuelle cumulée (chlorophylle *a*) relativement stable**, mais une **biomasse dégradée annuelle cumulée (phéophytine *a*) qui augmente** au cours des 30 dernières années. Ce résultat pourrait confirmer l'importance de la ***"pompe biologique", et notamment des suspensivores benthiques*** en terme de couplage pelagos-benthos.

Par ailleurs, une tendance a une **augmentation de la fréquence des efflorescences secondaires dominées par des dinoflagellés** (non siliceux) est observée depuis les années 1990, dans le contexte d'un rapport Si/N fort et de rapports N/P et Si/P de moins en moins faibles en période estivale. L'hypothèse d'une ***(co-) limitation de plus en plus importante par les phosphates à cette période*** est avancée dans cette étude, en lien avec un ***traitement des effluents urbains de plus en plus efficace*** et modulé par les ***apports printaniers des bassins versants***, sans qu'il soit possible de conclure.

En outre, les analyses sédimentologiques sur les sites ateliers montrent des différences importantes entre les sites en terme de couplage pelagos-benthos :

Le site CA présente un **taux de matières organiques fort, un déficit en chlorophylle *a* et un excédant en phéophytine *a* dans le sédiment** par rapport aux apports cumulés de l'eau de fond. Le site RO présente les mêmes tendances, avec une amplitude moindre alors que la concentration en phéophytine *a* à KE peut être liée à l'importance du matériel frais (chlorophylle *a*) au fond. Ces résultats témoignerait de ***l'exportation importante de la production primaire pélagique vers le compartiment sédimentaire par la "pompe biologique" (via les activités de filtration et de biodéposition des suspensivores benthiques)*** et notamment par les crépidules, très abondantes sur les sites CA et RO.

L'évolution hydrologique à long terme de la rade de Brest appréhendée dans ce chapitre met en évidence l'importance des impacts anthropiques (pollutions issues des bassins versants, traitement des eaux, introduction d'espèces invasives) et du couplage pelagos-benthos dans le fonctionnement global de l'écosystème au cours des 30 dernières années. Le rôle majeur des suspensivores (et notamment de la crépidule, dominant par ses biomasses) montre la nécessité d'étudier le benthos (et particulièrement la crépidule) pour comprendre ce fonctionnement avant d'envisager une gestion durable de la rade.

- CHAPITRE II -

DYNAMIQUE DE PROLIFERATION DE LA CREPIDULE EN RADE DE BREST

Chapitre II. DYNAMIQUE DE PROLIFERATION DE LA CREPIDULE EN RADE DE BREST

II.1. INTRODUCTION

II.1.1. Biogéographie et évolution de l'aire de répartition de la crépidule

La présence de la crépidule sur de nombreux types de sédiments (Barnes *et al*., 1973 ; Chauvaud, 1998) suggère que l'espèce possède une niche écologique (au sens de Hutchinson, 1958) dont le volume est grand. Si la tolérance de l'espèce aux fluctuations des paramètres du milieu et aux caractéristiques édaphiques lui permet de coloniser de nouveaux sédiments, sa prolifération, faisant suite à l'installation de quelques individus, serait catalysée par la crépidule elle-même, tant au niveau des supports disponibles que des modifications engendrées au niveau du sédiment (envasement et stabilisation). Sa tolérance aux fluctuations des paramètres hydrologiques (salinité, température, charge particulaire) est également importante puisque la crépidule peut s'implanter en milieu estuarien et marin, de la zone intertidale à -30 m. Un individu isolé a été trouvé à une profondeur record de 80 mètres au nord de l'île de Sein (Raffin, 2003). La crépidule peut survivre émergée, sans avoir recours à l'anaérobiose, grâce à des échanges gazeux aériens (Newell et Koefoed, 1977). Un individu a ainsi survécu sur un plateau humide pendant 10 jours à 4°C (cette étude, observation personnelle).

II.1.1.1. Origine et historique de la prolifération

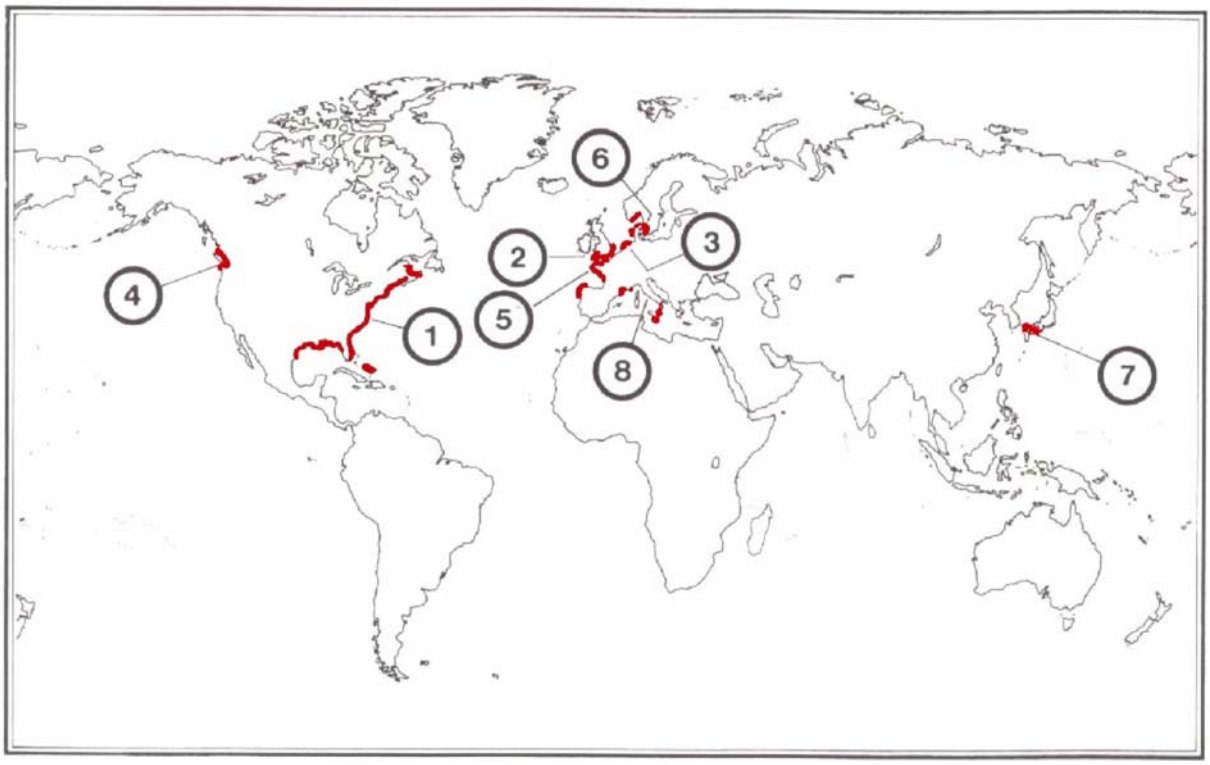


Figure II-1 : Distribution de Crepidula fornicata dans le monde et étapes de son invasion (Blanchard, 1997a).
1 : originaire de la côte basse du Canada jusqu'au Golfe du Mexique.
2 : côte est de l'Angleterre (années 1880).
3 : Belgique, Allemagne, Pays-Bas (années 1910).
4 : côte nord-ouest des Etats-Unis (années 1930).
5 : sud de l'Angleterre et France (années 1940).
6 : Danemark, Suède, Norvège (années 1950).
7 : Japon (années 1970).
8 : Espagne et zones méditerranéennes (années 1970).

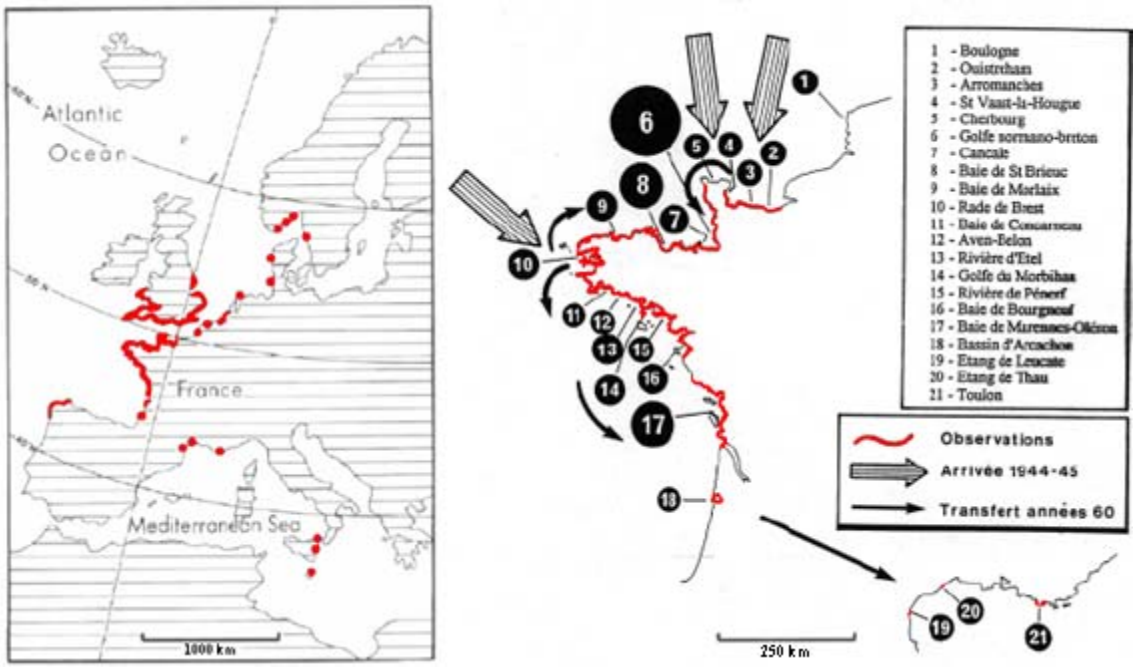


Figure II-2 : Répartition européenne et dynamique de colonisation sur le littoral français (Blanchard, 1995).

L'historique et les conséquences de la prolifération de la crépidule en Europe ont été résumés par Blanchard (1995, 1997a ; Figure II-1 et Figure II-2). Originaire de la côte est des États-Unis, la crépidule apparaît en Europe pour la première fois en 1872, en baie de Liverpool (Mac Millan, 1938) après l'importation d'huîtres contaminées (*Crassostrea virginica*). Son extension sur les côtes anglaises s'est poursuivie progressivement. Les côtes de Belgique sont atteintes en 1911 et la Suède est atteinte avant 1950. Les côtes françaises résistent un temps à cette invasion grâce à une interdiction d'importation de coquillages. Un décret du 30 décembre 1932 faisait même obligation aux pêcheurs et aux conchyliculteurs de détruire la crépidule (Marteil, 1965). En 1949, la crépidule est signalée en rade de Brest et à Hermanville (importations ostréicoles clandestines ou coques des navires alliés?). En 1961, elle est signalée à Wimereux et Boulogne (Polk, 1962) et en baie de Bourgneuf en 1963. Dans les années 70, elle est signalée en plusieurs points de la côte Atlantique et de la Manche (baie de Seine, Morbihan, Oléron, Arcachon). En 1974, elle est observée pour la première fois en baie de Saint-Brieuc dans les parcs ostréicoles ; en 1978, 10% des coquilles Saint-Jacques étaient contaminées (Dupouy et Latrouite, 1979). Son apparition a été également signalée sur la côte ouest des Etats-Unis, au Japon, aux Caraïbes et sur les côtes uruguayennes (Blanchard, 1997a), démontrant ainsi les énormes capacités d'adaptation de cette espèce.

II.1.1.2. Etat en 1995 de la prolifération de la crépidule en rade de Brest

L'introduction de cette espèce en rade de Brest résulterait soit *(i)* de l'intense trafic de navires en provenance de la côte Est des Etats-Unis (Cole, 1952) et des pays du nord de l'Europe (Blanchard, 1995) durant les années 1945-1946, soit *(ii)* des tentatives infructueuses d'implantation de l'huître américaine, *Crassostrea virginica*, en rade (Zibrowius, 1994). Contrairement au golfe normano-breton, la prolifération de l'espèce s'est faite très progressivement en rade. D'abord implantée au fond de la rade, elle s'est propagée ensuite pour coloniser plus ou moins fortement une grande partie de la rade (Marteil, 1965). En 1978, Coum (1979) montrait que la crépidule colonisait de manière sensible (> 50 ind.m^{-2}) le fond du bassin sud, la baie de Daoulas, les embouchures de l'Aulne et de l'Elorn et quelques îlots plus profonds du chenal de l'Aulne. Coum notait également l'absence de crépidules dans le chenal de l'Aulne et la présence de l'espèce en zone intertidale dans la baie de Daoulas et dans l'embouchure de l'Aulne. La crépidule aurait ainsi colonisé au moins 45 km^2 entre 1950 et 1978, et un peu moins de 45 km^2 entre 1978 et 1995 (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000). Il y aurait donc une accélération du processus de colonisation soulignée par le fait que les densités maximales sont passées de 500 à 1300 ind.m^{-2} entre 1978 et 1995.

Cependant, parmi les sites déjà colonisés en 1978, trois évolutions différentes sont observées :

1. Les grandes colonies (50 à 100 chaînes.m^{-2}) dénombrées en zone intertidale dans la baie de Daoulas en 1978 n'ont pas été observées en 1995. Plus généralement, un recul net de l'espèce est noté dans les zones peu profondes du bassin sud. De plus, les secteurs à plus fortes densités en 1978 correspondaient à des zones à faible densité en 1995. De façon générale et pour l'ensemble de la rade de Brest, la crépidule s'est éloignée du trait de côte depuis 20 ans ;

2. Certains secteurs déjà colonisés en 1978 présentaient des densités en crépidules inchangées en 1995 (baie de Daoulas, banc de Doubidy, banc de Loumergat) ;

3. Les bancs à forte densité de crépidules situés en deçà de l'isobathe des 10 m en 1978 (Sud du Bindy, Pointe de Lanvéoc et Anse du Poulmic) présentaient des densité accrues en 1995, avec les plus fortes densités (> 500 ind.m^{-2}) observées dans l'Anse du Poulmic et le long du chenal de l'Aulne et de Roscanvel.

Il est donc clair que l'aire de répartition, l'abondance totale et la biomasse totale des crépidules ont considérablement augmenté en rade de Brest entre 1978 et 1995, alors que l'espèce est descendue en profondeur.

En 1989, la crépidule était présente dans deux strates principales : la strate des vasières mixtes où les crépidules étaient réparties en agrégats de quelques mètres carrés et de densité moyenne (100-500 ind.m^{-2}) et la strate à crépidules constituée de bancs très denses (1000-3000 ind. m^{-2}) couvrant la totalité du sédiment (Hily, 1989). L'ensemble du chenal de l'Aulne était colonisé, à l'exception des vases du fond du chenal. Le chenal de Roscanvel présentait localement des densités importantes (100-500 ind.m^{-2}), sans que l'anse de Roscanvel soit fortement colonisée. Un cordon de crépidules s'étendait, à la sortie de l'anse de l'Auberlac'h, de la pointe de Doubidy au sud-est de la pointe de l'Armorique. En 1995, la crépidule est présente sur la plus grande partie des fonds de la rade. Dans la strate à crépidules (CR), l'espèce domine le peuplement benthique et contribue en moyenne à 70 % de l'abondance totale du mégabenthos et à 97 % de la biomasse totale (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al.*, soumis). Les plus fortes densités se trouvent sur les pentes du chenal de l'Aulne, comme en 1989, mais également le long de ce chenal, à la pointe de Lanvéoc, dans l'anse de Roscanvel et dans l'anse de Pen ar Vir. Il est peu probable que la répartition actuelle de *C. fornicata* corresponde à un état stable de la population. La structure d'âge des individus de l'anse de Roscanvel montre que la faible densité observée sur cette zone ne serait pas imputable à une mortalité différentielle des adultes. Les déplacements des individus étant

mineurs après la fixation post-larvaire (Mac Gee et Targett, 1989), il est donc probable que les faibles densités résultent d'une installation tardive d'individus pionniers sur cette zone.

Les résultats de Marteil (1965), Coum (1979), Hily (1989) et Chauvaud (1998) sur la localisation des groupes d'âge dominants et des recrutements successifs lors des dix dernières années, permettent de proposer un scénario de la prolifération de la crépidule en rade de Brest (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al.*, soumis) : *C. fornicata* a colonisé initialement des sites intertidaux ou peu profonds (< 5m), vaseux, et situés en fond de rade. Ce secteur se caractérise par un faible hydrodynamisme (fonds de sables vaseux et de maërl mixte envasé). Globalement, ces sédiments accueillent aujourd'hui une faible proportion de la population de crépidules, sans que cette régression ne soit aisément interprétable (changements climatiques, pollution, interactions biotiques ?). L'espèce a ensuite colonisé des sédiments vaseux plus profonds (10m), puis des sédiments plus grossiers, pour arriver à la répartition contemporaine. Un "glissement" de l'espèce, principalement d'est en ouest et en profondeur (jusqu'à 30 m) est constaté. Contrairement à la baie de Saint-Brieuc où la prolifération a été rapide et massive depuis sa première observation en 1974 (250 000 tonnes PF en 1993 ; Hamon et Blanchard, 1994), la colonisation progressive des fonds de la rade pourrait résulter de facteurs biotiques (prédation, compétition) et/ou abiotiques (substrat, hydrodynamisme, dispersion par les activités de pêche) limitant la prolifération (Thouzeau *et al.*, 2000) :

- Absence d'adultes conspécifiques pour le recrutement: *Crepidula fornicata* présente une distribution contagieuse liée à une fixation post-larvaire grégaire (Hoagland, 1978 ; Peterson, 1983 ; Lima et Pechenik, 1985). En accord avec Barnes *et al.* (1973) et Mac Gee et Targett (1989), la répartition en rade en 1995 montre qu'il n'y a pas de recrutement massif en l'absence d'individus adultes. Les rares sites faisant exception sont toujours proches de sites déjà colonisés. Toutefois, la présence d'individus adultes conspécifiques et du film microbien qui leur est associé (Pechenik, 1980 ; Mac Gee et Targett,1989 ; Pechenik et Gee, 1993) ne serait pas obligatoire, puisque pratiquement tous les types de sédiment sont colonisés (avec une intensité plus ou moins forte) en 1995. Mac Gee et Targett (1989) montrent que si la métamorphose des larves de crépidules et le recrutement sont conditionnés par la présence d'adultes, ces larves peuvent utiliser d'autres stimuli pour sélectionner un habitat et y survivre. Les travaux de Chauvaud (1998) montrent que *C. fornicata* serait capable de s'établir sur un grand nombre de substrats solides en abandonnant son comportement grégaire, afin de coloniser de nouvelles zones. Ainsi, à partir de zones d'ensemencement localisées en fond de rade et dans une petite partie du chenal de Roscanvel,

la crépidule s'est propagée de proche en proche, en colonisant d'abord les sédiments envasés dont les structures solides sont d'architecture simple et peu rugueuse.

- Substrat: la crépidule colonise les substrats durs (coquilles de bivalves morts ou vivants, cailloutis, galets...), en accord avec Hoagland (1978) et Mac Gee et Targett (1989), et ne semble pas inféodée aux sédiments vaseux, même si l'espèce est plutôt affine des eaux calmes à forte sédimentation. Si la profondeur et l'hydrodynamisme rendent les bancs de maërl pur (MA) potentiellement colonisables, le phénomène y est néanmoins très lent. Le maërl serait d'architecture trop complexe pour permettre une installation rapide des crépidules, ce que confirme les faibles densités d'adultes à l'automne 1996 (Grall, 2002), et ce malgré un recrutement conséquent (> 200 ind.m^{-2}) depuis 1992. Cependant, la strate MA présente ponctuellement des crépidules fixées sur des débris coquilliers, ce qui laisse supposer que le maërl sera colonisé progressivement, comme en baie de St-Brieuc (Thouzeau, 1989 ; Thouzeau et Hamon, 1992). Les fonds à maërl mixte, contenant plus de particules fines et de débris coquilliers que le maërl pur, étaient plus fortement colonisés que le maërl pur en 1995, confirmant ainsi les résultats de Hily et Le Foll (1990). Ces auteurs ont montré que l'abondance du recrutement de *Chlamys varia* sur les bancs de maërl du bassin sud de la rade de Brest dépendait de la quantité de supports disponibles et donc des conditions météorologiques puisque les fortes houles sont capables, sur ces zones peu profondes, de déplacer l'ensemble des substrats disponibles vers la zone intertidale. Il est probable que la crépidule rencontre les mêmes difficultés que le pétoncle noir pour s'installer sur ces fonds. L'instabilité du substrat expliquerait *pro parte* la présence de bancs de crépidules en contrebas des bancs de maërl. L'importance du substrat dans la dynamique de colonisation est de nouveau évidente dans la strate à vases pures (VA) pour laquelle l'absence de supports de fixation empêche tout recrutement. Cependant, cette limitation est très localisée car ce type de fond correspond à des surfaces peu importantes en rade de Brest (hors zone portuaire). Dans l'embouchure de la rivière Pataguanset (Connecticut, USA), la densité de *C. fornicata* serait fortement corrélée au pourcentage de recouvrement du sédiment par des structures solides (Loomis et Van Nieuwenhuyze, 1985). Driscoll (1967) remarquait déjà, dans la Baie de Buzzards (Massachussetts), que les plus fortes densités de crépidules étaient associées à des sédiments contenant de nombreux débris coquilliers.

Il a également été noté, en accord avec Le Gall (1980), que les substrats rugueux irréguliers (*e.g*. débris ou roches colonisées par des Serpulidés, valves de *Chlamys varia* et *Venus verrucosa*) ne présentaient que rarement des crépidules en phorésie. La présence de substrats potentiellement colonisables par *C. fornicata* n'est pas pour autant synonyme

d'installation massive : les cailloutis de la rade de Brest ne présentent pas de crépidules en fortes densités et des expérimentations de captage post-larvaire sur des collecteurs artificiels ont montré que les rendements de captage obtenus sur des plaques de grès disposées près du fond variaient fortement (rapport 1 à 40) suivant les sites (Chauvaud *et al.*, 1996). Les conditions environnementales semblent donc également conditionner la métamorphose et/ou la survie post-larvaire. En rade de Brest, les fonds à cailloutis présentent, comme au nord de l'île de Wight (Barnes *et al*., 1973), une richesse spécifique de la mégafaune et une densité en crépidules faibles. Les fortes densités de juvéniles de *Pecten maximus* sur ces fonds les désignent comme potentiellement favorables au semis des juvéniles produits à l'écloserie du Tinduff dans le cadre de la gestion de la pêcherie de coquilles Saint-Jacques de la rade de Brest.

- Hydrodynamisme et profondeur: l'espèce semble montrer une préférence pour les sédiments envasés à faible hydrodynamisme, peu profonds (< 35 m environ), ce que confirme la chronologie de la colonisation et l'absence systématique de crépidules sur les fonds les plus exposés aux courants de marée. Hamon et Blanchard (1994) en baie de Saint-Brieuc et Barnes *et al*. (1973) sur les côtes anglaises concluaient également à une faible densité de crépidules au-delà de 30 m et à une absence de fixation en certains secteurs due à des courants trop importants. En baie de Saint-Brieuc, dans les secteurs exposés, les crépidules restent confinées dans le creux de dépressions à l'abri des courants, avec une implantation massive dans les secteurs à forte sédimentation et faibles courants de marées.

En terme de dispersion future, la plupart des substrats de la rade semblent colonisables par la crépidule à l'exception du Centre Rade, du goulet et des zones rocheuses ou à cailloutis, en raison de l'hydrodynamisme. Tous les stades de colonisation, décrits par Hamon et Blanchard (1994) comme les étapes d'une constante évolution, se retrouvent en rade de Brest et il est certain que la répartition actuelle de la crépidule n'est pas figée. Seul l'hydrodynamisme semble pouvoir limiter l'extension de l'espèce. A terme, les fonds à cailloutis du Centre Rade, les sables propres de la Cormorandière et de Sainte-Anne et les zones rocheuses sous forte contrainte hydrodynamique devraient constituer les seules zones épargnées par la prolifération. Les limites de répartition à moyen terme de *Crepidula fornicata* en rade de Brest semblent conditionnées par l'hydrodynamisme et la profondeur, alors que la disponibilité en substrats pour la fixation serait un facteur limitant de la prolifération mais non suffisant pour l'interdire. L'installation initiale de *C. fornicata* s'est faite en des zones abritées à faible hydrodynamisme. L'extension de la zone de colonisation s'opèrerait grâce à une tolérance élevée de l'espèce aux facteurs physiques, selon des

gradients combinés d'hydrodynamisme, de profondeur (croissants) et de disponibilité en substrats (décroissant), et grâce à la dispersion engendrée par le rejet à la mer des crépidules pêchées dans les dragues. Ces facteurs de dispersion demandent à être validés.

II.1.2. Biologie

II.1.2.1. Systématique

Crepidula fornicata (Linnaeus, 1758)

Embranchement : Mollusques

Classe : Gastéropodes

Sous-classe : Prosobranches

Ordre : Mésogastéropodes

Super-famille : *Calyptraeidea*

Famille : *Calyptraeidae*

II.1.2.2. Dynamique de population

Les caractéristiques particulières et originales de la crépidule en ont fait le sujet de nombreux travaux. Ceux de Orton (1922), Coe (1936, 1942, 1953) et Gould (1971) ont décrit l'hermaphrodisme protandre de cette espèce et sa sexualité originale. Au cours de sa vie, la crépidule est d'abord mâle, puis passe par un stade de transition avant de devenir définitivement une femelle fonctionnelle (Figure II-3). Les individus peuvent être isolés mais les jeunes ont tendance à se superposer aux adultes et s'y fixer pour former une chaîne après plusieurs générations. Cette structure peut présenter alors, du sommet vers la base, les différents stades du développement sexuel et des chaînes latérales peuvent se constituer et complexifier cette agrégation. Les individus les plus petits (au sommet) sont juvéniles ou mâles, les individus au centre de la chaîne peuvent être mâles ou en transition sexuelle et les femelles mâtures, à l'origine de la chaîne principale, en constituent la base.

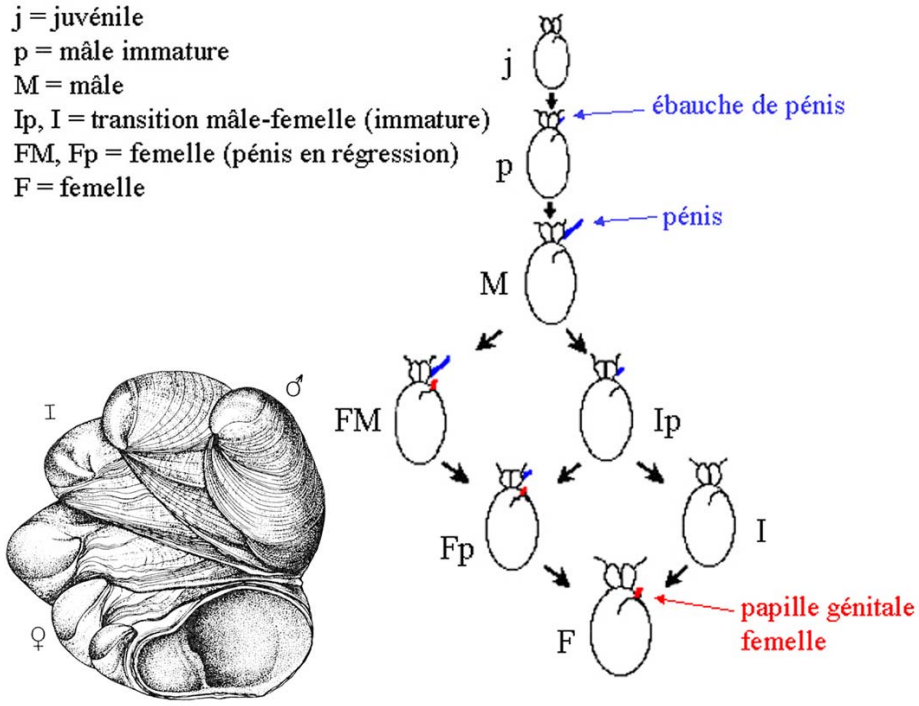


Figure II-3 : Stades successifs de la maturation et de la différenciation sexuelle de la crépidule (critères morphologiques, vue dorsale sans les viscères et la coquille, échelles arbitraires) et positions les plus fréquentes dans une chaîne libre (d'après Hoagland, 1978).

Les modalités du changement de sexe et l'influence de l'association en chaîne ont été étudiées plus récemment par Lubet et Streiff (1969), Coum (1979), Le Gall (1980), Collin (1995), Blanchard *et al*. (2001) et Sauriau *et al*. (2002). Les fréquences des stades sexuels, et notamment le sex-ratio (M/F), peuvent varier pour une population en fonction de multiples facteurs. Ainsi, les périodes de recrutement contribuent à augmenter la proportion d'individus immatures (j et p) en été et à l'automne et leur maturation pendant l'hiver augmente la proportion de jeunes mâles jusqu'au printemps suivant. Coum (1979) attribue un changement du sex-ratio en hiver à une forte mortalité des femelles pendant cette saison, et observe une transition de mâle à femelle toute l'année. D'autre part, Le Gall *et al.* (1974, 1978), Le Gall (1976, 1980), Le Gall (1981), Martin (1985) et Feral *et al*. (1987) ont mis en évidence un contrôle hormonal de la différenciation et de la maturation sexuelles des individus par les ganglions pédieux et cérébro-pleuraux *via* les tentacules. Le type d'association (isolé, en chaîne) conditionne alors une influence variable de ces facteurs morphogénétiques en fonction de la position et conduit à un retard ou une précocité de la différenciation sexuelle selon les cas. Le Gall (1980) remarquait qu'en élevage, et quel que soit le type d'association, les stades sexuels des crépidules d'une même cohorte ont tendance à s'équilibrer et le sex-ratio tend alors vers 1/1. La transition du stade mâle au stade femelle s'accompagne dans ces conditions d'une augmentation du taux de croissance. D'une manière générale, un sex-ratio équilibré (M/F = 1)

témoigne d'une population établie et vieillissante, alors qu'une forte proportion de mâles est le signe d'une population récente, en pleine évolution (Wilczinski, 1958 ; Hoagland, 1978 ; Blanchard *et al*., 2001).

La fécondation est interne et l'alignement des bords antérieurs droits dans la chaîne minimise, pour les mâles, la distance à l'orifice génital des femelles. Les femelles peuvent être fécondées par plusieurs mâles, appartenant ou non à la chaîne, et stocker le sperme (Gaffney et Mac Gee, 1992). L'embryologie de cette espèce a été décrite par Conklin dès 1897. Les œufs sont pondus et incubés par la femelle pendant trois semaines à un mois dans des sacs ovigères (oothèques) fixés au support (Chipperfield, 1951). Tous les œufs ont une maturation synchrone pour une même femelle incubante. Leur éclosion libère des larves véligères (350 à 700 µm) qui débutent alors une phase pélagique planctonophage de 3 semaines à 1 mois (Coum, 1979 ; Le Gall, 1980, Pechenik, 1990). Ce délai leur confère une dispersion géographique potentiellement importante. La métamorphose de ces larves peut être favorisée par des variations de température (Lucas et Costlow, 1979), une limitation en nourriture (Pechenik *et al*., 1996a) ou un substrat adéquat comme la présence d'adultes (film microbien et substances dissoutes de la coquille ; Pechenik, 1980 ; Lima et Pechenik, 1985 ; Mac Gee et Target, 1989). La vie benthique débute alors avec une taille proche du millimètre (Pechenik *et al*., 1996b). La mortalité des juvéniles au premier hiver est faible en rade de Brest (Coum, 1979 ; Chauvaud, 1998). Chauvaud et Thouzeau (soumis) observent une meilleure résistance des post-larves et juvéniles de crépidules, par rapport à ceux des pectinidés, aux floraisons estivales toxiques (*Karenia mikimotoi*). Le fort potentiel colonisateur de la crépidule résulterait donc des caractéristiques reproductrices de l'espèce, d'une faible mortalité des premiers stades benthiques, d'une bonne résistance à la variation des conditions environnementales (substrat, hydroclimat et composition des blooms), de l'absence de régulation forte par des prédateurs et d'une grande longévité (estimée à 10 ans ; Coum, 1979 ; Blanchard *et al*., 2001).

II.1.2.3. Alimentation

Le mode d'alimentation a été étudié par Orton (1912a), puis Werner (1951) et Jørgensen (1955). La crépidule est un gastéropode suspensivore. Sa branchie (cténidie) assure à la fois les fonctions de respiration et d'alimentation. Les particules inhalées parcourent la cavité palléale et sont triées en fonction de leur taille puis englobées dans un cordon de mucus. Les particules stockées dans la poche alimentaire ne sont pas consommées et sont englobées de mucus puis évacuées sous forme de pseudofécès par l'ouverture exhalante à

droite de l'animal. Ces pseudofécès peuvent occasionnellement être réingérés quand la nourriture disponible est limitée (Hoagland, 1979 ; Manac'h, 1995). Le cordon muqueux contenant les particules alimentaires est saisi et avalé progressivement au niveau de la bouche. Les palpes labiaux peuvent alors exercer une sélection mécanique (taille) et biochimique (valeur nutritive) à ce niveau chez de nombreux filtreurs (Newell et Jordan, 1983), mais cette fonction n'a pas été étudiée chez *Crepidula fornicata*. La composition exacte du régime trophique de la crépidule est encore inconnue à ce jour. Après avoir parcouru le tractus digestif, les produits digérés sont excrétés sous forme de fécès par l'ouverture exhalante à droite. La crépidule peut réguler son taux de filtration (alimentation/énergie dépensée) pour ajuster son métabolisme à la température extérieure et à la charge en particules (Newell et Koefoed, 1977 ; Le Troadec, 1992 ; Manac'h, 1995).

II.1.3. Approches et problématiques

Le premier objectif de ce chapitre consiste à réactualiser l'aire de répartition de la crépidule en rade de Brest en 2000 et estimer le stock grâce à l'objectivité et la robustesse (estimation de la qualité de l'interpolation) des méthodes géostatistiques. L'étude des structures de tailles permettra d'aborder la variabilité spatiale et la dynamique des structures démographiques de cette population. L'existence de données antérieures (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002) obtenues selon le même protocole (drague quantitative AQUAREVE) permettra d'appliquer ces méthodes pour estimer l'aire de répartition et le stock en 1995 et son évolution depuis cette date. La deuxième partie de ce chapitre s'intéressera à la dynamique de population de cette espèce au travers d'un suivi temporel régulier en 1999 et 2000. L'étude de la reproduction (sex-ratios, déterminisme du recrutement) et de la croissance permettra alors d'affiner la compréhension des mécanismes de régulation de cette espèce en rade de Brest. Enfin, l'étude de l'alimentation, réalisée pour la première fois en rade de Brest, pourra apporter des éléments d'interprétation sur la place de cette espèce dans l'écosystème et permettra de préciser l'influence des paramètres environnementaux sur sa biologie.

II.1.4. Sites et échelles d'études

L'actualisation de l'aire de répartition de la crépidule en 2000 nécessite un échantillonnage couvrant tout l'infralittoral de la rade de Brest. L'ensemble des échantillons a été récolté en 12 jours afin d'éliminer la variabilité temporelle. La compilation et la standardisation des données obtenues en rade selon la même méthode de mars 1995 à mai 1997 (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002) permettent la comparaison avec un état

antérieur, malgré un échantillonnage spatialement moins régulier et plus étendu dans le temps. L'évolution des densités et biomasses des crépidules entre 1995 et 2000 sera étudiée après modélisation spatiale (krigeage) des données ponctuelles pour obtenir une estimation objective et quantitative (valeur, variance) sur l'ensemble de la rade pour chaque année.

L'étude de la dynamique de population, nécessitant un suivi régulier dans le temps, a été menée sur chacun des sites ateliers définis au chapitre précédent (Figure II-4). Ce choix permet d'étudier des crépidules, à l'échelle d'une strate biosédimentaire, dans des conditions environnementales différentes (chacun des trois bassins de la rade ; *cf*. chapitre 1) et de relier ce suivi à celui des paramètres environnementaux réalisé en parallèle. L'étude du recrutement post-larvaire a été menée à RO, site dont le suivi environnemental, représentatif des conditions générales en rade de Brest, couvre toute la période d'étude. D'autre part, ce site connaît une colonisation importante et en pleine évolution par la crépidule, impliquant une forte compétition spatiale avec *Pecten maximus*. Le choix de RO présente également l'avantage de l'existence de données antérieures en ce qui concerne le recrutement post-larvaire, le suivi environnemental et la compétition spatiale *Pecten*/*Crepidula* (Chauvaud, 1998). Ce site a également été retenu pour étudier l'alimentation de la crépidule en 2000.

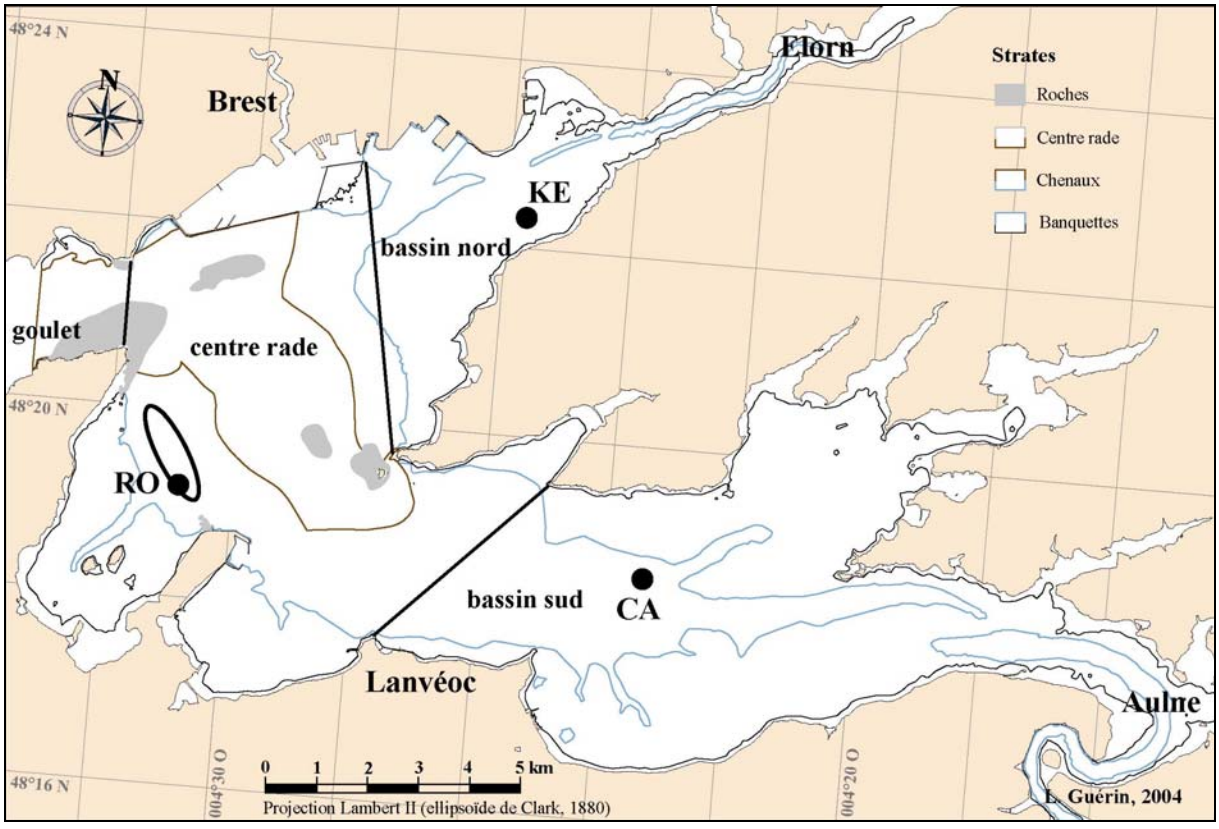


Figure II-4 : Localisation des sites d'échantillonnage. La zone de dragage pour l'étude des crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* est délimitée par un trait noir épais près de RO.

II.2. REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE LA CREPIDULE EN RADE DE BREST

II.2.1. Matériels et méthodes

II.2.1.1. Echantillonnage

La campagne de cartographie des peuplements mégabenthiques de la rade de Brest (CREPIRAD) a été réalisée du 20 au 31 octobre 2000 sur le N.O. *Côtes de la Manche* (INSU/CIRMAT). Des autorisations administratives exceptionnelles ont permis de couvrir des zones habituellement interdites à la pêche et qui n'avaient encore jamais ou rarement été étudiées (axe du goulet, pourtour de l'île Longue, concessions CLPM). Les 187 points échantillonnés ont été choisis en fonction des connaissances du milieu (strates biosédimentaires, données antérieures sur la répartition de la crépidule), de contraintes logistiques (zones accessibles et draguables) et de contraintes mathématiques (modélisation spatiale). Pour cette dernière raison, une stratégie d'échantillonnage systématique a été préférée à un plan aléatoire afin de répartir uniformément l'effort (pour éviter d'avoir des zones sur-informées à côté d'autres sous-informées) et obtenir ainsi des classes de distances entre les points mieux définies. Ces propriétés optimisent l'analyse et la modélisation des structures spatiales (J.M. Guarini, comm. pers.). La surface couverte par les points échantillonnés en 2000 couvre 132 km², soit la quasi totalité de l'infralittoral de la rade (Figure II-5). Les 150 premiers points ont été répartis selon une grille d'échantillonnage de maille un demi (longitude) par un tiers (latitude) de mille nautique (927 x 618 mètres). Dans la mesure du possible, les points dont la position posait des problèmes techniques ont été décalés selon une grille de maille 4 fois plus petite. Pour étudier la variabilité à une échelle plus fine, un échantillonnage plus resserré sur trois "croix" orientées nord-sud et est-ouest a été réalisé dans chacun des sous-bassins de la rade (près des sites ateliers). Le pas d'échantillonnage était alors de 232 (longitude) par 254 (latitude) mètres (un huitième par un douzième de mille nautique). La compilation et la standardisation des données obtenues en rade selon la même méthode de mars 1995 à mai 1997 (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002) permettent la comparaison avec un état antérieur, malgré un échantillonnage spatialement moins régulier et plus étendu dans le temps. Les stations communes échantillonnées en 1995 et 2000 sont définies comme celles appartenant à une même entité sédimentaire et distante de moins de 360 mètres.

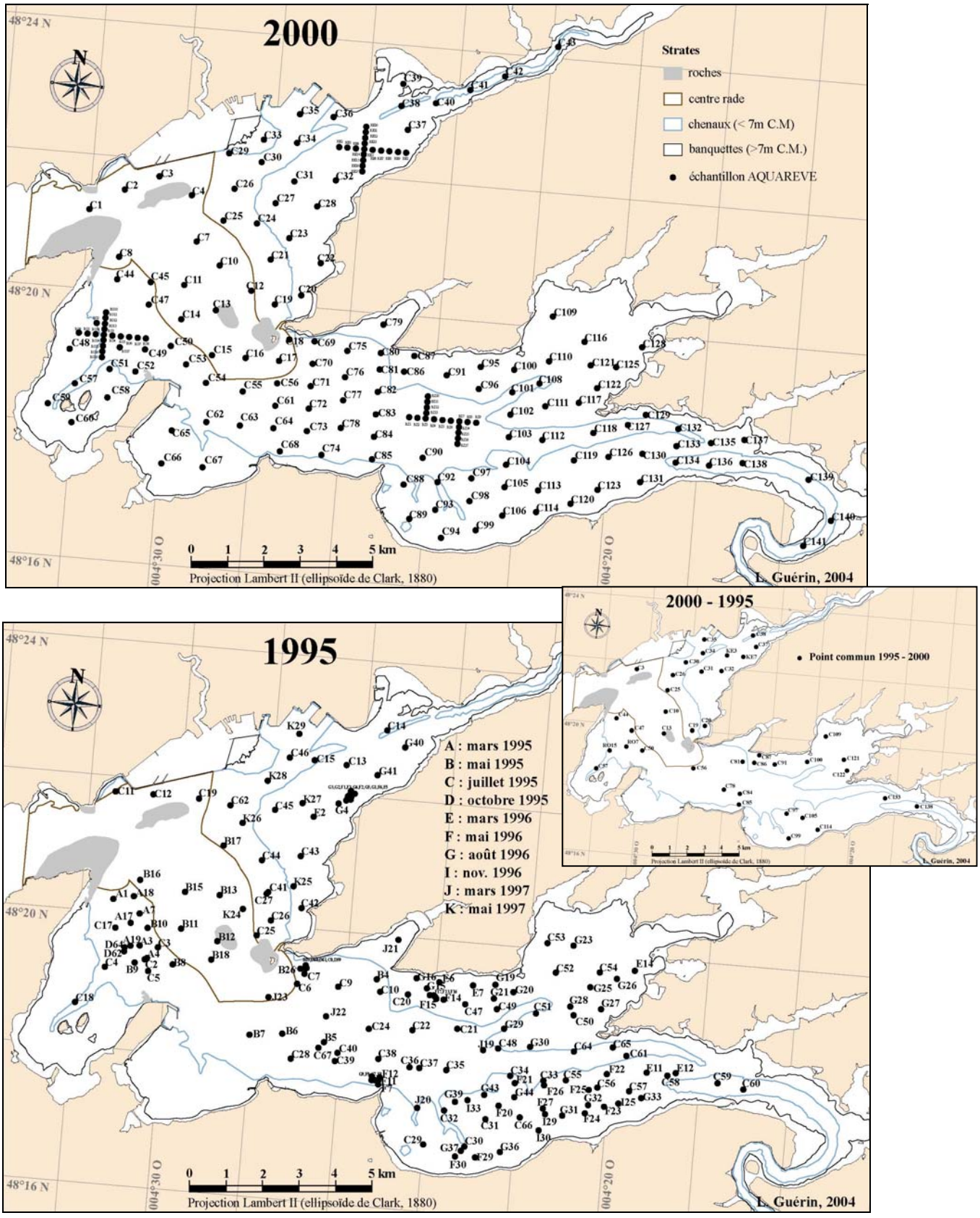


Figure II-5 : Mégafaune, 1995-2000 : Plans d'échantillonnage à la drague quantitative AQUAREVE.

La mégafaune épibenthique a été échantillonnée en chaque point grâce à la drague quantitative AQUAREVE (Figure II-6 ; Thouzeau et Hily, 1986 ; Thouzeau, 1989 ; Thouzeau et Vine, 1991 ; Thouzeau *et al*., 2000 ; Grall, 2002). Le collecteur rigide est perforé de trous circulaires d'un centimètre de diamètre et présente une ouverture de 100 cm de large. Les dents de la lame sont écartées d'un centimètre et pénètrent le sédiment sur une dizaine de centimètres de profondeur. Une caméra fixée sur la drague permet de contrôler en direct l'efficacité du travail de la drague (pénétration du sédiment, taux de remplissage) et permet également, par l'intermédiaire d'une roue odométrique (126 cm de diamètre) visible à l'écran, de déterminer la surface échantillonnée. La longueur maximale du trait est conditionnée par le taux de remplissage et donc la nature du sédiment échantillonné. Les vidéos de l'échantillonnage ont été enregistrées sur magnétoscope pour permettre une vérification *a posteriori* des surfaces échantillonnées et de la nature du fond. Les prélèvements ont été pré-triés à bord sur une table calibreuse (grille perforée de trous circulaires de 1 cm de diamètre) pour noter la nature de la fraction grossière du sédiment et collecter la faune qui a été ensuite formolée (solution formaldéhyde formique à 7%).

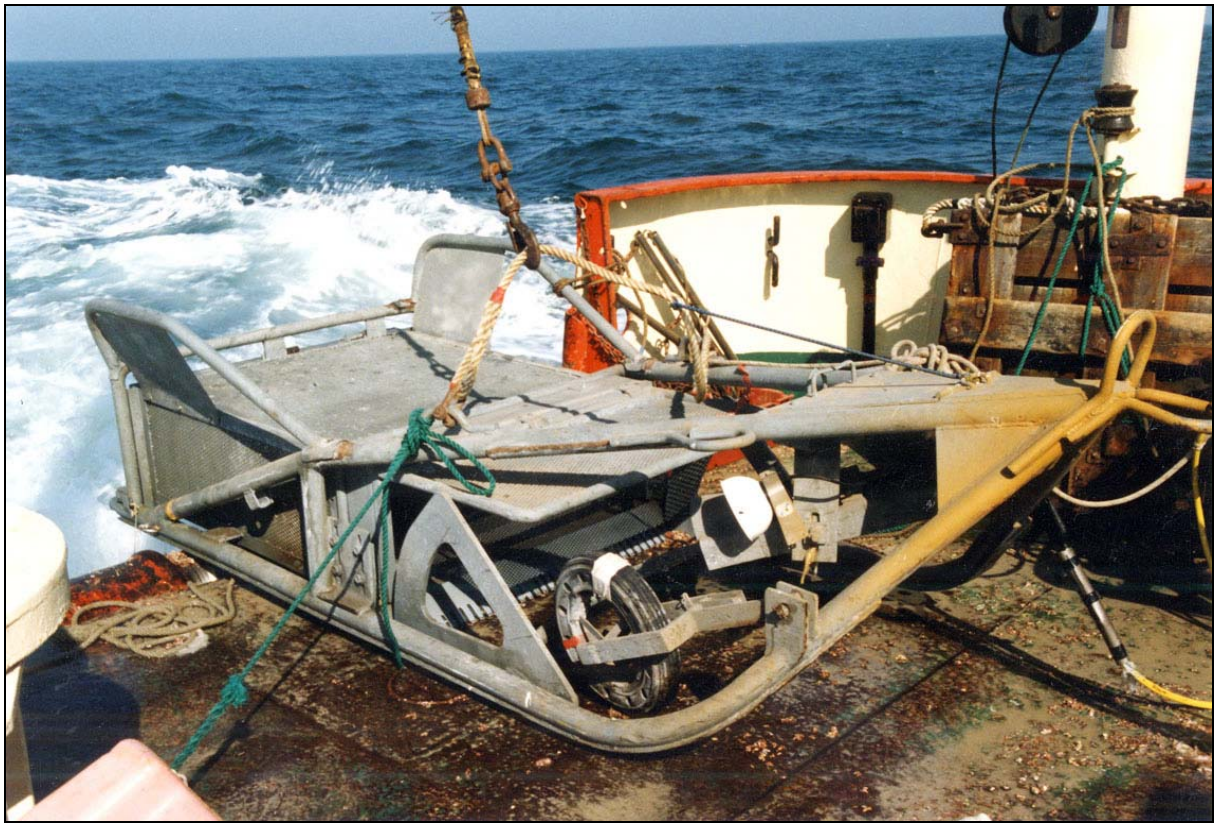


Figure II-6 : Drague quantitative AQUAREVE.

II.2.1.2. Acquisition des données biologiques

Après rinçage pendant 24 heures à l'eau du robinet sur un tamis de 5 mm, toutes les crépidules de la mégafaune (> 1 cm) récoltées pour chaque échantillon ont été comptées. L'ensemble des individus de chaque échantillon a été séché pendant 24 à 48 heures à l'étuve (60°C) et pesé (précision du gramme au dixième de gramme, selon le poids considéré). Plusieurs pesées d'échantillons de crépidules réalisées dans cette étude, avant et après séchage, ont permis d'observer que la biomasse fraîche correspond à 1,5 fois la biomasse sèche (en accord avec Chauvaud, 1998). Ce coefficient, appliqué à l'estimation du stock de biomasse sèche, permet d'estimer le stock de biomasse fraîche correspondant.

Les densités et biomasses de crépidules ont été calculées en rapportant les abondances et poids secs à la surface échantillonnée. Toutes les crépidules collectées ont été mesurées en longueur droite au pied à coulisse (précision ± 1 mm) du sommet au bord opposé de la coquille (*cf*. Figure II-23).

II.2.1.3. Modélisation spatiale des densités et biomasses de crépidules

La modélisation spatiale répond à une préoccupation très basique : reconstituer la distribution, si possible de façon continue, d'un phénomène dont on n'a que des données ponctuelles. Le terme de modélisation spatiale sera réservé ici à l'interpolation des valeurs manquantes d'une variable continue, dans un espace borné, par un modèle mathématique appliqué selon les mêmes règles en chaque point : c'est donc une méthode objective et reproductible. Il est cependant illusoire de concevoir une méthode totalement objective : aucun modèle mathématique n'a jamais pu intégrer toutes les composantes de la réalité. C'est toujours l'interprétation, d'autant plus réaliste que l'on a une bonne connaissance du milieu, qui devra, en dernier recours, pallier aux défauts inhérents à la méthode choisie. Les méthodes fondées sur la géostatistique permettent de repousser au maximum cette dernière phase subjective et ont été utilisées dans de nombreux domaines : sciences du sol et ingénierie minière (Journel et Huijbregts, 1977 ; Oliver, 1987), hydrologie (Gohin et Langlois, 1991 ; Leenhardt *et al*., 1994), halieutique (Petitgas, 1993 ; Maravelias et Haralabous, 1995), écologie (Robertson, 1987 ; Gros, 1992 ; Rossi *et al*., 1992 ; Bacher et Sauriau, 1995 ; Guarini *et al*., 1998). La géostatistique permet d'étudier la structure intrinsèque de variables et leurs liens avec leur domaine de définition (espace borné).

Les valeurs des différents points d'un espace défini correspondent à la réalisation statistique d'une fonction aléatoire $Z(x)$: c'est la variable régionalisée $z(x)$ (ici, la densité ou

la biomasse de crépidules) : $z(x) = m(x) + \varepsilon'(x) + \varepsilon''(x)$; avec m la fonction structurale, spatialement dépendante, qui régit la distribution spatiale de z(x) sur le domaine défini. $\varepsilon'(x)$ sont les variations aléatoires, spatialement dépendantes, autour de m(x). $\varepsilon''(x)$ sont les variations aléatoires, spatialement indépendantes, autour de $m(x) + \varepsilon'(x)$. La distribution spatiale du phénomène z est alors considérée comme homogène sur toute la surface concernée, le même modèle de répartition pouvant être observé en tout secteur.

La variographie est l'outil le plus simple pour mesurer la qualité d'un estimateur (comme la variance : distance quadratique dans l'espace probabilisé) et mettre en équation le comportement de la variable régionalisée (relation entre la variance et la distance séparant un point des autres points de l'espace). Un variogramme est la représentation graphique de l'écart quadratique :

$$\gamma(h) = \frac{\sum_{i=1}^{n(h)} \left(z(x_i + h) - z(x_i)\right)^2}{2n(h)} \text{ en fonction de la distance } h = |x_i - x_{i+1}|$$

avec n(h) le nombre de paires de points séparés de la distance h (à une certaine tolérance près) et $z(x_i)$ la modalité de la variable au $i^{ème}$ point.

La "nuée variographique" est la première étape, brute et exhaustive (tous les points calculés sont représentés), permettant de mettre en évidence les valeurs «anormales», les hétérogénéités d'échantillonnage et les tendances éventuelles. Le variogramme expérimental consiste à définir des classes de distance au sein desquelles seront moyennés les écarts quadratiques. Le variogramme modélisé est un ajustement du variogramme expérimental à une courbe d'expression mathématique connue. Ce dernier permet alors de définir la fonction d'interpolation, choisie comme étant celle modélisant le mieux le variogramme expérimental.

Le krigeage est une méthode d'interpolation des valeurs de la variable régionalisée, dans le domaine spatial de définition, utilisant ce modèle mathématique. Il consiste à minimiser la variance entre le point à interpoler et les points voisins connus, en fonction de la distance les séparant. L'intérêt majeur est d'éviter une erreur systématique car tous les points, avec une influence relative, sont pris en compte pour définir la fonction d'interpolation. La matrice issue du krigeage contient deux variables, en plus des coordonnées géographiques : la valeur interpolée et la variance associée en chaque point. Sous l'hypothèse d'une distribution normale de la variance, l'intervalle de confiance (à 95%) autour de la valeur prédite est de $\pm 2\sqrt{}$(variance associée).

Plusieurs descripteurs statistiques (paramètres de position et de dispersion) ont été calculés pour caractériser les distributions des densités et des biomasses de crépidules et contrôler la transformation et la transformation inverse des données :

$$moyenne = \overline{x} = \frac{\sum_{i=1}^{N} x_i}{N}$$

$$\text{var}\,iance = \sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^{N} (x_i - \overline{x})^2}{N}$$

$$coeff.d'asymétrie = \frac{\sum_{i=1}^{N} (x_i - \overline{x})^3}{N.\sigma^3}$$

$$coeff.d'aplatissement = \frac{\sum_{i=1}^{N} (x_i - \overline{x})^4}{N.\sigma^4}$$

La variance mesure la dispersion maximale des valeurs, les coefficients d'asymétrie (moment de 3ème ordre) et d'aplatissement (moment de 4ème ordre) indiquent l'écart de la distribution observée par rapport à une distribution gaussienne.

Les analyses géostatistiques ont été effectuées sur les logiciels GS+ et EVA par J.M. Guarini (CREMA-L'Houmeau, Ifremer). L'incertitude (en %) sur l'estimation globale des stocks correspond à l'écart-type (issu des variances associées à chaque point de la matrice krigée) rapporté à la valeur globale estimée.

II.2.2. Résultats

Les données obtenues en 2000 dans cette étude seront comparées à celles obtenues par Chauvaud (1998), Grall (2002) et Guérin (1997b), qui seront ici analysées à nouveau selon les mêmes méthodes statistiques pour étudier l'évolution à 5 ans.

II.2.2.1. Statistiques élémentaires sur les données ponctuelles

Un total de 268160 crépidules (647,2 kg PS) a été collecté sur les 187 points échantillonnés en 2000, contre 45167 (122 kg PS) sur les 167 points de 1995 (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002). L'effort d'échantillonnage est plus important et la distribution spatiale des stations plus régulière en 2000 par rapport à 1995 (Figure II-5 ; Tableau II-1). La distance moyenne minimale (plus proche voisin) entre deux stations était de 431 ± 290 mètres en 1995 contre 710 ± 218 mètres (échelle globale) et 188 ± 43 mètres (échelle fine) en 2000.

Tableau II-1 : Caractéristiques des plans d'échantillonnage de la mégafaune benthique en 1995 et en 2000.

distances inter-points (m)	**1995**	**2000** (échelle fine)	**2000** (échelle globale)
nombre de stations	167	51	150 (sur 187)
distance minimale	7	148	14
distance moyenne minimale	431	188	710
distance maximale	18997	11234	22166
distance moyenne maximale	13852	10116	16362

En 1995, la forte densité observée au sud du banc du Poulmic (C31 : 1273 ind.m^{-2}) semble aberrante compte-tenu des faibles densités observées en 2000 (Figure II-7 et Figure II-8). Cette valeur pourrait avoir été surestimée (le prélèvement avait été sous-échantillonné) et il ne sera plus tenu compte de ce point par la suite. La distribution des crépidules en 1995 présente une densité moyenne de 40 ind.m^{-2}, une biomasse moyenne de 113 g PS.m^{-2} et 16 stations où cette espèce est absente (Tableau II-2). Les valeurs dans la partie nord de la rade (bassin nord et moitié nord du centre rade) étaient globalement plus faibles (51 stations avec 36 ± 118 ind.m^{-2} et 77,6 ± 224,6 g PS.m^{-2}) que dans la partie sud (106 stations avec 54 ± 174 ind.m^{-2} et 195,4 ± 754,1 g PS.m^{-2}). Les distributions des fréquences de densités et de biomasses présentaient un fort étalement vers la droite (coeff. d'asymétrie positifs et dominance des valeurs faibles) et une forte acuité (coeff. d'aplatissement très supérieur à 3) par rapport à une distribution gaussienne (Figure II-9). Les valeurs maximales ont été observées sur la même station (C60, chenal de l'Aulne : 1026 ind.m^{-2} pour 3003 g PS.m^{-2}).

En 2000, les analyses comparatives ont été réalisées sur les 150 points de l'échelle globale. Les densités et biomasses moyennes sont respectivement de 260 ind.m^{-2} et 668 g PS.m^{-2} et 10 stations présentent une densité et une biomasse nulles. Cette fois, les valeurs dans la partie nord de la rade (59 stations avec 293 ± 800 ind.m^{-2} et 722,4 ± 1715,3 g PS.m^{-2}) sont globalement plus fortes que dans la partie sud (91 stations avec 238 ± 468 ind.m^{-2} et 632,4 ± 1291,7 g PS.m^{-2}). Les distributions des fréquences de densités et de biomasses présentent, comme en 1995 mais à un degré moindre, un fort étalement vers la droite (coefficients d'asymétrie positifs et dominance des valeurs faibles) et une forte acuité (coefficients d'aplatissement très supérieur à 3) par rapport à une distribution gaussienne. Les valeurs maximales de densité et de biomasse ont été observées sur deux stations différentes : respectivement 4547 ind.m^{-2} (pour 7446 g PS.m^{-2}) dans l'anse de Roscanvel (RO3) et 7452 g PS.m^{-2} (pour seulement 2584 ind.m^{-2}) dans le chenal de l'Elorn (C40).

Quelle que soit l'année considérée, les variances inter-stations sont très supérieures aux moyennes de densités et de biomasses (surtout en 2000), témoignant d'une distribution spatiale des crépidules fortement agrégative à l'échelle de la rade (Elliot, 1977).

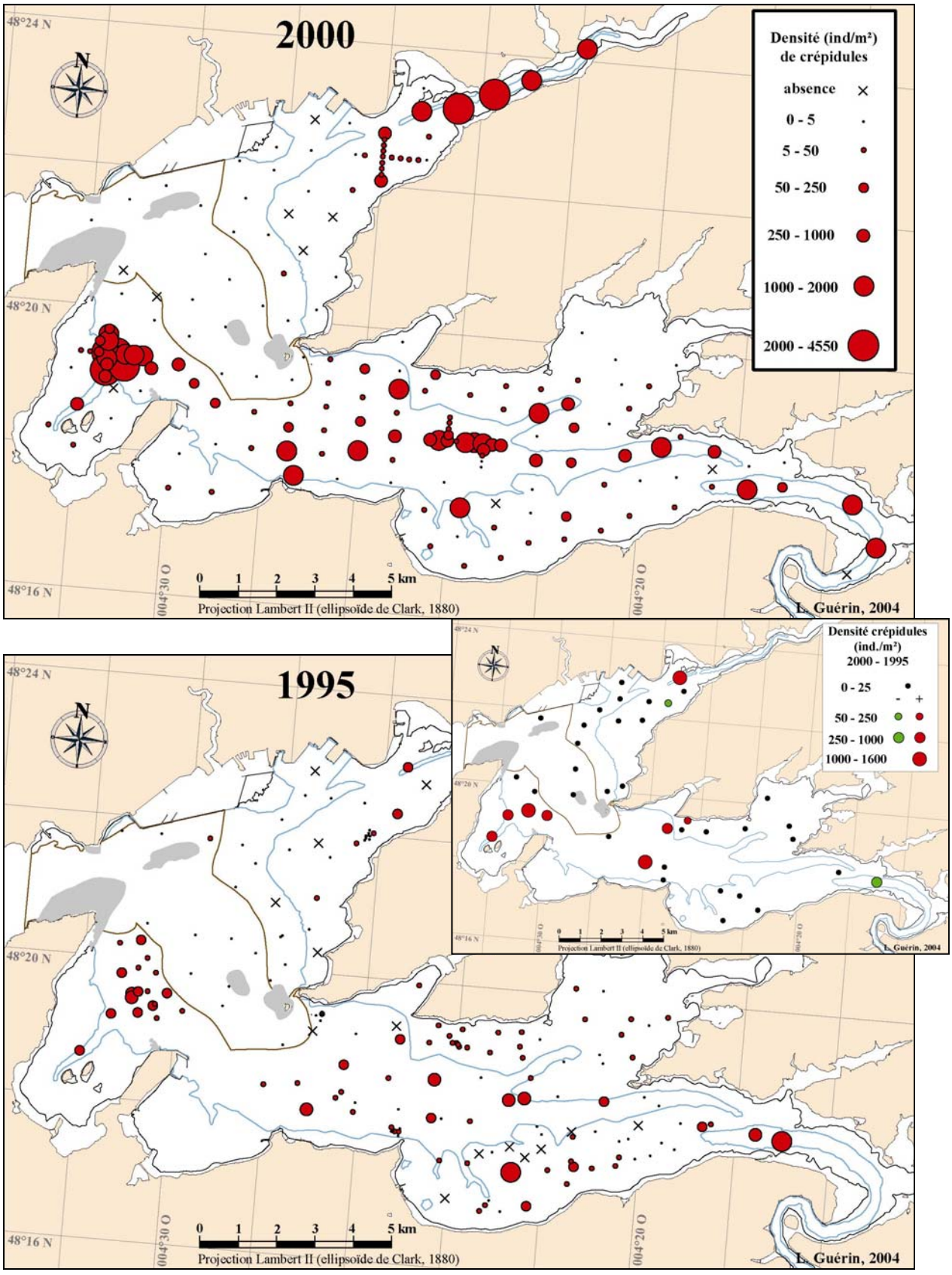


Figure II-7 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (sur les stations proches : < 360 m) des densités de crépidules.

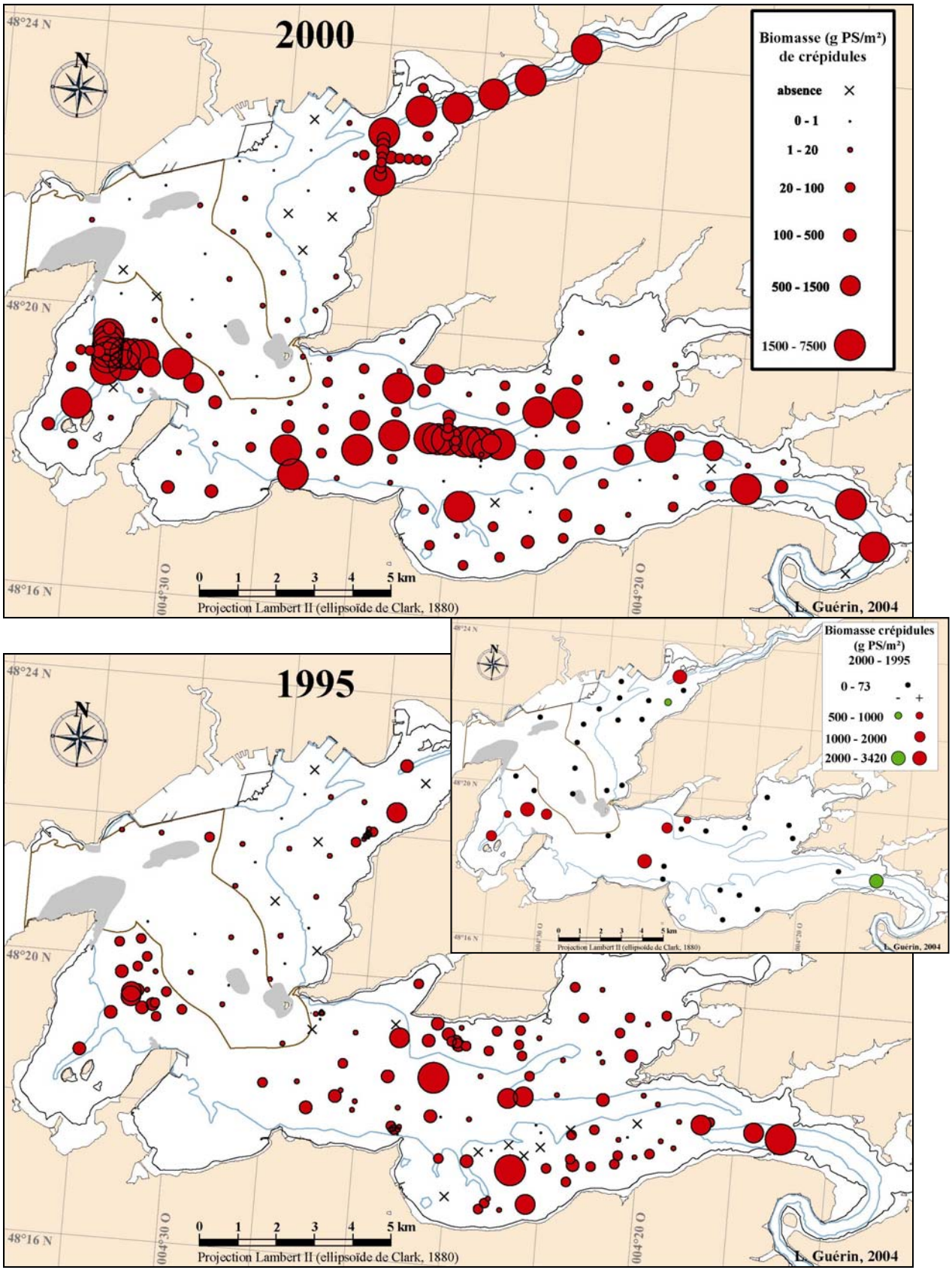


Figure II-8 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (sur les stations proches : < 360 m) des biomasses sèches de crépidules.

Tableau II-2 : Mégafaune, 1995-2000 : Descripteurs statistiques des distributions de densité et de biomasse des crépidules. *N.B* : seuls les points de l'échelle globale (sans les croix) ont été retenus pour 2000.

Année	**1995**	**1995**	**2000**	**2000**
Paramètre	densité	biomasse	densité	biomasse
Unité	ind.m^{-2}	g PS.m^{-2}	ind.m^{-2}	g PS.m^{-2}
Nombre de stations	166	166	150	150
Nombre de réplicats	2	2	2	2
Nombre de valeurs nulles	16	16	10	10
Minimum	0,00	0,00	0,00	0,00
Maximum	1026	3003	4548	7452
Moyenne	40	113	260	668
Ecart-type	124	336	619	1468
Variance inter-stations	15270	113189	382565	2155122
Variance/moyenne	382	1002	1471	3226
Coeff. d'asymétrie	5,68	5,65	3,67	2,77
Coeff. d'aplatissement	36,64	38,30	17,29	7,67
Transformation	**ln (d+1)**	**ln (b+2)**	**ln (d+2)**	**ln (b+9)**
Minimum	0,00	0,69	0,69	2,20
Maximum	6,93	8,01	8,42	8,92
Moyenne	2,10	2,96	3,05	4,25
Ecart-type	1,63	1,82	2,25	2,13
Variance inter-stations	2,67	3,31	5,05	4,55
Variance/moyenne	1,27	1,12	1,66	1,07
Coeff. d'asymétrie	- 0,03	- 0,52	- 0,64	- 0,74
Coeff. d'aplatissement	0,73	0,54	0,86	0,83
Transformation inverse				
Moyenne	30	98	262	671
Ecart-type	110	503,08	3254,88	6495
Variance	12023	253094	10594256	42179564

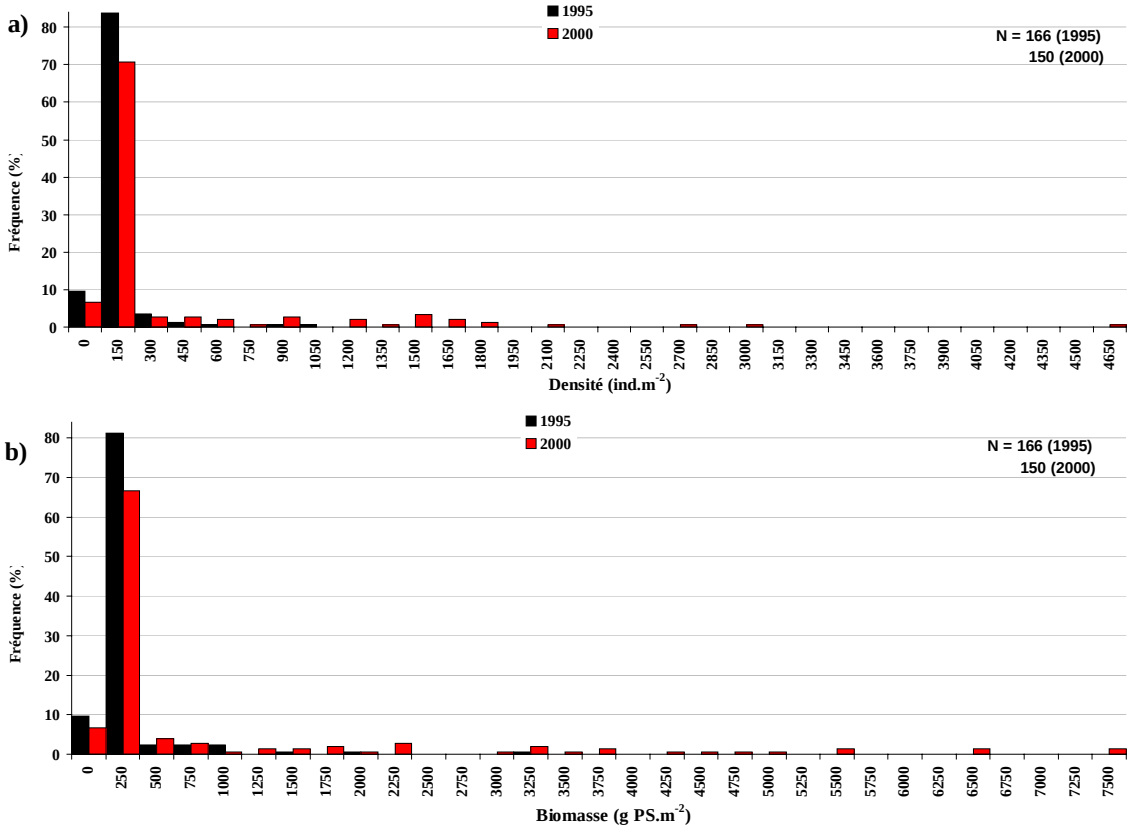


Figure II-9 : Mégafaune, 1995-2000 : Distribution des fréquences des densités (a) et des biomasses (b) de crépidules des points échantillonnés sur l'ensemble de la rade. *N.B* : seuls les points de l'échelle globale ont été retenus pour 2000.

Les densités et les biomasses de crépidules sur les stations échantillonnées en 1995 et en 2000 sont corrélées, pour les deux années, avec une inflexion du nuage de points vers une valeur asymptotique (Figure II-10). Cette relation peut être décrite par une fonction simple de capacité de charge d'équation :

Biomasse (g PS.m^{-2}) = a.[Densité (ind.m^{-2})]² + b.[Densité (ind.m^{-2})]

Cette fonction présente un maximum : B_{max} à D_{max} = -b/(2a). Les paramètres estimés pour cette fonction en 1995 et en 2000 ne présentent pas de différence inter-annuelle significative (test F : proba{F > F_{obs} | H_0} = 0,82). Les données regroupées de ces deux années donnent une biomasse maximale estimée de 7081 ± 783 g PS.m^{-2} (intervalle de confiance de 5%) pour une densité maximale estimée de 4833 ± 738 ind.m^{-2} (intervalle de confiance de 5%) avec une corrélation de 0,95 entre ces deux estimations.

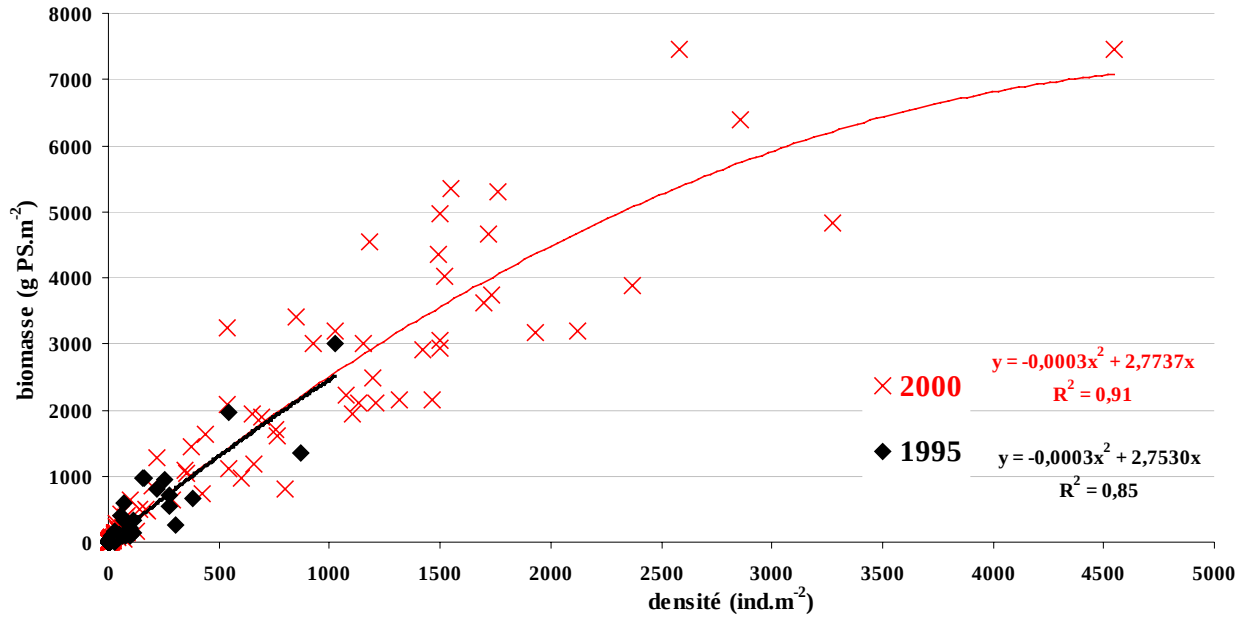


Figure II-10 : Mégafaune, 1995-2000 : Relations entre les densités et les biomasses de crépidules échantillonnées en rade de Brest.

II.2.2.2. Modélisation spatiale des densités et biomasses de crépidules

II.2.2.2.1. Analyses structurales

Les valeurs de densité et de biomasse ont été transformées par une fonction logarithmique, y = ln (x+a), pour rapprocher la distribution des fréquences d'une courbe gaussienne (Tableau II-2). En 1995, la meilleure transformation (minimisant à la fois l'asymétrie et l'aplatissement) est obtenue avec a = 1 (valeur minimale) pour les densités et a = 2 pour les biomasses. La transformation inverse conduit à une légère sous-estimation de ces deux paramètres et la variance reste du même ordre de grandeur, avec une légère

augmentation pour les biomasses. Les variances inter-stations sont proches des moyennes de densités et de biomasses, quelle que soit l'année considérée, témoignant d'une distribution proche d'une distribution gaussienne des données transformées (Elliot, 1977). Un seul mode est détecté sur chacune des distributions de densités et de biomasses. En 2000, la transformation optimale est obtenue avec a = 2 pour les densités et a = 9 pour les biomasses. La transformation inverse donne des moyennes proches mais la variance inter-stations est multipliée par 20 (l'écart-type par 4,5). Deux modes sont détectés sur chacune des distributions de ces deux variables. La décomposition polymodale des distributions indique un premier mode (106 stations) centré sur 2,04 ± 0,90 (6 ind.m^{-2}) pour les densités et 3,20 ± 0,80 (15,46 g PS.m^{-2}) pour les biomasses. Le second mode (46 stations) est centré sur 6,59 ± 1,18 (723 ind.m^{-2}) pour les densités et 7,41 ± 1,23 (1643 g PS.m^{-2}) pour les biomasses.

L'échantillonnage à échelle fine (croix), réalisé seulement en 2000 sur 51 stations, permet de préciser les paramètres de l'ordonnée à l'origine et de la pente initiale des variogrammes. Les moyennes sont environ deux fois plus fortes (682 ind.m^{-2} pour les densités et 1408 g PS.m^{-2} pour les biomasses) que pour l'échelle globale (150 stations), mais les variances inter-stations sont du même ordre de grandeur (respectivement 949 ind.m^{-2} et 1709 g PS.m^{-2} pour les écarts-types de la densité et de la biomasse moyennes). Les mêmes transformations que celles utilisées à l'échelle globale ont été appliquées sur les données à échelle fine.

Les variogrammes utilisent pour chaque variable (densité, biomasse) et chaque année (1995, 2000) les données transformées (logarithme). Les semi-variogrammes expérimentaux ont été calculés pour des distances de 200 à 9000 m. En 2000, ils résultent des estimations réalisées à échelle fine (200 à 1200 m) et à échelle globale (1000 à 9000 m). L'anisotropie a été testée sur des directions orthogonales, inclinées de 5° par rapport au nord géographique (orientation de la grille d'échantillonnage) et avec une tolérance de ± 10°. Aucune anisotropie n'est mise en évidence, pour tous les cas (variables et années). De plus, tous les paliers sont proches des variances inter-stations (2,72 pour les densités et 3,31 pour les biomasses en 1995 ; 4,97 pour les densités et 4,49 pour les biomasses en 2000) ce qui valide l'hypothèse de stationnarité intrinsèque et donc les variogrammes. Pour comparer les quatre structures isotropes (densités et biomasses en 1995 et en 2000), les ordonnées des semi-variogrammes ont été rapportées à la variance inter-stations (Figure II-11).

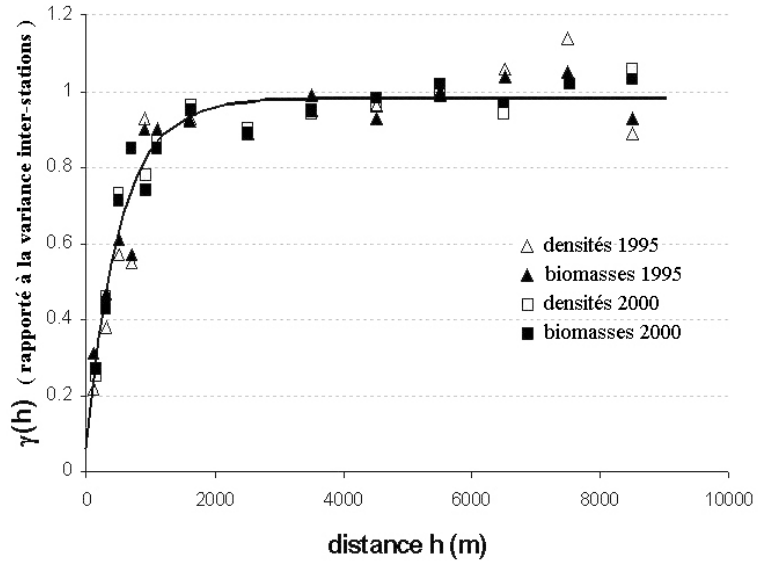


Figure II-11 : Mégafaune, 1995-2000 : Semi-variogrammes des densités et biomasses de crépidules de la rade de Brest. Un modèle exponentiel (trait épais) a été ajusté à l'ensemble des données.

Un modèle exponentiel à 3 paramètres a été ajusté sur les semi-variogrammes expérimentaux pour les modéliser :

$$g(h) = g_0 + (g_{max} - g_0)\left(1 - \exp\left\{-\frac{h}{a}\right\}\right)$$

où g_0 est appelée "pépite" (variabilité à très fine échelle), g_{max} est le "seuil" (variabilité maximale) et *a* le paramètre permettant de calculer la "portée" (p = 3a ; distance maximale de dépendance spatiale entre deux stations). La comparaison des paramètres obtenus pour chaque structure ne montre pas de différences significatives (test F : proba$\{F > F_{obs} \mid H_0\}$ = 0,94). Un seul modèle a donc été utilisé sur l'ensemble des données regroupées (Tableau II-3) :

Tableau II-3 : Paramètres et matrice de corrélation du modèle exponentiel global (données groupées des semi-variogammes densité-biomasse-1995-2000, rapportés à la variance inter-stations).

Paramètre	Valeur	Moyenne	écart-type	g_{max}	g_0	a
g_{max}	0,981	0,981	0,012	1,00	0,14	0,44
g_0	0,061	0,065	0,051	-	1,00	0,77
a	529,5	534,4	45,58	-	-	1,00

La portée pratique du modèle exponentiel global est estimée à 1603,2 ± 136,7 m. Cette valeur, comparée à la distance moyenne entre deux stations à l'échelle globale, implique qu'un plan d'échantillonnage plus dense aurait été plus adapté pour étudier la structure de la distribution spatiale des crépidules sur l'ensemble de la rade. A cette échelle, et compte tenu de la maille des plans d'échantillonnage en 1995 et en 2000, cette distribution semble aléatoire (indépendance spatiale). Les seuils et les paliers ont été rapportés à la variance inter-stations originale afin d'utiliser le semi-variogramme pour une interpolation par krigeage non-linéaire.

II.2.2.2.2. Krigeages et estimations globales des stocks

La maille maximale de la grille d'interpolation a été choisie afin de minimiser la variance sur l'estimation de la surface totale de la zone échantillonnée (Figure II-12). L'unité surfacique élémentaire retenue est une maille de 200 x 200 mètres.

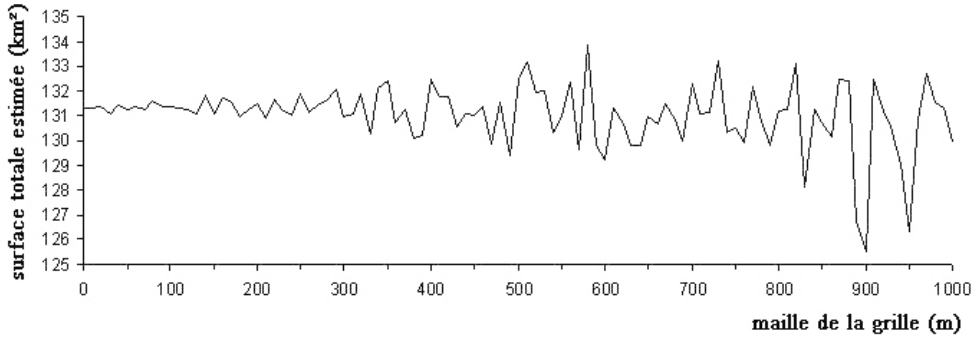


Figure II-12 : Relation entre la surface totale estimée de la zone échantillonnée en rade et la maille de la grille d'interpolation.

L'interpolation par krigeage a été réalisée sur les données transformées (logarithme), puis les données de la matrice résultante (ensemble des unités surfaciques élémentaires) ont été recalculées par transformation inverse pour obtenir une valeur de densité ou de biomasse. Une couverture uniforme (de résolution 200 x 200 m) de la distribution spatiale des crépidules est ainsi obtenue pour la majeure partie de l'infralittoral de la rade de Brest (Figure II-13). La valeur estimée pour chaque unité surfacique élémentaire étant associée à une variance (Figure II-14), il est possible d'estimer le stock total (abondance et biomasse) de crépidules en 1995 et en 2000 (Tableau II-4).

Tableau II-4 : Estimation globale du stock de crépidules de la rade de Brest (infralittoral) en 1995 et en 2000.

Paramètre	Année	stock global estimé	écart-type	incertitude
Effectif	1995	$3{,}652.10^9$	$1{,}135.10^9$	31,1 %
(nombre d'individus)	2000	$29{,}365.10^9$	$7{,}488.10^9$	25,5 %
Biomasse sèche	1995	13904	5409	38,9 %
(tonnes)	2000	84750	21696	25,6 %
Biomasse fraîche	1995	20856	8114	38,9 %
(tonnes)	2000	127125	32544	25,6 %

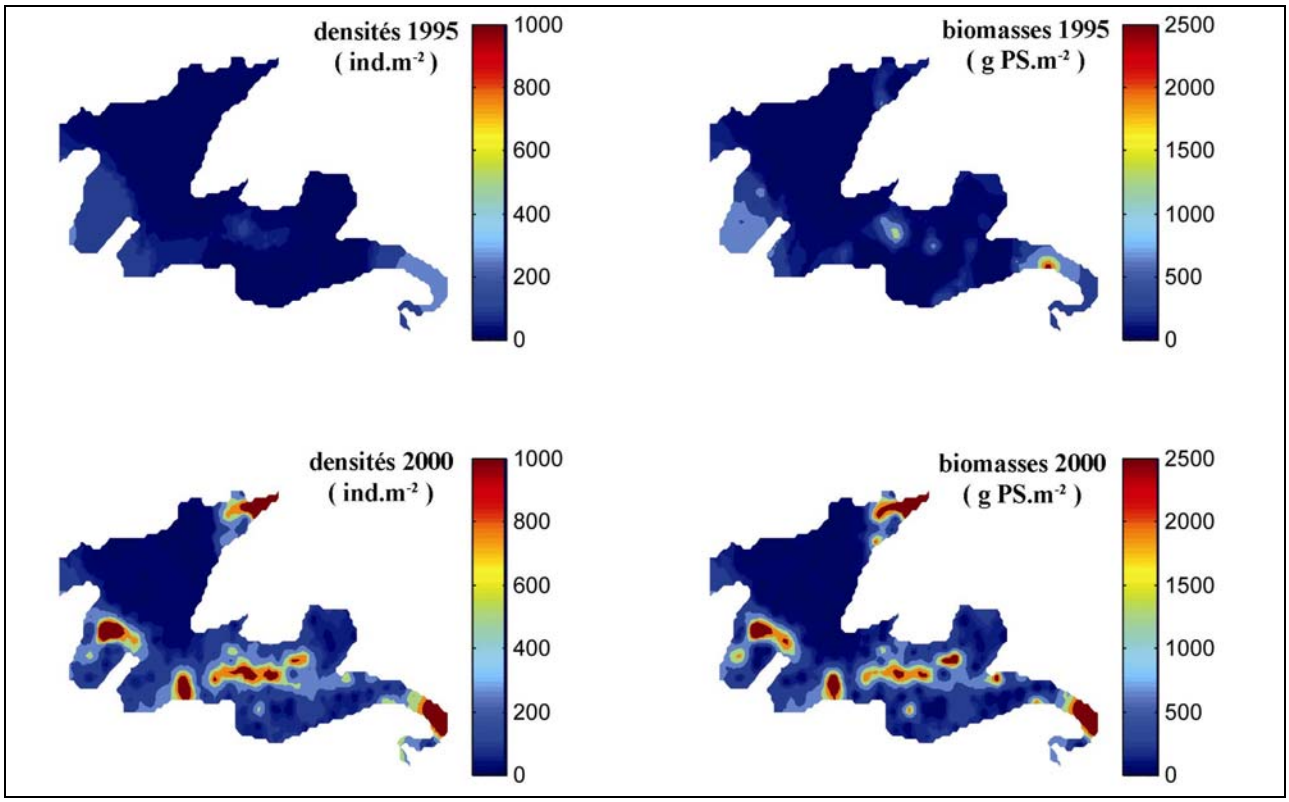


Figure II-13 : Mégafaune, 1995-2000 : Répartition des densités et des biomasses interpolées de crépidules en rade de Brest (infralittoral). Coll. J.M. Guarini, Ifremer.

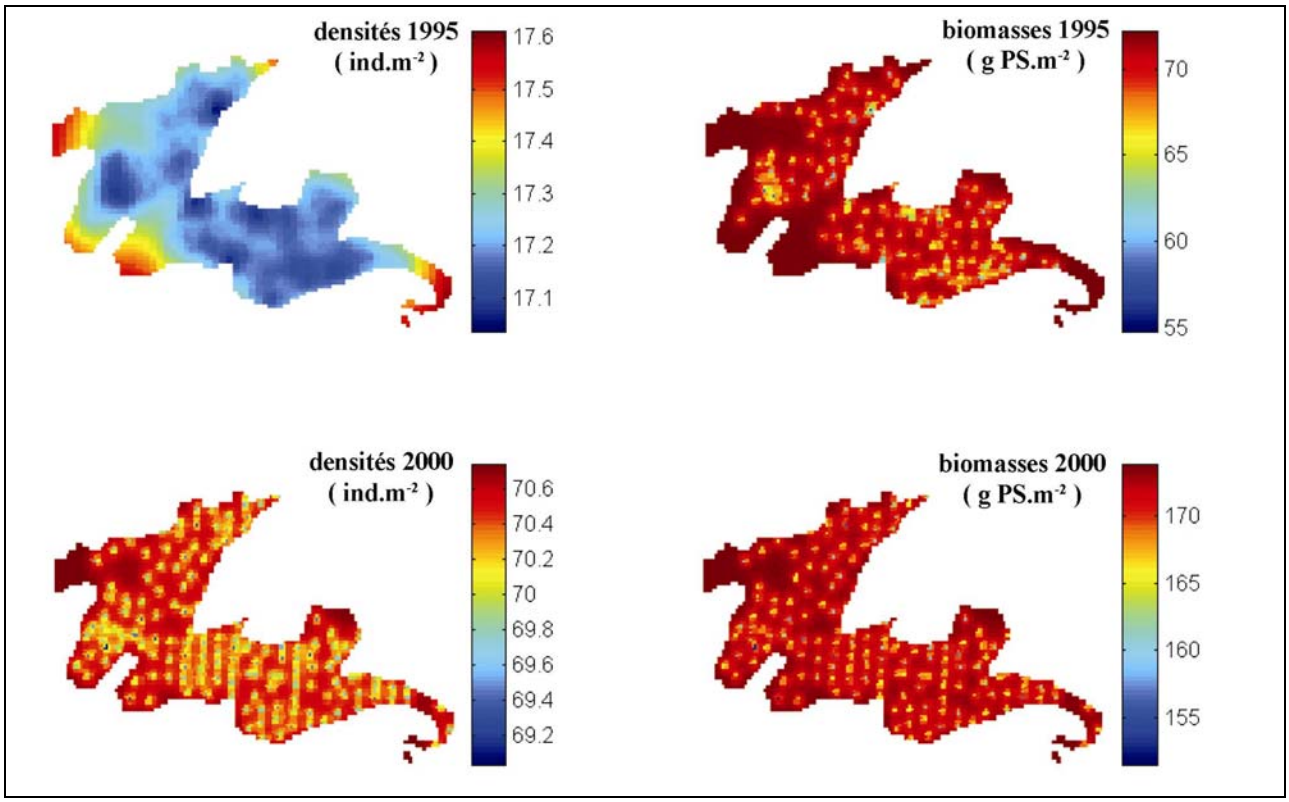


Figure II-14 : Mégafaune, 1995-2000 : Répartition des écarts-types associés aux densités et aux biomasses interpolées de crépidules en rade de Brest (infralittoral). Coll. J.M. Guarini, Ifremer.

II.2.2.3. Extrapolation des estimations de stocks globaux à la production de biodépôts par la crépidule

Manac'h (1995) a montré *in vitro* qu'une crépidule produisait en moyenne 1,6 mg PS.h^{-1} de biodépôts (dont 25% de matière organique). Cet auteur, en tenant compte de la nature des biodépôts (fécès et pseudo-fécès) obtient un coefficient de conversion Poids Frais/Poids Sec de 18,64. Ces valeurs, rapportées à l'effectif total estimé des crépidules de la rade en 2000 ($29{,}365.10^9 \pm 7{,}488.10^9$ individus) permettent d'estimer la production globale de biodépôts en rade par cette espèce à 46,9 ± 12,0 tonnes PS.h^{-1}, soit une production journalière de 21019 ± 5360 tonnes PF (dont 5255 ± 1340 tonnes PF de matières organiques). La répartition de cette biodéposition estimée serait globalement proportionnelle à la répartition des densités de crépidules : soit 72 g PF.m^{-2}.j^{-1} de biodépots (dont 18 g PF.m^{-2}.j^{-1} de matières organiques) pour une densité de crépidules de 100 ind.m^{-2} et 3,2 kg PF.m^{-2}.j^{-1} de biodépôts (dont 0,8 kg PF.m^{-2}.j^{-1} de matières organiques) pour une densité de crépidules de 4548 ind.m^{-2} (valeur maximale observée en 2000).

II.2.2.4. Variabilité spatiale des structures de taille et du recrutement des crépidules en 2000

Au total, 248974 crépidules (185 points) ont été mesurées dans les échantillons de 2000. La distribution des fréquences de taille de tous les individus collectés fin octobre 2000 sur les stations à l'échelle globale (150 points ; 153762 mesures) ne présente pas de modes distincts (Figure II-15). L'équation de croissance (type Von Bertalanffy) de la crépidule calculée par Coum (1979) en rade de Brest permet d'attribuer une classe d'âge à chaque taille en longueur droite (le t_0, influençant surtout la taille des jeunes individus, a été corrigé pour correspondre aux résultats de croissance de cette étude ; *cf.* II.4.3.3 ; Figure II-50) :

$$t = -0{,}5 - \frac{\ln(1 - \frac{Ld}{66{,}4})}{0{,}18}$$, avec t la classe d'âge (année) et Ld la longueur droite (mm).

L'utilisation de cette équation sur l'ensemble des crépidules collectées suppose une croissance coquillière comparable en tout point de la rade et que les paramètres de croissance n'aient pas changé depuis 1978. Sous réserve de la validité de cette hypothèse, il est possible de comparer les structures démographiques observées sur chaque station. La distribution des fréquences des classes d'âge de tous les individus échantillonnés en rade en 2000 (Figure II-16) indique une longévité maximale de 12 ans (un individu du banc de Rozegat et deux du

banc de Keraliou, dont un de 60 mm). Ce résultat est en accord avec ceux de Coum (1979) et Chauvaud (1998). Les individus âgés de 3 ans (recrutement 1997) présentent la fréquence la plus élevée (24,2%), puis les fréquences décroissent régulièrement pour les classes d'âge suivantes. Les fréquences des classes d'âge 1 et 2 (respectivement 19,3 et 21,2%) pourraient correspondre à un recrutement légèrement plus faible (non testable statistiquement) sur l'ensemble de la rade en 1999 et 1998, par rapport à celui de 1997. Cependant, la sélectivité de l'engin de prélèvement et l'incertitude liée à l'approximation des classes d'âge par les classes de taille pourraient expliquer en partie les différences observées. La fréquence du recrutement 1999 dans la population à l'automne 2000, rapportée à l'estimation du stock global ($29{,}365.10^9 \pm 7{,}488.10^9$; Tableau II-4), implique un recrutement net global de $5{,}655.10^9 \pm 1{,}442.10^9$ crépidules dans la mégafaune à cette date, soit une augmentation de la population de 23,9%. Ces valeurs correspondent au bilan net des individus nés en 1999 moins ceux morts de 1999 à 2000. Ces chiffres pourraient être sous-estimés compte-tenu de la limite inférieure de la taille de cette classe (10 mm, soit la maille de l'échantillonneur).

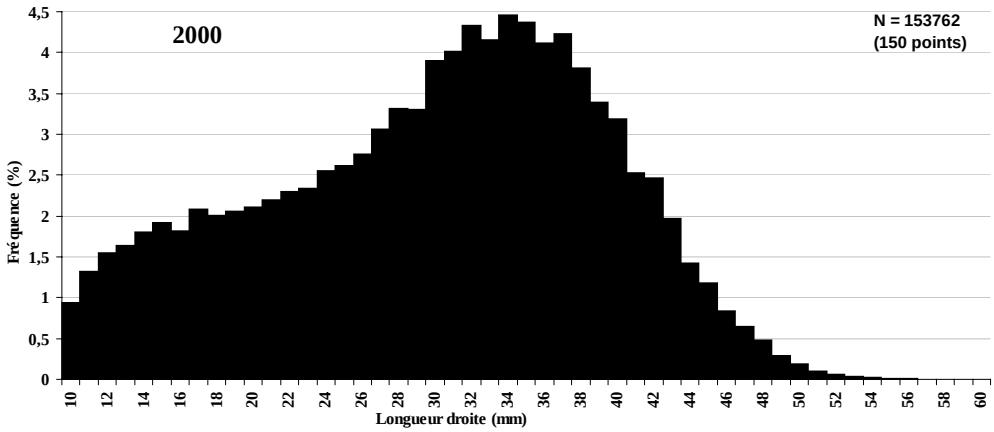


Figure II-15 : Mégafaune, 2000 : Distribution des fréquences de taille (longueur droite) des crépidules sur l'ensemble de la rade (échantillonnage à l'échelle globale).

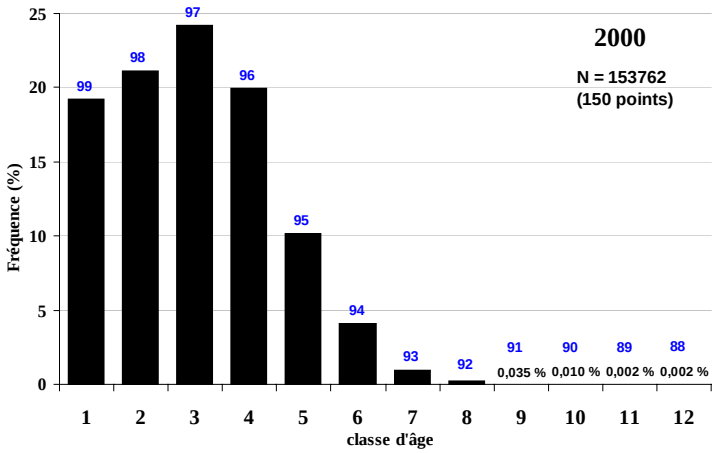


Figure II-16 : Mégafaune, 2000 : Fréquence des classes d'âge des crépidules échantillonnées sur l'ensemble de la rade à l'automne 2000. Les chiffres en bleu correspondraient à l'année de naissance de chaque classe d'âge, d'après les relations taille-âge de Coum (1979).

Les densités du recrutement 1999 sont estimées en chaque point par l'abondance des crépidules dont la longueur droite est comprise entre 10 et 20 mm à l'automne 2000 (Figure II-17). Cette classe d'âge est présente sur la majeure partie de la rade, y compris sur les points dont la densité totale de crépidules est très faible (< 5 ind.m^{-2}) ou très forte (> 2000 ind.m^{-2}). Les densités des classes 1 sont corrélées (Pearson ; p<0,1%) aux densités totales de crépidules (Figure II-18).

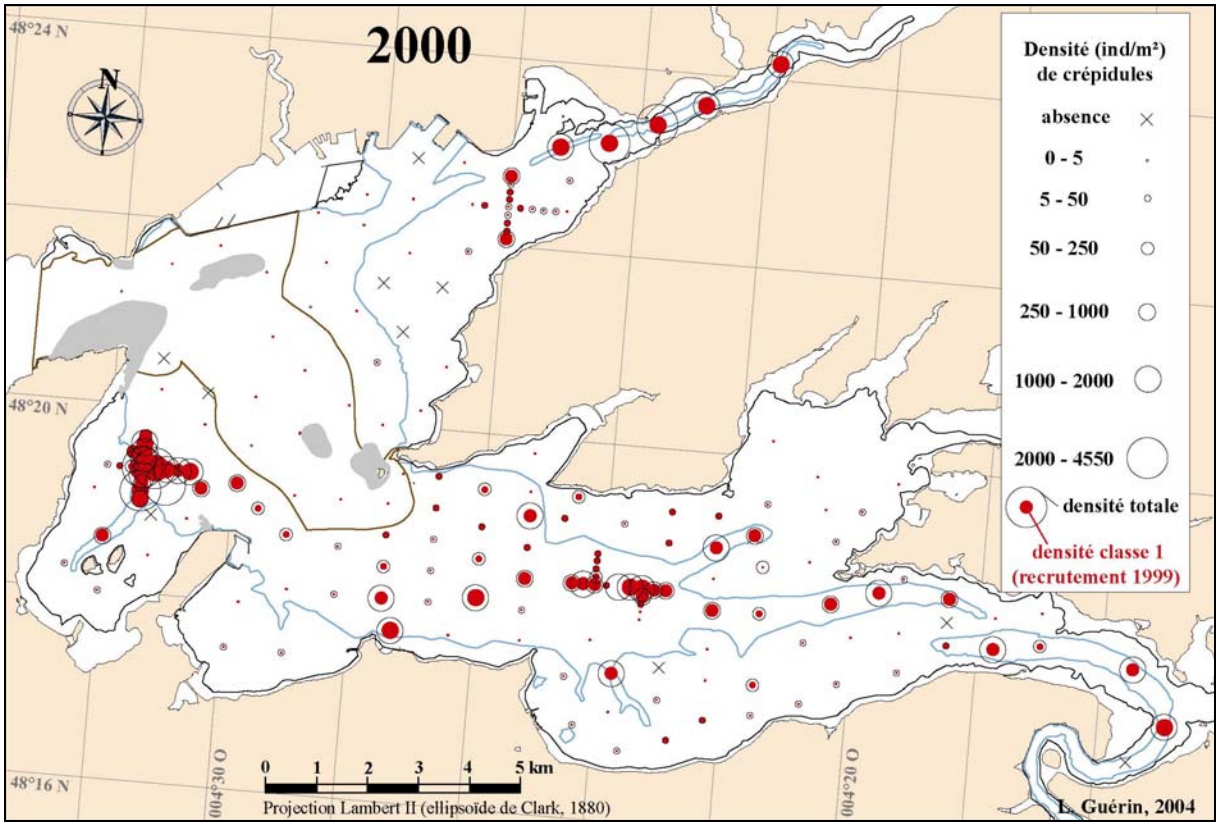


Figure II-17 : Mégafaune, 2000 : Densité totale et densité estimée des classes 1 de crépidules (recrutement 1999 : longueur droite de 10 à 20 mm) à la fin octobre 2000.

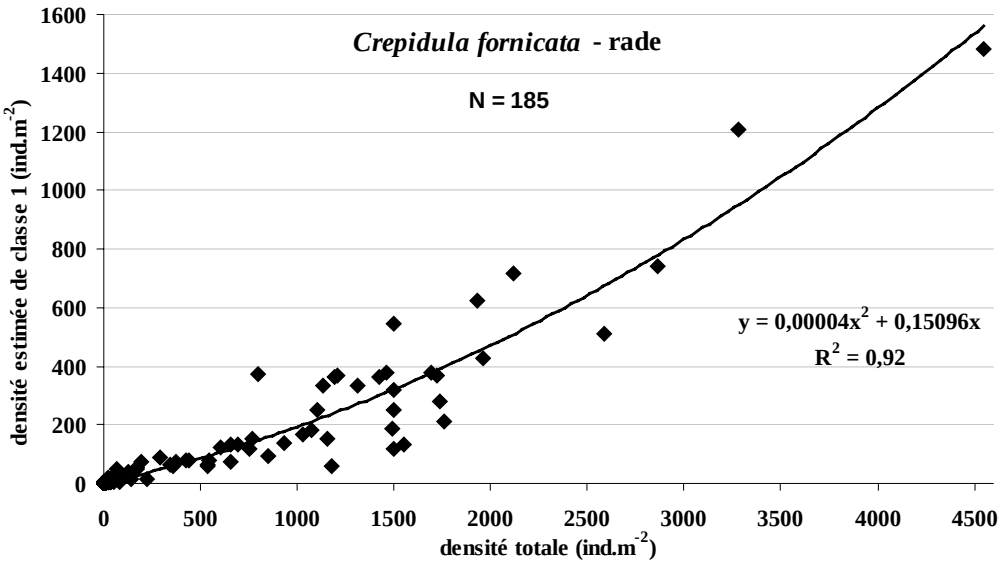


Figure II-18 : Mégafaune, 2000 : Relation entre densité estimée de classes 1 et densité totale de crépidules.

Les limites des classes de taille utilisées pour étudier les structures démographiques ont été choisies en fonction de la distribution des fréquences de taille sur l'ensemble de la rade (Figure II-15). La classe [10 – 20 mm] correspond aux crépidules âgées d'un an ; les classes [21 – 30 mm] et [31 – 42 mm] répartissent celles âgées approximativement de deux à cinq ans et la classe [43 – 60 mm] correspondrait à celles âgées de plus de cinq ans. Seules les stations sur lesquelles au moins 10 crépidules ont été échantillonnées ont été analysées. Ces âges sont donnés à titre indicatif en l'absence d'informations sur la variabilité spatiale de la croissance coquillière en rade et de réactualisation des paramètres de croissance au delà d'un an. La fréquence de chacune de ces classes de taille, en chaque point, a permis de définir des catégories arbitraires de tailles dominantes : la catégorie J ("jeunes") correspond aux crépidules dont les classes [10 – 20 mm] et/ou [21 – 30 mm] ont une fréquence supérieure à 25%. La catégorie A ("adultes") correspond aux crépidules dont la classe [31 – 42 mm] a une fréquence supérieure à 25%. La catégorie V ("vieilles") correspond aux crépidules dont la classe [43 – 60 mm] a une fréquence supérieure à 25%. Conformément aux données de la littérature, il est alors possible de comparer les proportions de chacune de ces catégories en supposant qu'en chaque point de la rade, ces trois catégories classent grossièrement les individus des plus jeunes aux plus âgés. Plusieurs catégories peuvent co-dominer et 7 combinaisons (structures démographiques) ont été observées sur les échantillons à l'automne 2000 (Figure II-19). Globalement, 75,2% des points présentent une (co-)dominance de la catégorie J ; 75,2% une (co-)dominance de la catégorie A et 19,3% une (co-)dominance de la catégorie V (principalement dans les anses de Roscanvel, du Fret et du Moulin Blanc, à Keraliou, à Pen-ar-Vir et dans le nord-est du bassin sud). La structure JA est la plus fréquente en rade (47,7%) et est la seule observée sur les plus fortes densités (> 2000 ind.m^{-2} ; Figure II-20). La structure J est ensuite la plus fréquente (19,3%) et s'observe sur les zones à faibles densités (< 70 ind.m^{-2} ; à l'exception d'un point à 798 ind.m^{-2} au nord de l'anse de Roscanvel).

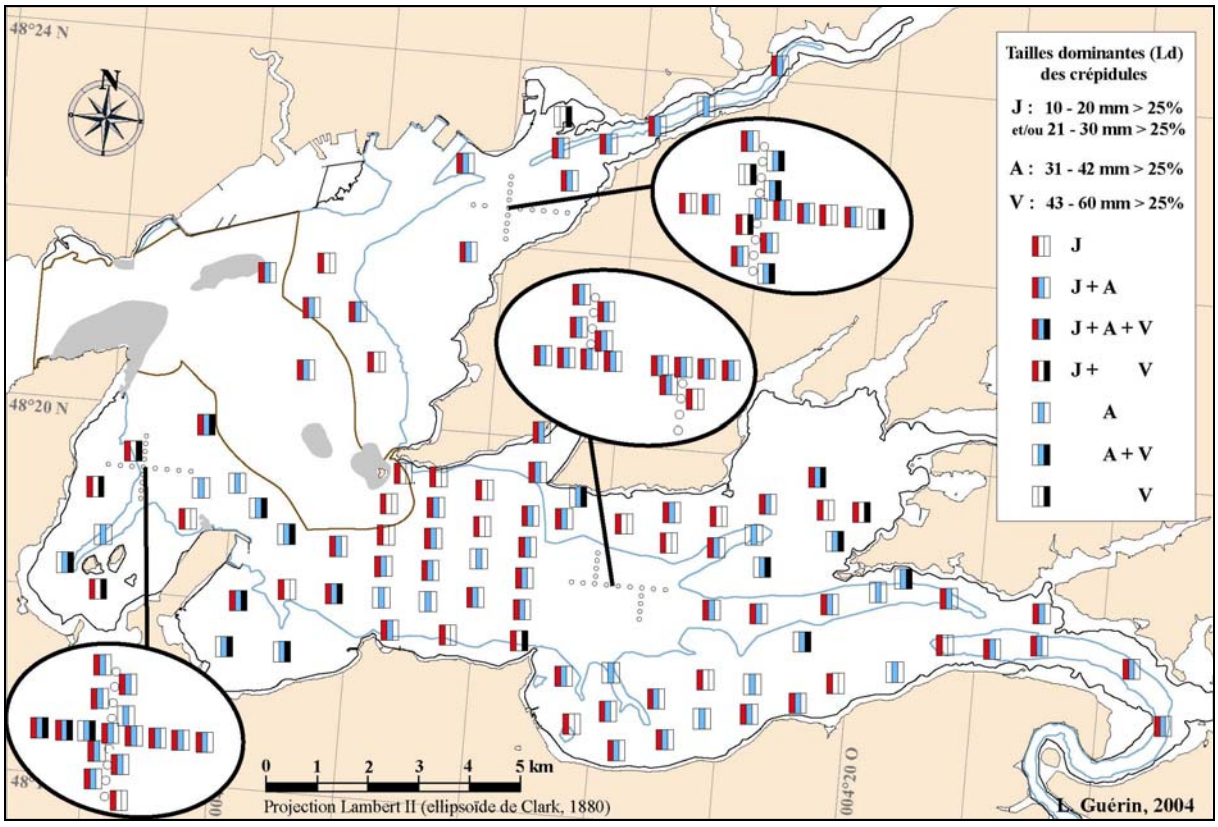


Figure II-19 : Mégafaune, 2000 : Variabilité spatiale des structures démographiques (catégories de tailles dominantes) des crépidules en rade de Brest. Ld : longueur droite de la coquille.

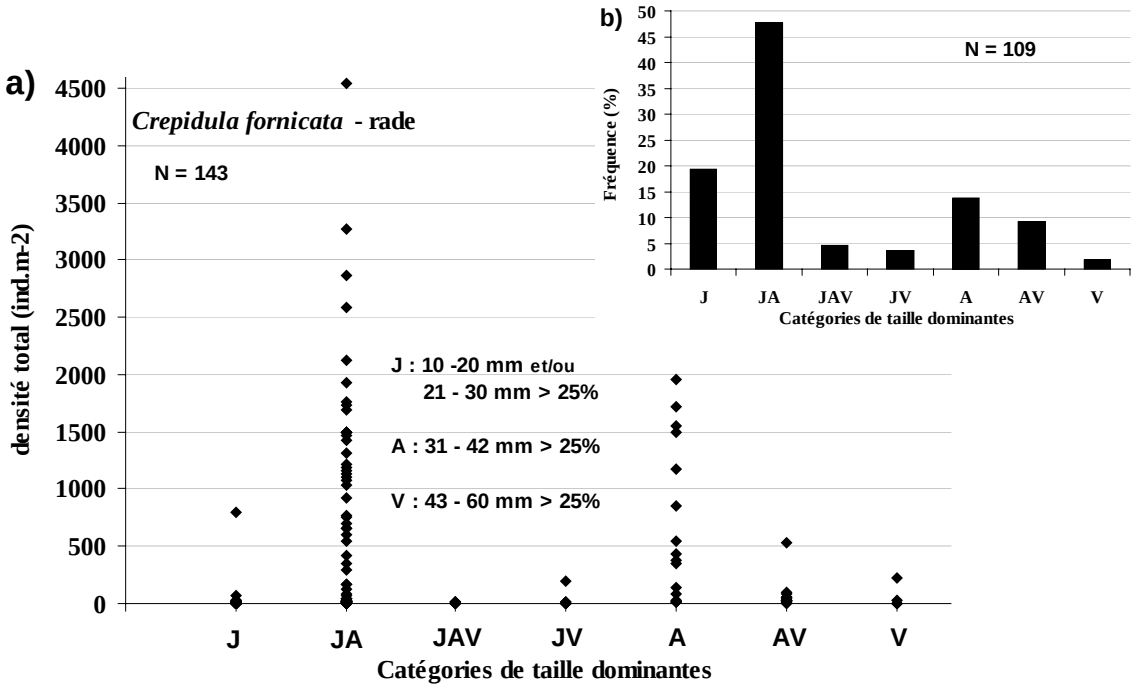


Figure II-20 : Mégafaune, 2000 : a) Relation entre la densité totale de crépidules et les catégories de taille (longueur droite) dominantes (143 stations) ; b) fréquence de chaque catégorie de tailles dominantes à l'échelle globale (109 stations).

II.2.3. Discussion

II.2.3.1. Efficacité et représentativité de la modélisation spatiale

La transformation des densités et biomasses de crépidules en 1995 et 2000 par des fonctions logarithmiques permet de rétablir une distribution des valeurs proche d'une distribution gaussienne, condition nécessaire à la modélisation spatiale. La transformation inverse conserve globalement les valeurs d'origine (avec une légère sous-estimation pour 1995) mais augmente les variances pour 2000. Cette tendance valide l'estimation globale des stocks mais réduit la précision (variance plus forte) sur les valeurs de 2000. Les incertitudes sur les estimations de 2000 sont cependant inférieures à celles de 1995 (amélioration de 25 à 30%). Ce résultat est dû en partie à un plan d'échantillonnage en 2000 plus adapté pour l'analyse structurale (régularité de la distribution des points et double échelle d'échantillonnage). Les valeurs faibles de densités et de biomasses ont cependant une variance associée forte, ce qui est une conséquence de la transformation logarithmique. L'intérêt d'un échantillonnage à échelle fine est confirmé par la précision obtenue sur la pente initiale et l'ordonnée à l'origine des variogrammes. La pépite est faible (6,2% de la variance totale) et le palier est proche de la variance inter-stations, ce qui valide l'hypothèse de stationnarité intrinsèque et donc l'utilisation de cette méthode pour modéliser spatialement les données ponctuelles. En comparaison, Gros et Hamon (1989) trouvent une pépite représentant jusqu'à 60% de la variance pour une population de *Cerastoderma edule* en baie de Saint-Brieuc. Bacher et Sauriau (1995) obtiennent une pépite représentant de 35 à 52% de la variance pour les suspensivores du bassin de Marennes-Oléron. Guarini *et al*. (1998) observent un rapport pépite/variance de 5 à 18% pour la biomasse microphytobenthique sur le même site.

La répartition des densités et biomasses krigées concorde avec les données ponctuelles et semble réaliste à l'échelle de la rade (avec la résolution choisie : 200 x 200 m). Cependant, la modélisation de la répartition pourrait être affinée en intégrant des variables structurantes telles que la profondeur et les strates biosédimentaires. La technique du co-krigeage (pondération des valeurs interpolées en tenant compte des variables environnementales) permettrait d'affiner les limites à échelle fine des bancs de crépidules, mais l'estimation globale du stock ne diffèrerait probablement pas beaucoup de celle obtenue dans cette étude (en raison notamment du caractère fortement agrégatif de la distribution spatiale des crépidules).

II.2.3.2. Dynamique de colonisation de *Crepidula fornicata* en rade de Brest

Evolution à moyen terme (5 ans) du stock et de l'aire de répartition

L'analyse géostatistique des densités et des biomasses de crépidules en 1995 et 2000 montre de fortes similitudes (Figure II-11) dans les structures spatiales intrinsèques conduisant aux distributions observées. La répartition est fortement agrégative les deux années et la dépendance spatiale est faible à l'échelle de la rade (seuil du modèle exponentiel global : 1603,2 ± 136,7 m). L'anisotropie observée à cette échelle montre l'absence de direction privilégiée dans la répartition.

Les densités et biomasses modélisées montrent en 1995 plusieurs secteurs présentant de fortes densités de crépidules (> 200 ind.m^{-2}) : le chenal de l'Aulne, le chenal au sud du banc de Rozegat, l'anse de Roscanvel et le nord de la pointe de Lanvéoc. En 2000, les mêmes secteurs sont globalement retrouvés, mais avec des densités accrues (> 1000 ind.m^{-2}). Le secteur du chenal de l'Elorn présente également en 2000 de très fortes densités. Cette colonie n'est pas entièrement observée en 1995 car aucun échantillon n'a été prélevé dans cette zone (à l'est de l'anse du Moulin blanc), ce qui pourrait expliquer en partie les valeurs moyennes plus faibles observées dans le bassin nord cette année-là par rapport au bassin sud. Cependant, le secteur anse du Moulin Blanc - est du banc de Keraliou présente des densités de crépidules plus fortes en 2000 par rapport à 1995.

L'estimation, dans cette étude, du stock de crépidules (mégafaune) en 1995 (3,65 milliards d'individus pour 20860 tonnes PF) est proche de l'estimation faite par Chauvaud (1998 ; 3,24 milliards d'individus pour 18651 tonnes PF). Ces chiffres ne tiennent cependant pas compte de la population du chenal de l'Elorn qui n'avait pas été échantillonné vers l'amont, et sont donc sous-estimés en 1995. L'échantillonnage en 2000 de la majeure partie de l'infralittoral (chenal de l'Elorn inclus) permet une estimation plus complète du stock à l'échelle de la rade. Le stock estimé est beaucoup plus important que cinq années auparavant : **29,36 milliards de crépidules pour 127125 tonnes PF** (84750 tonnes PS). La prise en compte du chenal de l'Elorn en 2000 ne suffit pas à expliquer cette différence et l'on peut conclure à une augmentation importante et globale du stock entre 1995 et 2000. En comparaison, Hamon et Blanchard (1994) estimaient le stock de crépidules en baie de Saint-Brieuc (sur 856 km²) à 250000 ± 200000 tonnes en 1993. La baie de Cancale abriterait un stock estimé à 170000 tonnes selon Cariguel (1994). Sauriau *et al*. (1998) estimaient les stocks dans le secteur de Fouras à l'île d'Aix et dans le bassin de Marennes-Oléron respectivement à 2494 ± 3344 tonnes et 2644 ± 1137 tonnes en 1995. Le stock estimé sur ce dernier site était de 1800 ± 900 tonnes en 1984. Cette faible augmentation en 10 ans serait

expliquée par les opérations de nettoyage des fonds (1000 à 1500 tonnes prélevées par an) entreprises sur ce site depuis cette date. Il existe dans la littérature au moins un exemple de prolifération rapide de la crépidule le long des côtes françaises : la biomasse de crépidules estimée dans un secteur de 1100 km² à l'ouest du Cotentin serait passée de 150000 tonnes en 1985 à 750000 tonnes en 1992 (Quiniou et Blanchard, 1987 *in* Blanchard, 1995).

A l'échelle de la rade, les principaux secteurs à fortes densités (bancs de crépidules) ne se sont pas considérablement étendus en 5 ans et l'on observe plutôt l'apparition de nouvelles "taches" (extrémité nord-ouest du banc de Rozegat, chenal à l'est du banc du Poulmic, chenal au sud de la pointe du Bindy). Il est cependant difficile de dire si l'origine de l'apparition de ces taches en 2000 est attribuable à de nouvelles colonies ou à la différence de répartition des plans d'échantillonnage en 1995 et en 2000. L'augmentation globalement forte (jusqu'à +1000 à +1600 ind.m^{-2}) des densités sur les secteurs principaux, déjà fortement colonisés en 1995 (> 200 ind.m^{-2}), témoigne du caractère agrégatif de la dynamique de colonisation des crépidules. L'existence de gradients de densités importants sur de petites distances (+1478 ind.m^{-2} et +3930 g PS.m^{-2} sur 231 m pour deux stations à la même profondeur dans le chenal au sud de Rozegat) confirme cette tendance à échelle fine. L'hypothèse d'une dynamique de colonisation suivant un "modèle à densité proportionnelle" plutôt qu'un "modèle à densité constante" peut ainsi être proposée (Figure II-21) : l'accroissement général du stock de crépidules se ferait par augmentation des densités (et des biomasses) au sein des agrégats plutôt que par "étalement" de ces agrégats (qui garderaient dans ce cas des densités et des biomasses maximales relativement constantes). Une revue détaillée de ces modèles a été exposée par Gauthiez (1997) et appliquée à l'étude de la dynamique saisonnière de la répartition de la biomasse microphytobenthique dans le bassin de Marennes-Oléron par Guarini *et al*. (1998). Walne (1956) observe, dans les trois années suivant un hiver rigoureux dans la rivière Crouch (Angleterre), une augmentation importante des densités de crépidules (données semi-quantitatives) mais localisée sur un secteur anciennement fortement colonisé. Le fait que la métamorphose des larves de crépidules soit favorisée par la présence d'adultes conspécifiques (Pechenik, 1980 ; Lima et Pechenik, 1985 ; Mac Gee et Target, 1989) vient appuyer cette hypothèse et pourrait être le processus structurant principal de la distribution spatiale des crépidules.

Quatre stations échantillonnées en 2000 (au nord de l'anse de Roscanvel et dans le chenal de l'Elorn) présentent une biomasse (6372, 6400, 7446 et 7452 g PS.m^{-2}) qui est proche ou atteint la capacité de charge maximale théorique (7081 g PS.m^{-2}) déduite de la relation entre les densités et les biomasses (Figure II-10). La fonction de capacité de charge est

généralement utilisée pour des espèces auto-régulées et son application à une espèce invasive proliférante (non régulée) est soumise à caution. On peut cependant émettre l'hypothèse qu'à de telles densités, un seuil de densité-dépendance puisse être atteint et que le recrutement de nouveaux individus ne puisse se faire que sur une zone proche moins "saturée". L'augmentation du stock impliquerait alors une dynamique de colonisation selon un modèle à densité constante (étalement des agrégats) et un accroissement généralisé de l'aire de répartition des bancs à fortes densités (dans le cas extrême où ils auraient atteint en tout point leur capacité de charge maximale). Le rejet par la pêche de crépidules sur des zones encore peu colonisées pourrait favoriser le recrutement de nouvelles crépidules (par leur comportement grégaire) et amorcer un nouveau processus local de prolifération. Par ailleurs, les interactions intra-spécifiques (compétitions trophique et spatiale) sur ces bancs ayant atteint la capacité de charge maximale pourraient induire une mortalité plus élevée et/ou modifier la dynamique de la population (reproduction, croissance). La dynamique de prolifération pourrait alors être localement enrayée, conduisant à une stabilisation progressive du stock global.

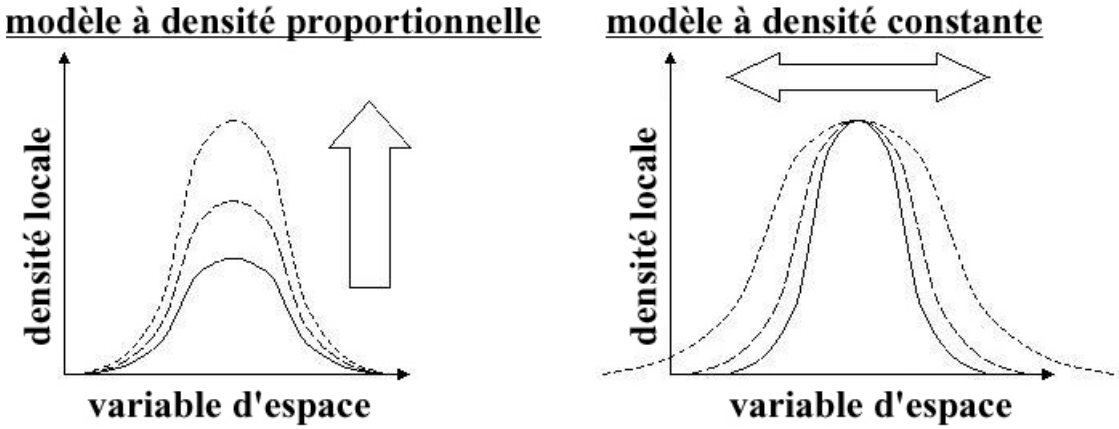


Figure II-21 : Modèles de dispersion spatiale lors de l'augmentation locale du stock.

II.2.3.3. Variabilité spatiale du recrutement et des structures démographiques en 2000

Les distributions des tailles et des classes d'âge des crépidules en 2000 tendent à montrer un recrutement continu de cette espèce au cours des dernières années. Il est difficile d'interpréter la variabilité inter-annuelle du recrutement pour chaque classe d'âge compte tenu de l'absence de données sur les taux de mortalité et l'imprécision de la méthode (approximation par des classes de taille). Cependant, la forte décroissance des fréquences des tailles supérieures à 43 mm (individus de plus de 5 ans) pourrait signifier un taux de mortalité croissant à partir de cet âge. La longévité maximale (12 ans) estimée dans cette étude est du

même ordre que celles obtenues par Coum (1979) et Chauvaud (1998) en rade de Brest, Le Gall (1980) à Cherbourg, Blanchard *et al*. (2001) en baie de Saint-Brieuc et Sauriau *et al*. (2002) dans le bassin de Marennes-Oléron. Le bilan net (nombre d'individus recrutés en 1999 par rapport au reste de la population, sans les individus morts entre début 1999 et fin 2000), de l'accroissement du stock de 1999 à 2000 est relativement important (23,9%), témoignant d'une prolifération active de cette espèce.

Les densités estimées des individus nés en 1999 (10 à 20 mm à l'automne 2000) montrent une répartition de cette classe d'âge sur la majeure partie de la rade. La corrélation croissante entre cette densité estimée en chaque point et la densité totale indique un recrutement augmentant selon un gradient croissant de densité (densité totale) de crépidules. Ce résultat confirme à nouveau le caractère agrégatif de la dynamique de colonisation des crépidules en rade de Brest (métamorphose des post-larves favorisée par la présence d'adultes conspécifiques).

L'étude de la variabilité spatiale des fréquences de tailles dominantes montre une population dont le renouvellement est globalement bien assuré (catégorie J co-dominante sur les trois quarts de la rade). Les stations où cette catégorie n'est pas dominante (ce qui traduirait un recrutement, rapporté à la densité totale, plus faible au cours des deux ou trois dernières années et/ou une mortalité moins forte) sont localisées dans les anses du Moulin Blanc, de Roscanvel et du Fret, au nord-est du banc de Keraliou, autour de la pointe du Bindy (avec une proportion de vieilles crépidules importante sur ces sites), dans l'anse du Poulmic, sur le banc du Capelan, au nord de Lanvéoc et sur une station du chenal de l'Elorn (dominés seulement par la catégorie A). La majorité de ces stations présente un recrutement relatif (rapporté à la densité totale de crépidules) des individus nés en 1999 globalement plus faible qu'ailleurs (augmentation de la densité locale inférieure à 22%).

II.3. REPRODUCTION - RECRUTEMENT

II.3.1. Matériels et méthodes

II.3.1.1. Crépidules en chaînes libres (substrat coquillier mort)

II.3.1.1.1. Echantillonnage

Compte-tenu des faibles densités de crépidules à KE (<6 ind.m^{-2}) et du protocole utilisé, seuls RO et CA (Figure II-4) permettent une analyse significative dans ce chapitre. Un suivi mensuel à saisonnier (Tableau II-5) a été réalisé sur ces sites ateliers en 1999 et 2000. Le sédiment a été prélevé sur 10 cm de profondeur, en plongée afin de s'assurer de la représentativité de l'échantillon, dans un anneau PVC (diamètre : 40 cm, soit $^1/_8$ème m²) à l'aide d'une suceuse à air comprimé (Figure II-22). Les prélèvements ont été tamisés (maille de 1 mm), puis formolés au laboratoire.

Tableau II-5 : Dates et nombres de réplicats des échantillons de crépidules à RO et CA en 1999 et 2000.

		1999								2000									
Dates	avril	11 - 12 mai	8 - 10 juin	6 - 7 juillet	4 - 5 août	2 - 3 septembre	4 - 5 octobre	novembre	1er - 14 décembre	janvier	février	29 mars	28 avril	12 mai	juin	10 - 27 juillet	9 août	septembre	13 octobre	novembre
RO		2	3	1	3	3	3	-	2			3	-	3	-	3	3	-	3	
CA		3	2	3	3	3	3	-	3				3			3				

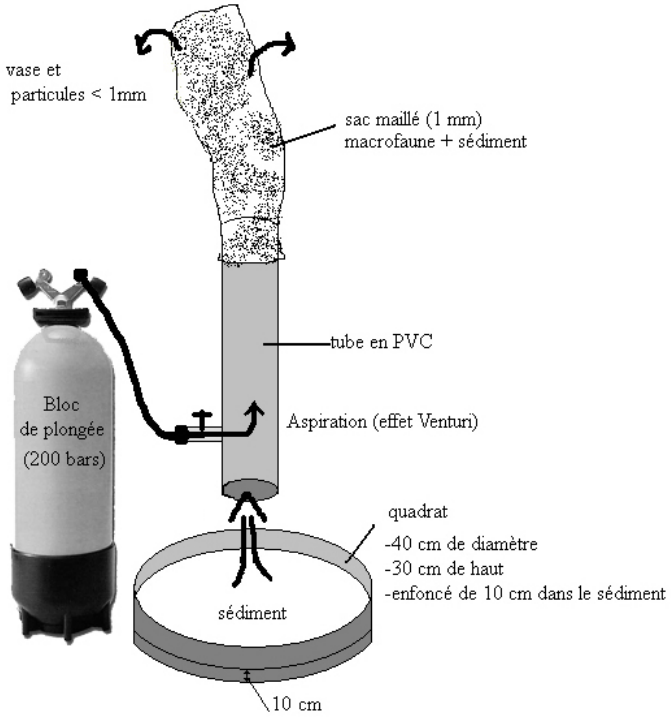


Figure II-22 : Echantillonnage par suceuse à sédiment.

II.3.1.1.2. Densité et dynamique de population

Après rinçage pendant 12 heures du formol à l'eau du robinet, sur un tamis de 1 mm, les crépidules de chaque échantillon sont triées et comptées. La densité en crépidules de chaque échantillon est calculée en rapportant l'abondance totale à la surface collectée (0,125 m²). La biomasse totale est obtenue par séchage pendant 24 heures à l'étuve (60°C) et pesée des crépidules. Auparavant, chaque crépidule est sexée selon un critère de présence/absence et de stade de développement des organes génitaux : pénis pour le stade mâle, papille génitale pour le stade femelle (Figure II-3). Les stades intermédiaires FM et Fp sont regroupés avec les femelles car les pontes observées à ces stades témoignent de leur maturité sexuelle. Les juvéniles (j) se distinguent du stade intermédiaire (I) par leur petite taille. Les autres stades intermédiaires (p et Ip), dont les caractéristiques morphologiques ainsi que la grande variabilité de la taille ne permettent pas de les distinguer systématiquement, sont classés avec le stade I dans la catégorie Int. Les tailles maximales de chaque coquille sont définies dans les trois dimensions perpendiculaires :

longueur (Ld), largeur (ld) et hauteur (hd) droites. La mesure est faite au pied à coulisse (précision d'un millimètre, Figure II-23). Le paramètre longueur droite a été préférée à la longueur curviligne en accord avec Coum (1979) qui montrait que la longueur curviligne induit une variabilité supérieure et un moins bon ajustement aux équations de croissance et d'allométrie.

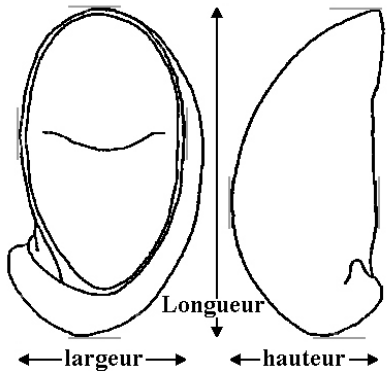


Figure II-23 : Principe de mesure des dimensions des coquilles de crépidules.

II.3.1.2. Crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* (substrat vivant)

II.3.1.2.1. Echantillonnage

Dans le cadre du suivi de la population de coquilles St-Jacques (Paulet *et al*., 1995 ; Chauvaud, 1998), des prélèvements à la drague à coquille ont été effectués mensuellement (fréquence bi-hebdomadaire au printemps) près de RO (Tableau II-6 ; Figure II-4). Ainsi, d'avril 1999 à octobre 2000, 10 à 20 coquilles de *Pecten maximus* de classe 3 (ayant passé 3 hivers) présentant des crépidules en phorésie ont été collectées aléatoirement, mises individuellement en sac puis conditionnées dans une glacière. Le dépouillement s'est fait dès le retour au laboratoire.

Tableau II-6 : Dates et nombres de réplicats (nombre de coquilles Saint-Jacques analysées) des échantillons de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* prélevés à RO en 1999 et 2000, en fonction des paramètres de la dynamique de population.

1999

Dates	janvier	février	mars	27 avril	6 mai	21 mai	16 juin	30 juin	10 juillet	30 juillet	27 août	13 septembre	13 octobre	12 novembre	7 décembre
Position.				10	-	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Taille				20	20	20	20	20	20	20	19	10	20	20	20
Ponte				10	-	10	10	10	10	10	10	20	20	20	20
Sexe				-	-	-	-	-	-	-	-	10	20	20	20
Poids secs				-	-	-	-	-	-	-	-	10	20	20	20

2000

Dates	23 janvier	18 février	3 mars	17 mars	1er avril	19 avril	4 mai	17 mai	24 mai	8 juin	26 juin	24 juillet	11 août	24 août	14 septembre	11 octobre	novembre	décembre
Position.	10	-	10	-	10	-	10	-	10	-	10	10	-	10	-	-		
Taille	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	20	10	20	10	10		
Ponte	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	20	10	20	10	10		
Sexe	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	20	10	20	10	10		
Poids secs	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	20	10	20	10	10		

II.3.1.2.2. Position des crépidules isolées ou dans la chaîne

Chaque crépidule, isolée ou à la base d'une chaîne, en contact direct avec les valves gauche ou droite de *Pecten maximus* est définie par le terme de base. La position de chaque base est représentée sur un schéma et numérotée. Le codage des positions des individus de chaque chaîne (Figure II-24) est réalisé en partant de la crépidule de la base (notée A1) et en remontant la chaîne primaire (les individus sont alors respectivement notés A2, A3, etc.). La chaîne secondaire latérale la plus proche de A1 est codée sur le même principe ; la crépidule en contact avec la chaîne primaire est alors notée B1, puis les autres B2, B3, etc. Les autres chaînes secondaires, de la crépidule A_n à A_{n+1} sont codées par le préfixe C, D, etc., chaque individu étant ensuite numéroté selon le principe précédent.

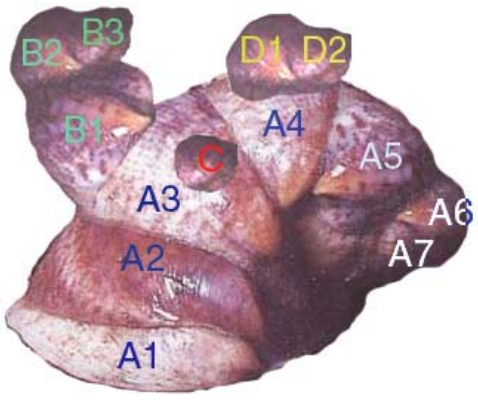


Figure II-24 : Principe de codage de la position des crépidules dans une chaîne complexe (chaîne primaire et chaînes secondaires).

II.3.1.2.3. Dynamique de population

Les crépidules de chaque échantillon (sur chaque coquille Saint-Jacques) sont sexées et mesurées selon les critères retenus au II.3.1.1.2. De plus, la présence éventuelle de pontes est notée pour chaque individu. Les poids secs de la coquille (PScoq) et des chairs (PSchair) de chaque crépidule sont mesurés à la balance de précision (± 0,1 mg) après séchage pendant 24 heures à l'étuve (60°C). Le dépouillement de la moitié des échantillons de crépidules en phorésie et une étude plus fine des pontes a été réalisé par Joëlle Richard (LEMAR, IUEM). Ces travaux ont fait l'objet d'un rapport de DEA (Richard, 2000).

II.3.1.3. Colonisation post-larvaire

II.3.1.3.1. Echantillonnage

Un suivi mensuel a été réalisé à RO (Tableau II-7 ; Figure II-4) en 1999 et 2000. La structure de captage des post-larves de crépidules et des autres espèces de la macro- et de la meiofaune benthiques a été relevée l'hiver compte-tenu des risques liés à l'activité de pêche à la drague des pectinidés, intensive de novembre à mars, dans la zone. Les collecteurs artificiels, constitués de carreaux de grès (30 x 30 cm) dont les coins ont été préalablement arrondis par meulage, permettent de rapporter l'abondance post-larvaire observée à une unité de surface. Cette structure de captage a été préférée aux collecteurs japonais (sacs maillés en pleine eau) en raison de sa plus grande efficacité pour le recrutement et la survie des post-larves de crépidules (Chauvaud, 1998). Ces carreaux ont été trempés en bac d'eau de mer filtrée au minimum 15 jours avant leur utilisation afin de favoriser les fixations (traces chimiques et film bactérien ; Rodriguez et al., 1993). Une table en inox (prototype SEDEP, 2,6 x 1,85 m) comportant 24 carreaux a été immergée à RO le 7 avril et relevée le 2 novembre 1999. Les pieds de la table sont ajustés au fond pour positionner les collecteurs à quelques centimètres de l'interface eau-sédiment sans risque d'enfouissement. L'expérience a été reconduite en 2000 avec une immersion le 19 février et une relève le 1er novembre. Chaque mois, 3 carreaux sont relevés en plongée et remplacés par 3 nouveaux carreaux, afin d'obtenir un temps d'immersion croissant à chaque rotation (Figure II-25). Le nombre de réplicats, la durée et le pas d'échantillonnage ont été choisis afin d'obtenir une colonisation et une surface minimale représentatifs (Chauvaud, 1998). Chaque collecteur est récupéré en plongée et placé dans un sac Ziploc étanche avant d'être formolé au laboratoire puis stocké verticalement. Pour des raisons de temps, seule la première série de rotations (carreaux immergés à la première date) a été exploitée.

Tableau II-7 : Dates de relève, nombre de réplicats et durée d'immersion des collecteurs plans à RO en 1999 et 2000. Im = immersion de la table et des 24 carreaux vierges.

	1999									2000										
Dates	7 avril	11 mai	8 juin	6 juillet	4 août	3 septembre	5 octobre	2 novembre	décembre	janvier	19 février	29 mars	avril	12 mai	9 juin	10 juillet	9 août	septembre	13 octobre	1er novembre
réplicats	-	3	3	3	3	3	3	3			-	2	-	3	3	3	3	-	3	3
Durée (j.) d'immersion	Im	34	62	90	119	149	181	209			Im	39	-	83	111	142	172	-	237	256

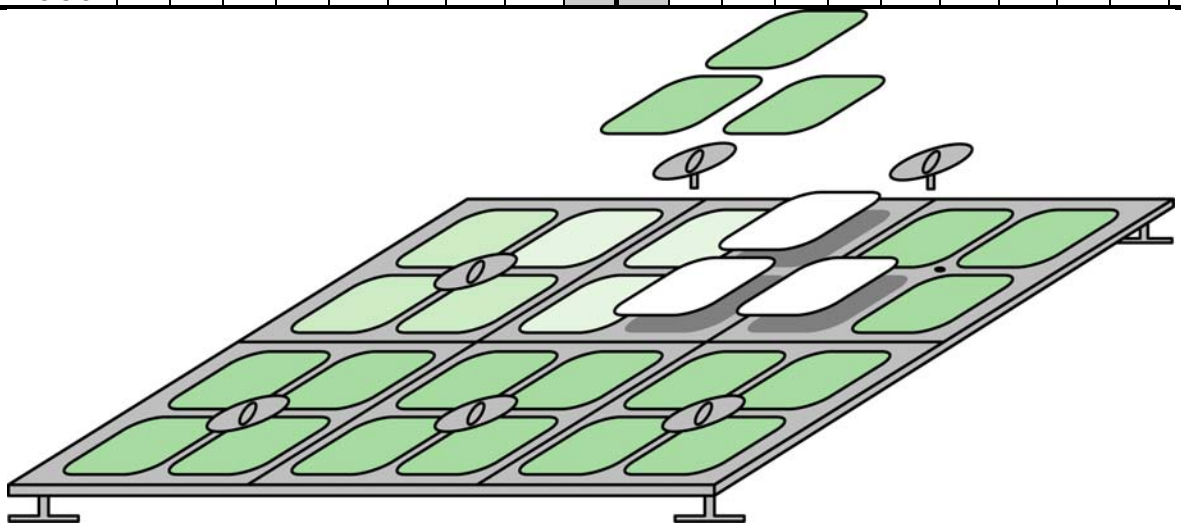


Figure II-25 : Schéma de la table de collecteurs plans. Trois carreaux sont relevés à chaque date et remplacés par 3 nouveaux. La rotation au 3ème mois d'immersion est ici illustrée.

II.3.1.3.2. Densités de crépidules

Après rinçage du carreau en bac à faible débit, l'eau récupérée est passée sur une colonne de tamis AFNOR de 500, 200 et 80 µm et les refus sont conservés dans l'alcool en piluliers. Les crépidules contenues dans le pilulier > 500 µm sont alors déterminées et comptées intégralement. La fraction 200-500 µm est sous-échantillonnée ($^1/_4$) dans une cuve de Dolfus par comptage, après homogénéisation, de 5 lignes choisies aléatoirement sur 20. La fraction 80-200 µm est sous-échantillonnée ($^1/_{57}^{ème}$) après homogénéisation par prélèvement de 5 ml dans un ballon de 285 ml. La matière organique du carreau est colorée 12 heures par trempage au rose Bengale. Le carreau est alors recouvert d'un cadre quadrillé qui permet de subdiviser sa surface en unités d'1 cm² (Figure II-26) puis immergé dans un bac mobile (l'eau affleurant sa surface) surmonté d'une loupe binoculaire. Les crépidules encore fixées sont comptées sur 5 lignes, soit un sous-échantillonnage au $^1/_6^{ème}$, qui est la surface minimale représentative du collecteur (Chauvaud, 1998). La densité en crépidules de chaque échantillon est calculée en rapportant l'abondance totale à la surface du carreau (0,09 m²). Le

dépouillement des échantillons de 2000 a été réalisé par Claire Mangold (LEMAR, IUEM). Ces travaux ont fait l'objet d'un rapport de DEA (Mangold., 2003).

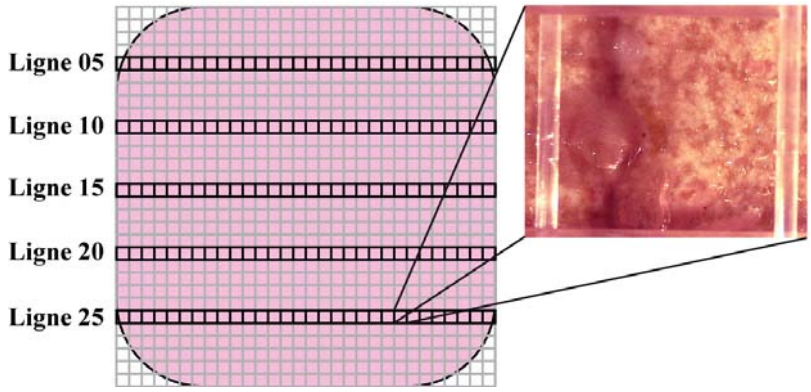


Figure II-26 : Sous-échantillonnage en lignes sur un carreau collecteur. La photo illustre 1 cm².

II.3.1.4. Traitements statistiques

La moyenne et la variance à chaque date sont calculées sur les valeurs des réplicats. Les moyennes et variances saisonnières, annuelles ou globales (toute la période d'étude) sont calculées sur les valeurs journalières obtenues par interpolation entre les dates couvrant la période considérée. La normalité et l'égalité des variances n'étant pas des conditions souvent respectées par les données, les test non paramétriques ont été systématiquement utilisés. Le test de Kruskal-Wallis permet de tester l'homogénéité de plusieurs séries de valeurs (abrégé KW avec un seuil d'acceptation généralement fixé à 5%). La différence entre les moyennes est testée par comparaison de rang de Kolmogorov-Smirnov (abrégé KS, avec un seuil d'acceptation généralement fixé à 5%). La corrélation entre deux séries de données est décrite par un coefficient de corrélation (r^2) et un coefficient de Pearson (abrégé P, au seuil de 5%).

Les histogrammes de taille (Ld) sont lissés par la moyenne mobile centrée d'ordre 3 :

$F'_{Ld} = (F_{Ld-1}+2.F_{Ld}+F_{Ld+1})/4$ avec F_{Ld} = fréquence (%) des crépidules de longueur droite Ld (mm)

II.3.2. Résultats

II.3.2.1. Reproduction

II.3.2.1.1. Fréquences et évolutions des stades sexuels

Les valeurs moyennes des fréquences des stades sexuels (Tableau II-8 ; Figure II-27) montrent une dominance du stade mâle (44,8 à 53,1%), représenté par près de la moitié des individus, quel que soit le site ou le support (différences non significatives : KS, $p > 5\%$). Les proportions de femelles présentent des différences significatives (KS, $p < 0,1\%$) entre les sites et entre les supports (chaînes libres ou en phorésie sur *Pecten*). Le stade femelle est près de

deux fois moins représenté à RO dans les chaînes libres que le stade mâle. Cette proportion de femelles est similaire (KS, $p > 5\%$) entre CA (libres) et RO (phorésie). Le nombre moyen observé de mâles par femelle (ratio M/F) est significativement différent entre les sites (KS, $p < 0{,}5\%$) et entre les supports (KS, $p < 0{,}1\%$). Il y a près de deux fois plus de mâles par femelle à RO (libres) qu'à CA (libres) ou que sur les crépidules en phorésie. Il n'y a aucune différence significative (KS, $p > 5\%$) entre les sites et les supports dans les proportions moyennes de juvéniles (j). La proportion d'individus en phase de différenciation sexuelle (Int) est légèrement supérieur (KS, $p < 5\%$) à RO dans les chaînes libres.

Tableau II-8 : Moyennes globales et écarts-types des fréquences des stades sexuels et du ratio Mâle/Femelle à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) en 1999-2000.

Stades	CA-libre	RO-libre	RO-phorésie
% j	8,4±2,8	12,7±3,8	14,9±7,1
% Int	15,5±1,1	18,5±4,4	14,4±3,0
% M	46,7±3,3	53,1±7,0	44,8±9,4
% F	29,4±4,1	15,7±2,1	25,9±5,8
M/F	1,65±0,31	3,46±0,60	1,91±0,72

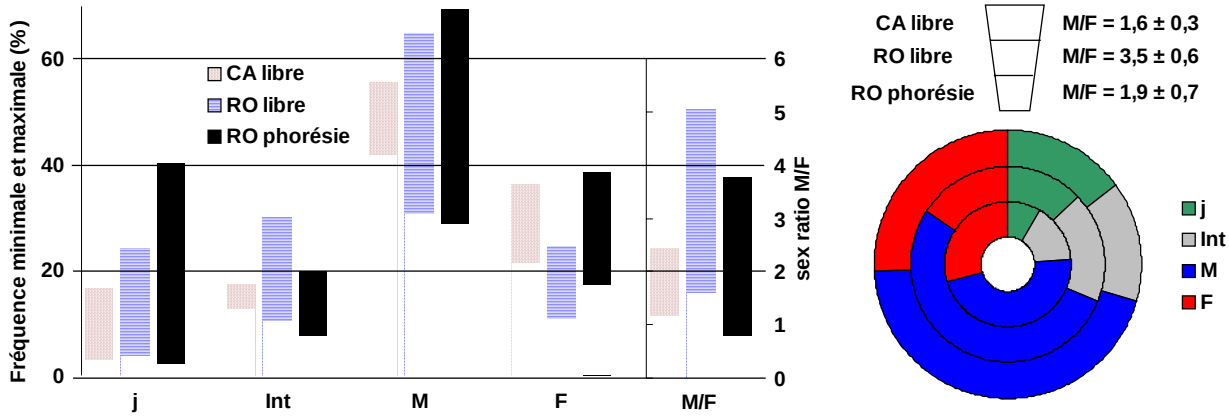


Figure II-27 : Valeurs minimales, maximales et moyennes globales des fréquences des stades sexuels et du ratio Mâle/Femelle à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) en 1999-2000.

L'évolution des fréquences des stades sexuels (Figure II-28) montre des différences notables entre les sites et les supports de fixation. CA (chaînes libres) est le site qui présente la plus grande stabilité dans le temps de ces proportions. Cependant, les échantillons de 2000 à CA sont insuffisants pour refléter les variations mensuelles cette année là. Ces proportions sont également relativement stables à RO (chaînes libres) avec néanmoins une baisse progressive de la fréquence du stade mâle et du ratio M/F de mars à juillet 2000, suivie d'un retour rapide (1 mois) aux proportions moyennes des stades sexuels en août 2000. Cette tendance est liée à la forte augmentation concomitante des proportions de juvéniles et d'individus en phase transitoire atteignant des maxima respectifs de 24 et 30% en juillet 2000. Cependant, le ratio M/F continue de chuter pour atteindre un minimum de 1,6 le 13 octobre 2000 (équivalent à la valeur moyenne de CA).

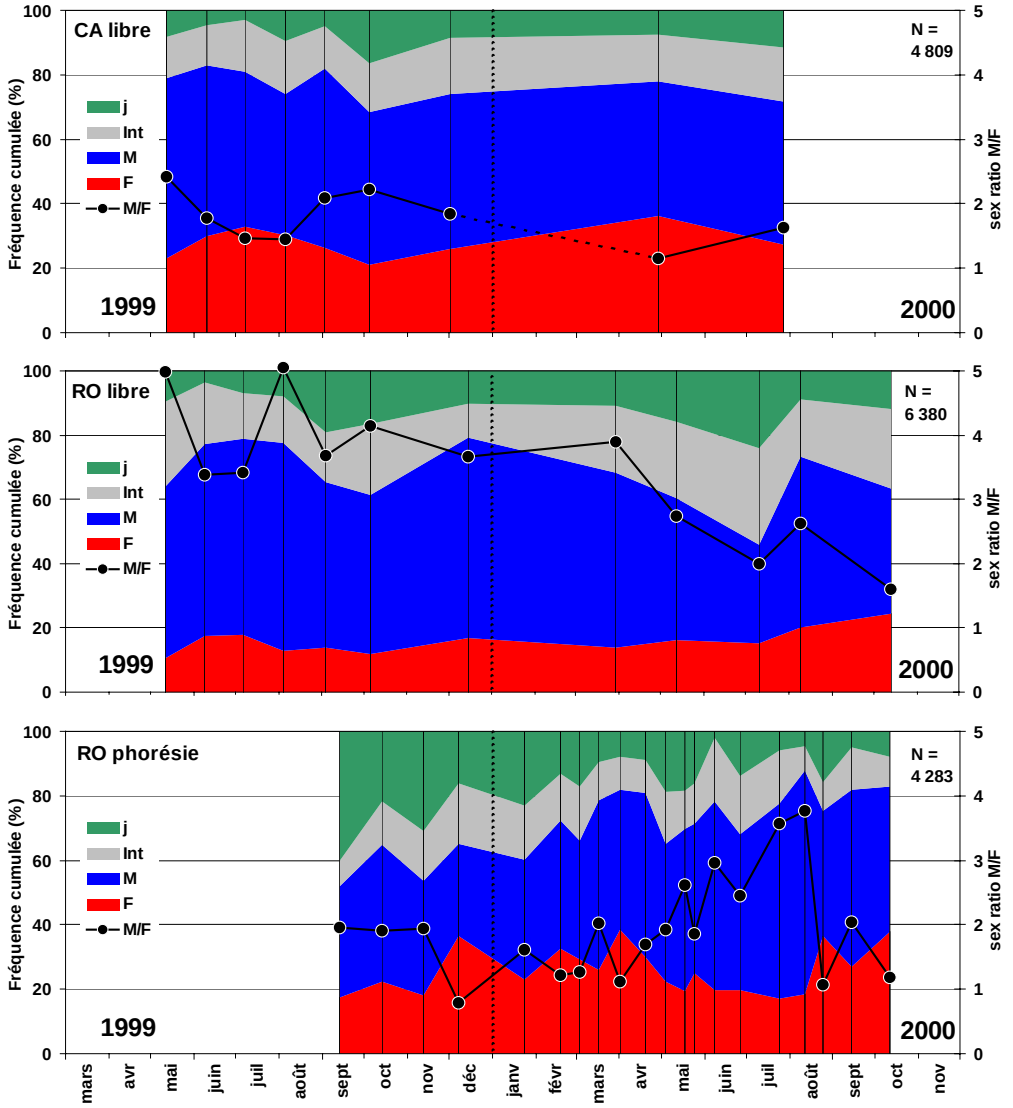


Figure II-28 : Evolution des fréquences cumulées des stades sexuels et du ratio M/F à RO et CA (chaînes libres) et à RO (crépidules en phorésie) de 1999 à 2000.

Ces tendances ne se retrouvent pas pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*. Ainsi, la proportion de mâles et le ratio M/F augmentent globalement depuis décembre 1999 jusqu'à des maxima observés respectifs de 69% et 3,8 en août 2000. Cette évolution est à relier à la baisse importante de la proportion de juvéniles de septembre 1999 à octobre 2000 (passant respectivement de 40 à 8%). Une baisse du ratio M/F et des valeurs plus fortes de la proportion de femelles sont observables à l'hiver-printemps 1999 et à l'automne 2000.

II.3.2.1.2. Période et fréquence des pontes (phorésie sur Pecten maximus)

Pour les crépidules en phorésie sur *Pecten* à RO, les femelles ovigères les plus précoces dans la saison de reproduction sont observées le 18 février 2000 et la plus tardive le 12 novembre 1999 (un individu). Globalement, la période d'incubation des œufs s'étale de la

fin-février à octobre (Figure II-29). La proportion de femelles ovigères augmente au printemps et atteint un maximum de 86% des femelles (soit 21% de la population) le 24 mai 2000, puis décroît fortement jusqu'à l'automne (avec seulement 48% de femelles incubantes dès le 26 juin et 11% le 14 septembre). Cette forte baisse témoigne d'éclosions et d'émissions massives de larves véligères pendant cette période. Un autre pic (avec 57% de femelles ovigères) est noté le 24 juillet 2000 et peut correspondre à de nouvelles incubations (femelles ayant déjà pondu et produisant à nouveau des œufs, comme l'a observé Le Gall (1980) en élevage). Le pic de fréquence des femelles ovigères dans la population (13% Fo-population) du 24 août 2000 correspond à un doublement de la proportion de femelles (%F) et non à une augmentation des proportions de femelles devenues ovigères (%Fo-femelles). L'absence de sexage avant septembre 1999 ne permet pas de comparaison avec 2000.

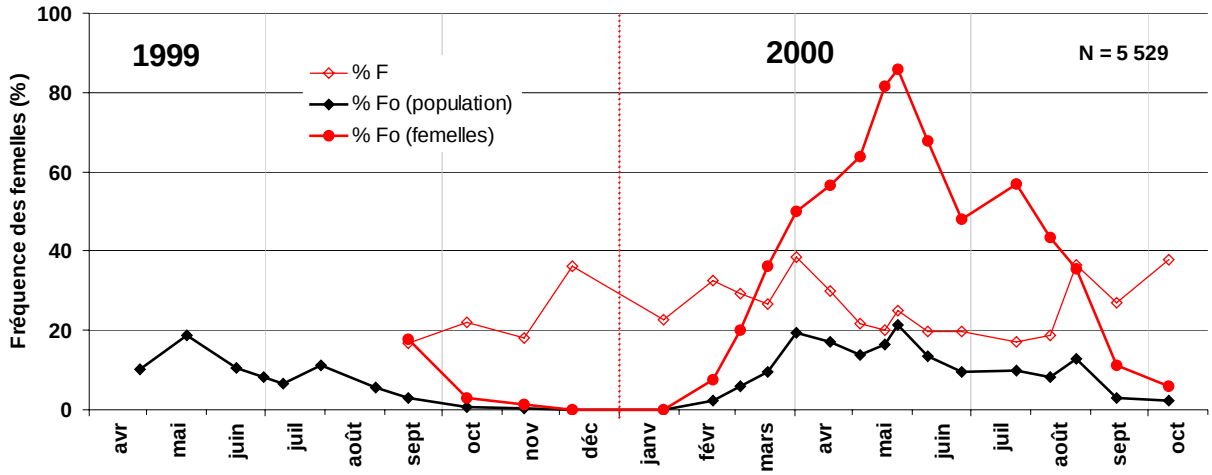


Figure II-29 : Evolution des fréquences des femelles (F) et des femelles ovigères (Fo, rapportées à la population totale en noir et au nombre de femelles en rouge) à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000.

II.3.2.2. Recrutement

II.3.2.2.1. Colonisation post-larvaire

En 1999, la colonisation des collecteurs plans par les crépidules est relativement rapide et massive (Figure II-30) : la densité atteint 2426 ± 734 individus.m^{-2} le 8 juin (64ème jour d'immersion) et augmente jusqu'à un maximum observé de 3682 ± 939 individus.m^{-2} le 6 juillet. Après cette date, la densité de crépidules diminue jusqu'à atteindre un minimum observé de 167 ± 117 individus.m^{-2} le 3 septembre. Ensuite, un deuxième pic de plus faible amplitude présente un maximum observé de 767 ± 164 individus.m^{-2} le 5 octobre. La densité observée le 2 novembre, après 209 jours d'immersion, est de 607 ± 200 individus.m^{-2} soit seulement 16,5% du maximum observé début juillet.

En 2000, les densités de crépidules évoluent avec une amplitude moindre et un décalage temporel (1 mois) par rapport à 1999. Ainsi, les premières crépidules sont observées le 12 mai (83ème jour d'immersion) et la densité maximale observée est de 1200 ± 378 individus.m^{-2} le 9 juin (soit seulement 32,6% du maximum observé début juillet 1999). Après cette date, la densité de crépidules atteint un minimum observé de 522 ± 171 individus.m^{-2} le 9 août, soit plus de 3 fois le minimum observé en 1999. Cependant, l'absence d'échantillonnage en septembre 2000 ne permet pas de préciser l'occurrence éventuelle d'un minimum à cette date. Ensuite, les densités restent stables (augmentation non significative). La densité observée le 1er novembre, après 256 jours d'immersion, est de 659 ± 28 individus.m^{-2}, soit 54,9% du maximum observé début juin. Cette densité avant l'hiver est proche de celle observée en 1999.

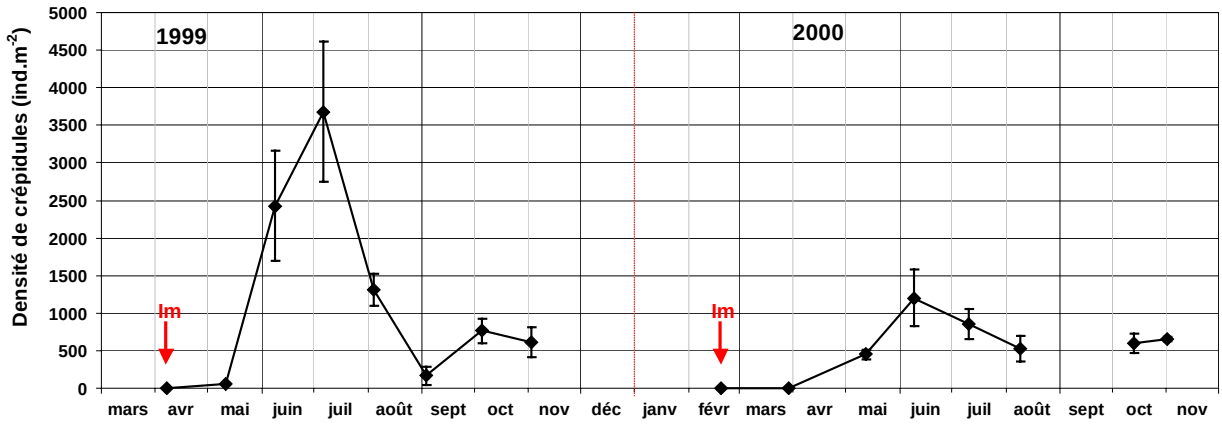


Figure II-30 : Evolution de la densité moyenne de crépidules sur les collecteurs artificiels à RO en 1999 et 2000. La date d'immersion des collecteurs est indiquée par une flèche rouge pour chaque année.

II.3.2.2.2. Variabilité spatiale et temporelle du recrutement sur les sites ateliers

La distribution des densités pour chaque taille (longueur droite) de crépidules à CA et RO (chaînes libres et en phorésie) permet de distinguer des modes pour les plus jeunes crépidules (Figure II-31). Leur évolution peut être suivie pendant une année après leur apparition. Les résultats sur la croissance (*cf.* II.4.2.3 ; Figure II-43) permettent de regrouper en première approximation les individus d'une même classe d'âge dans des classes de taille définies pour chaque saison, quel que soit le site ou le support (Tableau II-9) :

Tableau II-9 : Classes de taille (longueur droite) des premières classes d'âge de crépidules selon les saisons.

Saison	Classe 0 (recrutement de l'année)	Classe 1 (recrutement de l'année précédente)
Eté	[1 – 8] mm	[9 – 18] mm
Automne	[1 – 10] mm	[11 – 20] mm
Hiver	[1 – 10] mm	[11 – 20] mm
	Classe 1	Classe 2
Printemps	[2 – 12] mm	[13 – 23] mm

Ainsi, les crépidules dont la taille est inférieure à 12 mm en mai 1999 sont issues du recrutement de 1998. Cette classe d'âge présente des tailles comprises entre 11 et 20 mm en octobre 1999, alors que les crépidules inférieures à 10 mm sont issues du recrutement de l'année. Les tailles limites de ces classes peuvent compter des individus de tailles extrêmes de part et d'autre de deux cohortes successives, induisant une variabilité supplémentaire lors du cumul des densités au sein d'une même classe d'âge.

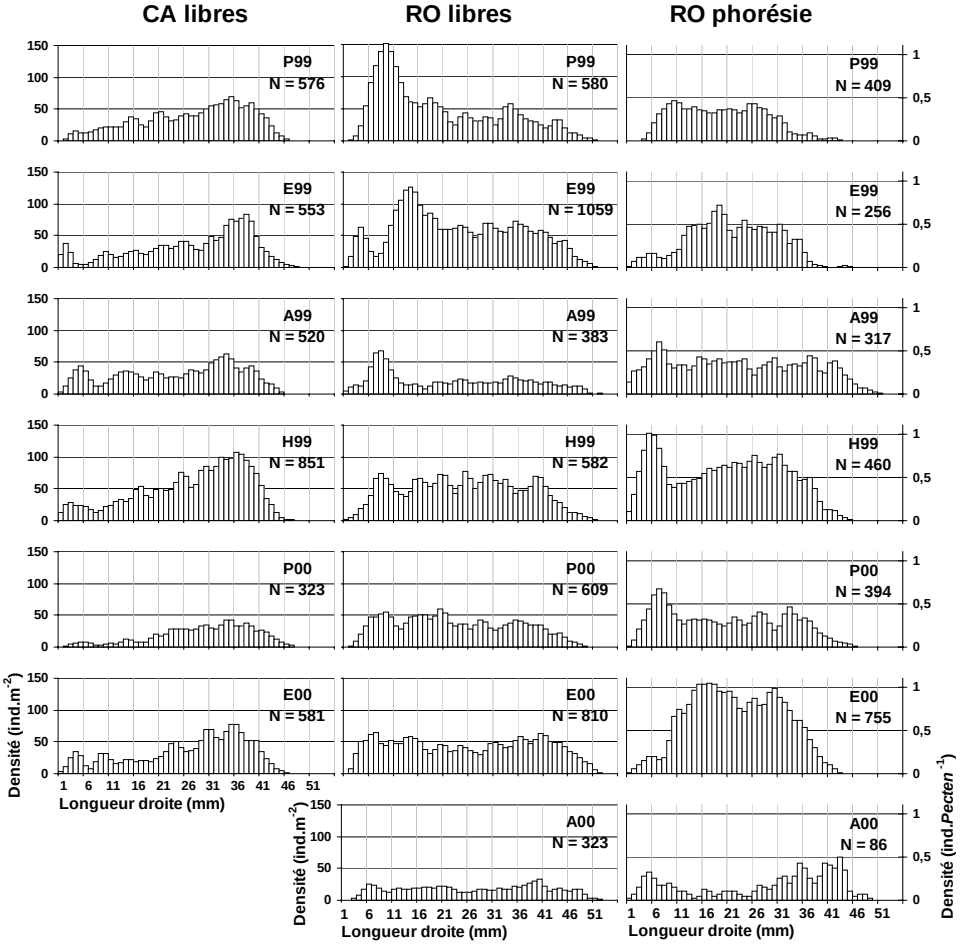


Figure II-31 : Evolution saisonnière des densités par longueur droite de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. P = printemps (mai), E = été (août), A = automne (octobre), H = hiver (décembre-janvier).

La densité d'une classe d'âge est moyennée sur les réplicats, pour chaque date caractérisant une saison. La fréquence de cette densité est rapportée à la densité totale de crépidules pour permettre de relativiser l'importance de ce recrutement sur un même site. L'évolution des densités et des fréquences moyennes des jeunes classes d'âge montre des différences selon le site ou le type de support (Figure II-32). Le faible nombre de réplicats et l'incertitude sur l'erreur d'estimation des densités lors du cumul d'une classe de taille ne permettent pas de tester ces différences. La densité des crépidules en phorésie est rapportée à une coquille Saint-Jacques (classe 3) et non une unité de surface.

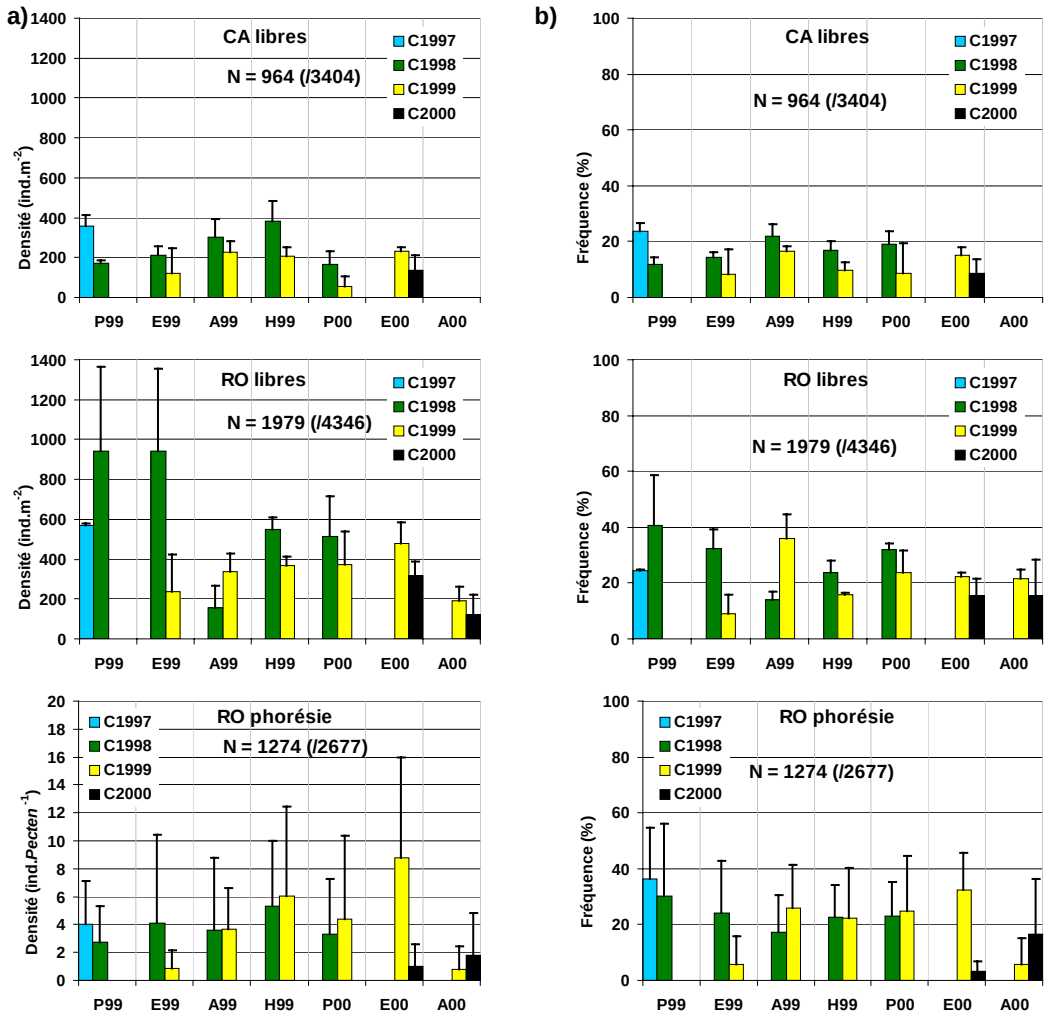


Figure II-32 : Evolution saisonnière des densités moyennes (a) et des fréquences moyennes (b) par classe d'âge des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. P = printemps (mai), E = été (août), A = automne (octobre), H = hiver (décembre-janvier), C = classe d'âge.

• Recrutement 1997 : Cette classe d'âge observée au printemps 1999 correspond à des individus âgés d'1,5 à 2 ans, ayant passé deux hivers. Sa densité moyenne est de 360 ind.m^{-2} à CA alors qu'elle atteint 568 ind.m^{-2} à RO (chaînes libres). La fréquence de cette classe d'âge est similaire sur les deux sites (24%) et atteint 36% pour les crépidules en phorésie sur *Pecten*.

• Recrutement 1998 : Cette classe d'âge observée au printemps 1999 correspond à des individus âgés de 0,5 à 1 an, ayant passé un hiver. Sa densité moyenne est de 173 ind.m^{-2} à CA alors qu'elle atteint 940 ind.m^{-2} à RO (chaînes libres). La fréquence de cette classe d'âge dans la population est maximale à RO (chaînes libres ; 40%) et minimale à CA (12%) à cette date. La légère augmentation observée à CA peut être liée à l'incertitude de la mesure et/ou à une mortalité supérieure des crépidules plus âgées. La cohorte 1998 représente 19% (165 ind.m^{-2}) de la population de CA au printemps 2000, soit une valeur inférieure à celle de

la cohorte 1997 au même âge (printemps 1999). A RO (chaînes libres), cette proportion initiale diminue légèrement pour atteindre 32% (515 ind.m^{-2}) au printemps 2000, soit une proportion supérieure à la cohorte 1997 au même âge. La faible valeur observée à l'automne 1999 est aberrante compte tenu de la suite de l'évolution. La cohorte 1998 suit une évolution similaire à celle des chaînes libres pour les crépidules en phorésie à RO. Elle représente 30% de la population au printemps 1999 contre 23% au printemps 2000, soit une valeur inférieure à la cohorte 1997 au même âge.

- Recrutement 1999 : Cette classe d'âge apparaît à l'été 1999, correspondant aux premiers recrutements de l'année et est suivie jusqu'en 2000. L'augmentation à l'automne-hiver 1999 des densités et fréquences moyennes intègre les derniers recrutements. Sa densité moyenne au printemps 2000 est de 56 ind.m^{-2} à CA. Cette faible valeur est sous-estimée compte-tenu des densités observées à l'été 2000 (229 ind.m^{-2}). La fréquence de cette cohorte est comprise entre 9 et 15% début 2000, soit une valeur proche de celle de la cohorte 1998 au même âge (début 1999). A RO (chaînes libres), la densité moyenne au printemps 2000 est de 371 ind.m^{-2} (24%), soit une valeur très inférieure à celle de la cohorte 1998 au même âge (printemps 1999). La cohorte 1999 représente 25% de la population pour les crépidules en phorésie au printemps 2000, soit une valeur comparable à celle de la cohorte 1998 au même âge.

- Recrutement 2000 : Cette classe d'âge apparaît à l'été 2000, correspondant aux premiers recrutements de l'année. L'absence de données à l'automne 2000 à CA ne permet pas de quantifier l'intégralité du recrutement 2000 pour cette classe d'âge. Cependant, la densité moyenne à CA en août 2000 (136 ind.m^{-2}, soit 9%) est proche de celle de la cohorte 1999 au même âge (120 ind.m^{-2}, soit 8% à l'été 1999). A RO, les proportions des recrues 2000 sont similaires à l'automne 2000 pour les crépidules en chaînes libres (avec une densité moyenne de 123 ind.m^{-2}) et celles en phorésie, soit environ 16%. Cependant, cette valeur était atteinte dès l'été pour les chaînes libres, dénotant un recrutement essentiellement estival, alors que cette classe d'âge ne représentait à cette date que 3% de la population en phorésie sur *Pecten*, impliquant un recrutement essentiellement automnal. Les proportions automnales de cette classe d'âge sont inférieures à celles de la classe 1999 au même âge (respectivement 36 et 26% à l'automne 1999 pour les chaînes libres et les crépidules en phorésie).

II.3.3. Discussion

II.3.3.1. Phénologie de la reproduction

II.3.3.1.1. Fréquences et évolutions des stades sexuels

Si plusieurs études antérieures (*cf*. II.1.2.2) ont décrit les modalités et les facteurs influençant le changement de sexe, très peu d'entre elles se sont intéressées à la variabilité spatiale et temporelle des proportions des stades sexuels au sein d'une même population. En l'occurrence, les différences observées entre les sites et les types de supports indiquent que les "sous-populations" étudiées ici ont une démographie différente en 1999-2000.

La comparaison des deux sites présentant de fortes densités de crépidules en chaînes libres (équivalentes en 2000, *cf*. II.4.2.1.1) montre une forte variabilité spatiale dans l'évolution des proportions des stades sexuels. Cette dissemblance globale due à une forte différence initiale (printemps 1999) s'atténue à l'automne 2000. La valeur moyenne du sex-ratio à CA (M/F = 1,65±0,3) est proche de celle observée par Coum (1979) en novembre 1976 à Lanvéoc (rade de Brest, fortes densités) pour les chaînes libres (1,6). Les valeurs de 1,5 et 1,4 sont relevées respectivement à Luc-sur-mer (Normandie, 1973) et en rade de Brest (1978) par Le Gall (1980). Blanchard *et al*. (2001) obtiennent des valeurs moyennes de 1,67 et 2,14 sur les fortes densités de crépidules de deux stations de la baie de S^t-Brieuc en 1998. Bernas (2003) observe un rapport M/F de 1,56 en avril 2002 sur une station anciennement et fortement colonisée de la baie du Mont S^t-Michel. Ces valeurs caractériseraient des populations bien implantées et en équilibre démographique, bénéficiant de recrutements modérés mais réguliers, comme l'observait Wilczinski (1958) à Woods Hole (Etats-Unis), un des sites d'origine de la crépidule, avec un rapport M/F de 1,4.

En comparaison, la population de RO (chaînes libres) apparaît fortement déséquilibrée en 1999 (rapport M/F compris entre 3,4 et 5,0), avec un retour à une situation plus équilibrée fin 2000 (1,6 à 2,7). Ce résultat, imputable aux fortes proportions de juvéniles et de jeunes mâles, témoigne d'une différence d'intensité des recrutements sur ces deux sites. Bernas (2003) observait le même phénomène sur une station récemment colonisée à l'extérieur de la baie du Mont S^t-Michel (M/F = 2,57, forte proportion de jeunes crépidules) ainsi que Sauriau *et al*. (2002) au nord du bassin de Marennes-Oléron (M/F = 2,25). A l'opposé, Le Gall (1980) décrit une population vieillissante (très mauvais recrutement depuis 3 à 4 ans) à Luc-sur-mer en 1978 avec un ratio M/F inférieur à 0,3 (68,3% de femelles).

D'une manière générale aux deux sites, la proportion de juvéniles augmente et atteint un maximum en été-automne, période de recrutement. La proportion des individus en phase de transition (Int) est surtout influencée par celle des juvéniles. Aucune saisonnalité n'est observable dans la différenciation sexuelle pour les crépidules à CA. L'augmentation de la proportion des stades de transition (Int) notable au printemps-été 2000 à RO est liée aux forts recrutements précédents et à la maturation des stades transitoires mâle/femelle pendant cette période. La baisse du ratio M/F au printemps-été, associée à une légère augmentation de la proportion des femelles, témoigne de la dominance du phénomène de transition du stade mâle vers le stade femelle, via les stades intermédiaires, dans la dynamique démographique de la population à cette période sur ces deux sites (en accord avec Hoagland, 1978 et Coum, 1979). Sauriau *et al*. (2002) observent par contre une augmentation des proportions des stades transitoires (I) d'août 2000 à février 2001 à Marennes-Oléron. En rade, la maturation rapide (Le Gall *et al.*, 1974 ; Coum, 1979) vers le stade mâle des juvéniles issus des recrutement de l'été-automne inverse cette tendance sur le ratio M/F et le pourcentage de femelles, traduisant un ré-équilibre du sex-ratio par l'arrivée de ces nouveaux mâles pendant l'automne-hiver.

Les crépidules en phorésie sur *Pecten* (RO) connaissent une dynamique très différente de celle des chaînes libres en 2000. Le ratio M/F proche de 2 à l'automne 1999 doit être modulé par la forte proportion de juvéniles. L'augmentation rapide ensuite de la proportion de mâles (se répercutant sur le rapport M/F) jusqu'à l'été 2000, puis un retour très rapide (2 semaines) à des proportions moyennes équivalentes à celles des chaînes libres à l'automne 2000, traduit un déséquilibre important dans la dynamique démographique (associé à une baisse des proportions de femelles depuis le printemps). Aucune tendance à l'échelle annuelle n'est décelable pour les proportions des stades intermédiaires et des femelles. La nature instable des proportions des stades sexuels peut être liée à la variabilité du recrutement, mais aussi à la nature du substrat vivant, ainsi qu'au fait que la zone échantillonnée est plus vaste (et donc plus hétérogène) que celle des sites ateliers. La coquille Saint-Jacques est un support limité dans l'espace et le temps pour l'expansion des crépidules (en terme de densités et de structure des chaînes) et cela peut influencer la dynamique démographique des crépidules en phorésie. Coum (1979) observait également en novembre 1976 un déséquilibre démographique (M/F = 2,5) pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*. Ce déséquilibre augmentait en proportions inverses avec la taille du support vivant (soit 2,65 pour *Aequipecten opercularis* et 5,52 pour *Chlamys varia*). En rade de Brest, de 1999 à 2000 (cette étude), des crépidules adultes n'ont été observées en phorésie sur *Aequipecten opercularis* que très rarement et jamais sur *Chlamys varia*.

II.3.3.1.2. Période, intensité et fréquence des pontes (phorésie sur Pecten maximus)

La période d'incubation des œufs (de mi-février à octobre) des crépidules en phorésie sur *Pecten* en 2000 est un peu plus longue que celle observée par Coum (1979) à Lanvéoc en 1978 (mars à septembre). La proportion de femelles ovigères par rapport aux femelles dans les chaînes libres y atteignait un maximum inférieur (65 à 70%) mais plus étalé (d'avril à juillet). Lubet et Le Gall (1972) observent la même période (mi-février à octobre) de 1967 à 1970 pour la population du Quihot (Normandie), avec un maximum de 80 à 90% de femelles incubantes en mai-juin. Deslous-Paoli (1985) et Blanchard *et al*. (2001) obtiennent des résultats très similaires pour les populations de Marennes-Oléron (avec un maximum non quantifié en mai-juin 1982) et de la baie de Saint-Brieuc (avec un maximum de 90% en mai). Sauriau *et al*. (2002) notent la présence de femelles ovigères de février à septembre 2001 (avec un maximum de 90% en juin) au nord du bassin de Marennes-Oléron. Chipperfield (1951) observe par contre une période d'incubation des œufs plus réduite pour la population de crépidules de la rivière Blackwater (Angleterre) en 1947 (de la fin avril à la fin septembre) avec un maximum de femelles ovigères (90%) en mai-juin. Cette période de reproduction plus restreinte serait due en partie aux basses températures hivernales et printanières (négatives jusqu'en mars). Cet auteur conditionne l'apparition des premières femelles ovigères à une température de l'eau supérieure à 10°C, précisant cependant que ce facteur ne semble pas conditionner la durée et l'intensité des pontes par la suite.

La comparaison de l'évolution des fréquences de femelles ovigères avec celle de la température et de la production primaire phytoplanctonique (Figure II-33) montre que l'apparition et l'augmentation de la proportion de femelles ovigères coïncident en 2000 avec l'augmentation de la température de l'eau de fond, à partir de la valeur de 10°C atteinte fin février. Ces résultats, ainsi que l'absence de corrélation entre la température et la baisse de ces proportions de mai jusqu'à la fin de la période d'incubation, sont compatibles avec les observations de Chipperfield (1951). En outre, il est intéressant de remarquer que la période d'incubation est proche de la période de production primaire. L'éclosion et la dispersion des larves véligères dans la masse d'eau, avec un délai moyen de 3 semaines d'incubation des œufs par femelle, coïncident exactement en 2000 avec la période d'intensité maximale de production primaire (blooms), source d'alimentation de ces larves. Les émissions massives de ces larves à partir de la fin mai soulignent alors l'importance de la nature et de l'intensité des blooms estivaux et automnaux sur cette phase (pélagique et planctonophage) du cycle de vie de cette espèce.

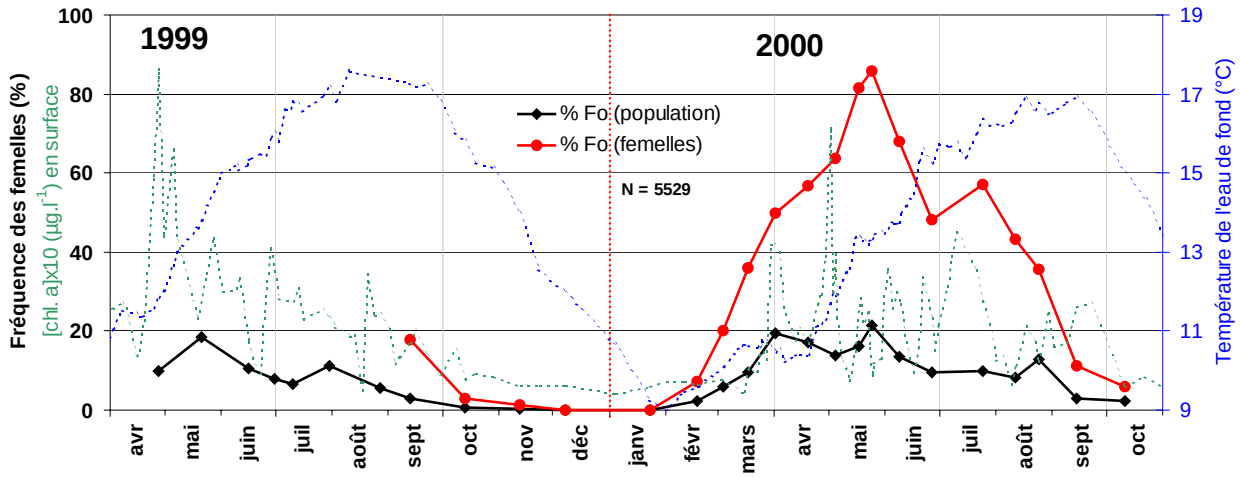


Figure II-33 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* dans l'eau de surface (pointillés verts), de la température de l'eau de fond (pointillés bleus) et des fréquences des femelles ovigères (rapportées à la population totale en noir et au nombre de femelles en rouge) à RO (phorésie) en 1999-2000.

Les travaux de Richard (2000) sur l'évolution des proportions des femelles en phorésie sur *Pecten* (à RO) en fonction des différents stades de maturation des œufs (Figure II-34) permettent de préciser la dynamique des pontes en 2000. Les premiers stades de l'embryogenèse soulignent quatre périodes de ponte (émission d'œufs, en début d'incubation) : de la mi-février à la mi-mars, en avril, de la fin mai à début juillet, et la dernière en août. Sauriau *et al*. (2002) observent des périodes assez semblables au nord du bassin de Marennes-Oléron en 2001, mais en subdivisant la troisième période en deux (soit 5 périodes de ponte). Le dernier stade permet de définir les périodes d'émission des larves véligères dans la masse d'eau correspondant à ces pontes : en avril, de mai à mi-juillet (période principale concernant plus de la moitié des femelles de la population et réunissant les deux périodes de pontes intermédiaires, avec un maximum d'œufs prêts à éclore à la fin juin), puis d'août à octobre (avec des proportions de femelles incubantes et des densités de larves émises de plus en plus faibles à cette période). Sauriau *et al*. (2002) observent des périodes similaires d'émission des larves mais en distinguant deux périodes de mai à mi-juillet. On peut remarquer que le temps de maturation des embryons passe de un mois et demi pour la première ponte à un peu moins d'un mois pour la dernière, en corrélation avec la température (Richard, 2000). Ces durées d'incubation des œufs sont compatibles avec la valeur de un mois citée dans la littérature (Conklin, 1897 ; Chipperfield, 1951 ; Coum, 1979 ; Pechenik, 1990 ; Sauriau *et al*., 2002). Il faut préciser qu'une même femelle peut pondre au moins deux fois pendant la période de reproduction, comme l'a observé Le Gall (1980) dans un élevage. Richard (2000) proposait un modèle théorique de succession des pontes, selon l'hypothèse qu'une femelle peut pondre deux fois dans l'année. La Figure II-35, adaptée d'après ce modèle, résume les périodes de

pontes et d'émission des larves véligères, en fonction de la proportion de femelles incubantes. La première ponte concernerait 35% des femelles dont la plupart sont âgées (Richard, 2000). Lors des deuxième et troisième périodes de pontes, la grande majorité des femelles sont ovigères. Les femelles ayant émis des larves en avril (issues de la première ponte) pondent donc à nouveau en fin de printemps. Les jeunes femelles, récemment matures à cette période, participent également aux pontes. Seulement 15% des femelles présentent des pontes tardives. Ainsi, sous l'hypothèse de deux pontes successives par femelle et par an, 35% des femelles participeraient aux première et deuxième périodes de pontes, 50% aux deuxième et troisième périodes et 15% aux troisième et quatrième périodes. Le temps de maturation des embryons est proportionnel à la température, en accord avec Richard (2000).

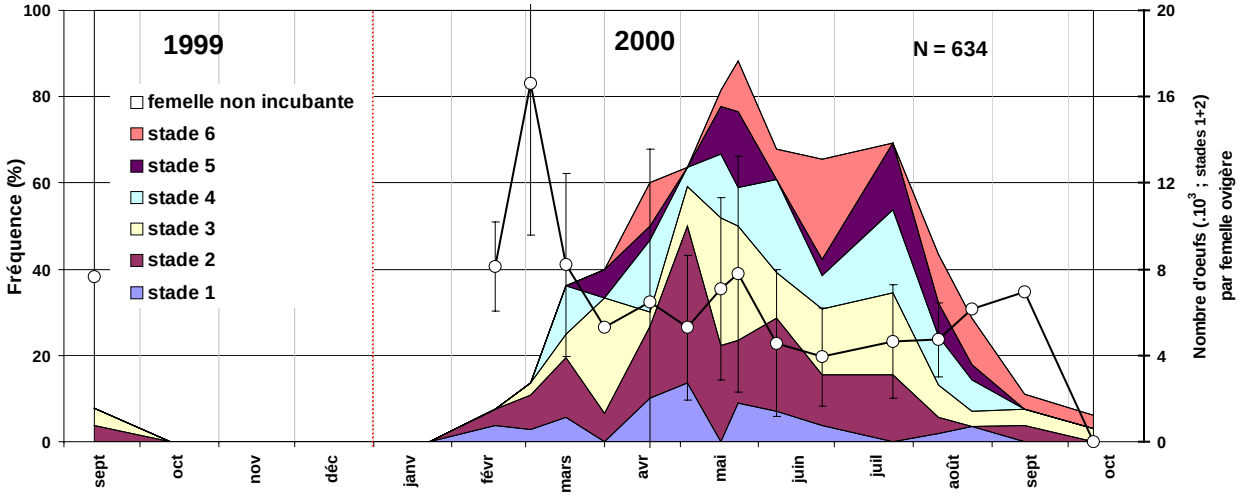


Figure II-34 : Evolution de la fréquence des femelles incubantes (rapportée au nombre total de femelles), des pontes et des stades de maturation des embryons (*cf.* Chipperfield, 1951) des crépidules en phorésie sur *P. maximus* à RO de septembre 1999 à octobre 2000. D'après Richard (2000).

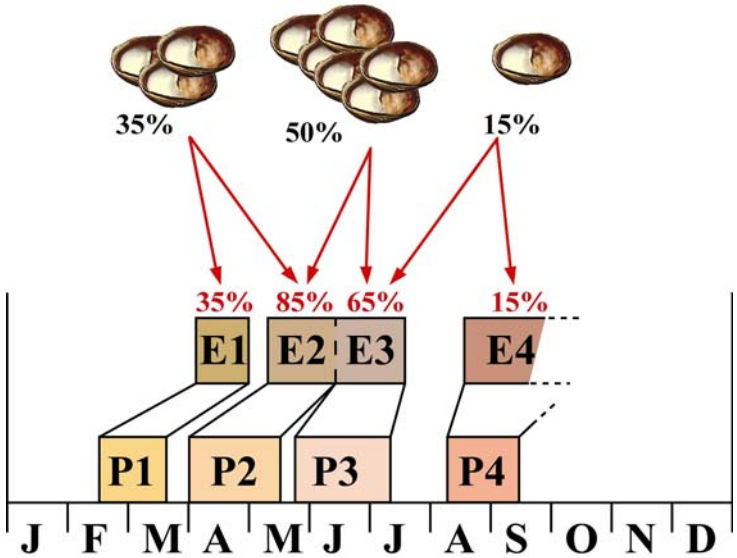


Figure II-35 : Périodes de pontes (P : œufs en début d'incubation) et d'émission de larves véligères (E) de *Crepidula fornicata* en rade de Brest. En rouge : proportion de femelles incubantes et en noir : proportion théorique de femelles participant aux pontes successives (rapportée au nombre total de femelles à l'automne).

En 2000, le nombre d'œufs (stades 1 et 2) par femelle ovigère (Figure II-34) est maximum (16600 ± 7000) début mars et oscille entre 4000 et 8000 en dehors de cette date (Richard, 2000). La moyenne intégrée du 18 février au 30 septembre 2000 est de 6373 ± 2639 œufs par femelle. Coum (1979), Richard (2000) et Blanchard *et al*. (2001) ont montré que le nombre moyen d'œufs et de sacs ovigères augmente avec la taille de la femelle. Sauriau *et al.* (2002) observent à Marennes-Oléron que seul le nombre d'œufs par sac ovigère — et non le nombre de sacs par femelle — est corrélé à la longueur droite des femelles. La baisse du nombre moyen d'œufs par femelle en fin de printemps et en été peut être expliquée par la maturation récente et plus importante à cette période (*cf*. II.3.3.1.1) de jeunes femelles (produisant moins d'œufs car moins grandes) et/ou par une nouvelle production plus faible d'œufs par les grandes crépidules ayant déjà pondu au début de la période de reproduction. Sauriau *et al.* (2002) observent à Marennes-Oléron une tendance similaire avec une production moyenne d'œufs au premier stade de 15000 en février, chutant à 10000 en avril et fluctuant autour de 5000 de mai à septembre 2001. La production moyenne intégrée en 2000 (6373 ± 2639 œufs par femelle à RO) est inférieure aux observations de Coum (1979) en rade de Brest (8300 en moyenne), Conklin (1897 ; 13200 sur la côte est des Etats-Unis), Orton (1912b ; 17500 à 21000 en Angleterre) et Deslous-Paoli et Héral (1986 ; 11725 à Marennes-Oléron).

En appliquant ces chiffres aux populations de crépidules étudiées en 2000 et en tenant compte des densités et des proportions de femelles, il est possible d'estimer la production théorique d'œufs sur ces deux sites (Tableau II-10). La population étant considérée en équilibre démographique à CA (chaînes libres), la densité et la proportion moyennes globales de femelles ont été utilisées pour le calcul. La proportion de femelles en chaînes libres ou en phorésie ayant évolué à RO en 2000, les proportions moyennes de femelles ont été calculées pour chaque mois. La densité de crépidules en phorésie étant très hétérogène (*cf*. II.4.2.1.2), les valeurs moyennes mensuelles ont également été calculées pour cette population en 2000.

La production estimée pour les chaînes libres en 2000 est de 6,6 millions d'œufs.m^{-2} à RO et de 9,1 millions d'œufs.m^{-2} à CA, soit une production supérieure de 38% sur ce dernier site. La production à RO pour les crépidules en phorésie est estimée à 67000 œufs par coquille Saint-Jacques. Cependant, ces estimations doivent être relativisées par leur caractère théorique. Il serait nécessaire d'étudier la variabilité spatiale de la fécondité (phénologie et intensité des pontes). De plus, la production de larves véligères doit intégrer un coefficient de

mortalité pendant la maturation qui peut être relativement élevé à certaines périodes (Richard, 2000 ; Sauriau *et al*., 2002). L'intensité du recrutement issu de cette production dépend ensuite de la mortalité pendant la vie pélagique et de la dispersion géographique par l'hydrodynamisme local. Il est alors nécessaire de quantifier le recrutement post-larvaire et celui des juvéniles pour interpréter ces chiffres.

Tableau II-10 : Production mensuelle (en milliers) et annuelle estimée d'oeufs (stades 1+2) sur les sites ateliers. F = Femelles ; Fo = Femelles ovigères.

RO (phorésie)	**février**	**mars**	**avril**	**mai**	**juin**	**juillet**	**août**	**sept.**	**oct**	**2000**
densité ind.*Pect*$^{-1}$	11,6	10,5	8,7	12,8	13,9	21,6	19,0	9,6	8,9	
% F	30,0	29,8	31,6	22,0	20,0	18,0	26,0	30,2	35,9	
densité F.*Pect*$^{-1}$	3,5	3,1	2,8	2,8	2,8	3,9	5,0	2,9	3,2	
% Fo/F	8,0	34,2	55,6	76,1	60,2	53,5	40,1	13,8	4,3	
densité Fo.*Pect*$^{-1}$	0,3	1,1	1,5	2,1	1,7	2,1	2,0	0,1	0,1	
oeufs/Fo	11,5	10,1	5,9	6,6	4,5	4,4	5,4	5,7	1,3	
production œufs.*Pect*$^{-1}$	3,2	10,7	9,1	14,1	7,6	9,2	10,7	2,3	0,2	**66967**

RO (libres)	**février**	**mars**	**avril**	**mai**	**juin**	**juillet**	**août**	**sept.**	**oct**	**2000**
densité ind.m^{-2}	1374	1374	1374	1374	1374	1374	1374	1374	1374	
% F	30,0	29,8	31,6	22,0	20,0	18,0	26,0	30,2	35,9	
densité F.m^{-2}	412,9	409,4	434,2	302,9	275,4	247,0	357,7	415,00	493,4	
% Fo/F	8,0	34,2	55,6	76,1	60,2	53,5	40,1	13,8	4,3	
densité Fo.m^{-2}	32,8	140,1	241,4	230,6	165,8	132,1	143,5	57,2	21,2	
oeufs/Fo	11,5	10,1	5,9	6,6	4,5	4,4	5,4	5,7	1,3	
production œufs.m^{-2}	376,1	1410,3	1429,2	1516,6	745,5	585,4	774,9	323,5	27,2	**6,633.10^{6}**

CA (libres)	**février**	**mars**	**avril**	**mai**	**juin**	**juillet**	**août**	**sept.**	**oct**	**2000**
densité ind.m^{-2}	1501	1501	1501	1501	1501	1501	1501	1501	1501	
% F	29,4	29,4	29,4	29,4	29,4	29,4	29,4	29,4	29,4	
densité F.m^{-2}	441,2	441,2	441,2	441,2	441,2	441,2	441,2	441,2	441,2	
% Fo/F	8,0	34,2	55,6	76,1	60,2	53,5	40,1	13,8	4,3	
densité Fo.m^{-2}	35,1	151,0	245,3	335,8	265,6	236,0	177,0	60,8	19,0	
oeufs/Fo	11,5	10,1	5,9	6,6	4,5	4,4	5,4	5,7	1,3	
production œufs.m^{-2}	402,0	1519,8	1452,4	2209,0	1194,4	1045,7	955,8	343,9	24,3	**9,147.10^{6}**

II.3.3.2. Déterminisme du recrutement

II.3.3.2.1. Variabilité saisonnière et inter-annuelle de la colonisation post-larvaire

Dans les écosystèmes côtiers, les phases pélagiques de dispersion larvaire et de recrutement benthique des invertébrés marins qui présentent ce cycle de reproduction sont fortement contraintes par les facteurs environnementaux : l'hydroclimat (hydrodynamisme, température, salinité, nature et intensité de la ressource trophique), le type de substrat (inductions physico-chimiques) et les interactions inter et intra-spécifiques (compétitions spatiales et trophiques). Les fluctuations saisonnières et inter-annuelles de ces paramètres peuvent contrôler la période et l'intensité de la reproduction et des pontes, la durée de la phase larvaire pélagique, la localisation et l'intensité du passage à la vie benthique (post-larves métamorphosées) ainsi que la mortalité à tous ces stades (Korringa, 1951 ; Thorson, 1966 ; Tangen, 1977 ; Newell et Bayne, 1980 ; Mac Gee et Targett, 1989 ; Thouzeau, 1991a ; Rodriguez *et al*., 1993 ; Gibson et Chia, 1994 ; Paulet *et al*., 1995 ; Chauvaud *et al*., 1996, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000 ; Sponaugle *et al*., 2002).

En 1977, l'évolution des concentrations de larves véligères de crépidules dans la masse d'eau à Lanvéoc (Figure II-36) montrait deux périodes de fortes densités (de mi-juin à mi-juillet et en septembre) malgré une présence des larves s'étalant de mars à novembre (Coum, 1979). Polk (1962) notait également deux périodes d'abondance (une en mai-juin et une, beaucoup plus faible, en septembre) dans le bassin d'Ostende. Selon Coum, cette tendance serait liée à la variabilité spatiale et temporelle des facteurs environnementaux et notamment à celle de la production primaire. Quiniou et Blanchard (1987) ont observé en 1984 et 1985, dans le golfe normano-breton, des abondances maximales de larves de crépidules 2 à 5 fois plus importantes (avec 100 à 137 larves.m^{-3} en moyenne annuelle) que celles mentionnées par Coum en rade, et réparties préférentiellement sur les zones à fortes densités d'adultes.

La fixation post-larvaire des crépidules en rade de Brest a été étudiée précédemment sur des collecteurs type "collecteur japonais" (sac et nappe à petite maille, près du fond ; *cf*. Chauvaud, 1998). Ce type de collecteur permet de caractériser les périodes de fixation mais semble inadéquat pour la crépidule, une forte mortalité et un échappement des individus de taille supérieure à 1,5 mm étant constatés (Pencreac'h, 1978 ; Thouzeau, 1991b ; Chauvaud, 1998). En 1977, après une faible fixation de mai à début juin, une absence totale de recrues a été notée jusqu'au 10 août, malgré l'abondance de larves à cette période (Figure II-36). La fixation a par contre été très intense après cette date avant de diminuer à la fin septembre. Le

début de cette période coïncidait avec le maximum annuel de température de l'eau et une baisse de la production primaire, précédant le pic automnal. Coum a attribué ces fixations aux larves de juin-juillet.

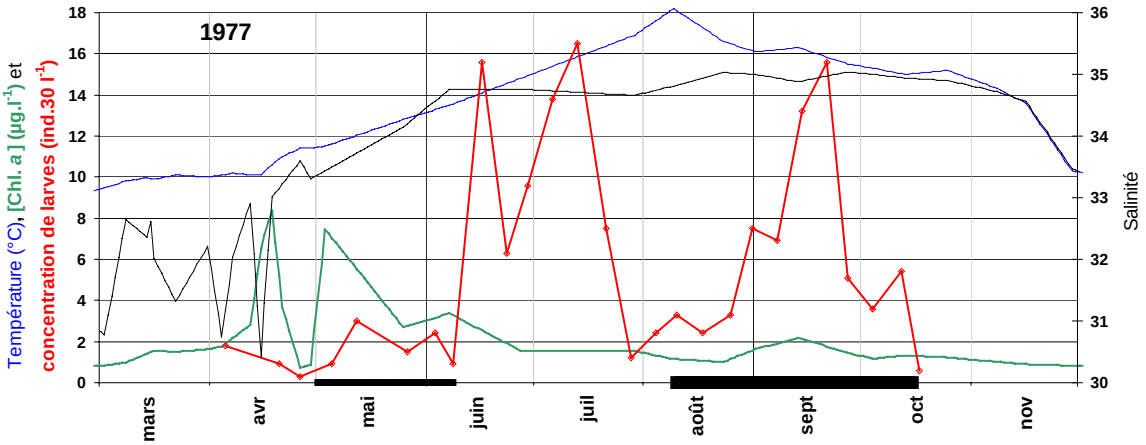


Figure II-36 : Evolution de la température (en bleu), de la salinité (en noir) et de la production primaire phytoplanctonique (en vert) de l'eau de surface à RO en 1977 (données R.N.O.). Evolution de la concentration de larves de crépidules (en rouge) et périodes de fixations post-larvaires dans les collecteurs japonais (trait épais noir) à Lanvéoc en 1977 (d'après Pencreac'h, 1978 et Coum, 1979).

En 1994 et 1995, Chauvaud (1998) a suivi l'évolution des fixations post-larvaires des crépidules sur des collecteurs japonais et sur des collecteurs-plans, selon le même protocole et sur le même site (RO) que la présente étude (Figure II-37). Les fixations post-larvaires sont continues de juin à octobre dans les collecteurs japonais en 1994 et 1995, contrairement au bimodalisme observé en 1977. Cette différence pourrait être liée à la variabilité spatiale (Lanvéoc/Roscanvel) de l'hydrodynamisme, du type de substrat (dont la densité en crépidules adultes), des interactions biotiques (espèces compétitrices) et de la mortalité. Cependant, ce phénomène pourrait aussi être lié au changement à long terme de la saisonnalité de la production primaire (*cf.* chapitre 1 et Chauvaud *et al.*, 2000). Les pics de production primaire s'étalant d'avril à septembre depuis les années 90, la disponibilité de la ressource trophique est devenue forte pendant toute cette période. Enfin, il convient de noter que les maxima de fixation de 1994 et 1995 ont lieu au début du mois d'août, soit pendant le maximum annuel de température.

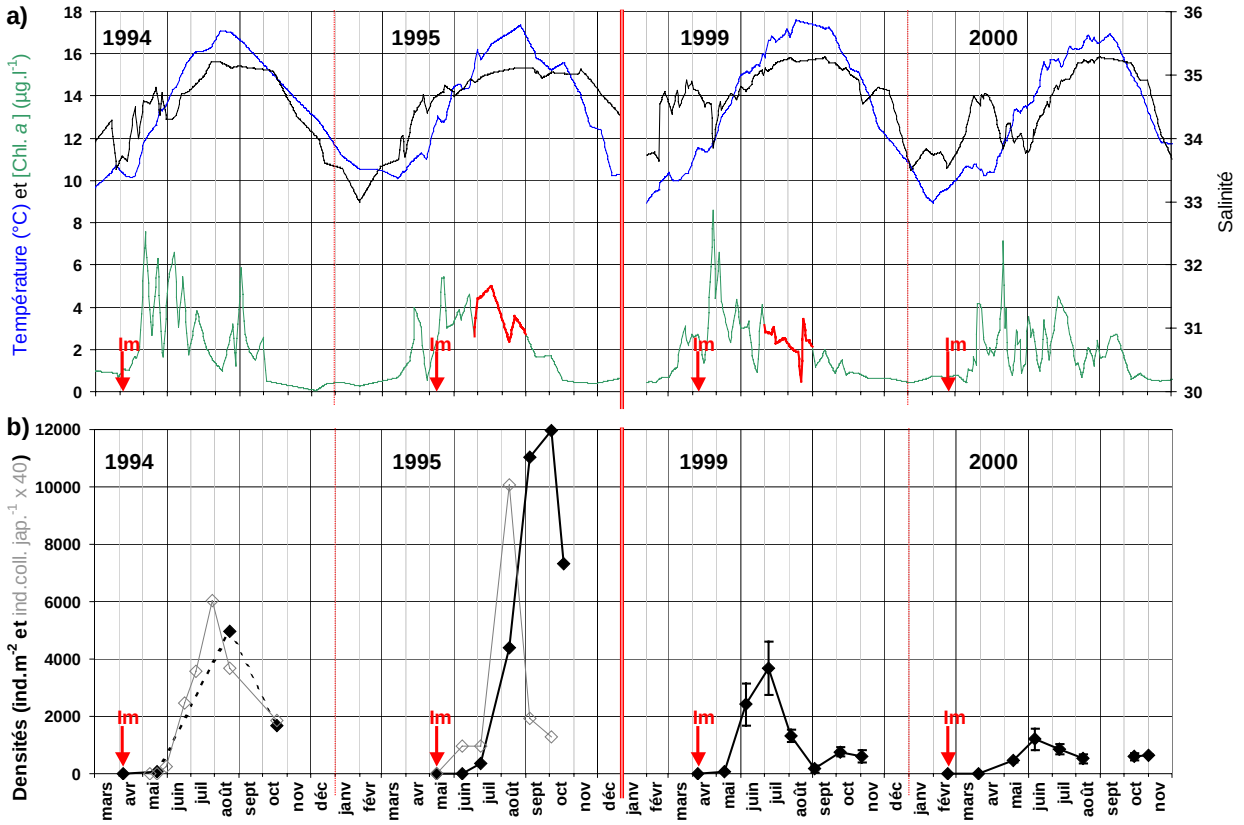


Figure II-37 : a) Evolution de la température (en bleu) et de la salinité (en noir) de l'eau de fond, et de la production primaire phytoplanctonique en surface (en vert ; les dominances par les dinoflagellés sont indiquées en rouge) à RO en 1994, 1995 (d'après Chauvaud, 1998), 1999 et 2000. b) Evolution de la densité moyenne de crépidules sur les collecteurs plans (en noir) et dans les collecteurs japonais (en gris) à RO en 1994, 1995 (d'après Chauvaud, 1998), 1999 et 2000. La date d'immersion des collecteurs plans est indiquée par une flèche rouge chaque année.

Contrairement aux collecteurs japonais, et malgré leur caractère artificiel et sélectif, les collecteurs plans sont adaptés au suivi du recrutement post-larvaire et de la croissance des crépidules (Chauvaud, 1998). Le recrutement et la colonisation de cette espèce sur ce substrat laissent apparaître une forte variabilité saisonnière et inter-annuelle pour les quatre années de données disponibles. Le faible nombre de relevés en 1994 nécessite cependant de relativiser les observations pour cette année-là. Les facteurs susceptibles d'expliquer cette variabilité sont :

- le type de substrat : le type de carreaux, le site et le protocole étant les mêmes pour les quatre années, ce facteur n'explique pas les variations observées.

- l'hydroclimat (*cf.* chapitre 1) : l'année 1999 a été plus chaude d'août à octobre (+1,0°C en moyenne) par rapport aux moyennes tricennales. Des dessalures ont été observées de mai à juin en 1994 et 2000 (plus forte) et fin avril en 1999. Les dominances de *Karenia mikimotoi* (dinoflagellé toxique) en juillet-août 1995 et de *Gymnodynium chlorophorum*

(dinoflagellé dont l'agglutination entraîne une forte sédimentation) en juillet-août 1999 singularisent la production primaire de ces deux années.

- les interactions intraspécifiques : les fortes densités observées en 1995 et la capacité des crépidules à s'associer en chaînes montrent que la compétition spatiale entre les jeunes crépidules ne peut exister qu'à de très fortes densités. La présence de crépidules adultes autour de la table peut influencer les fixations sur les collecteurs mais les densités sur les fonds sont restées relativement élevées pendant ces quatre années (*cf.* II.2.2. et II.4.2.1.1). La très grande majorité des crépidules recrutées sur le substrat artificiel ont une taille inférieure à 10 mm, ce qui indique une colonisation essentiellement par le recrutement de l'année plutôt que par les jeunes mâles mobiles du recrutement de l'année précédente.

- les interactions interspécifiques : les impacts de la prédation éventuelle et de la compétition spatiale, elle-même influencée par l'état du peuplement et l'hydroclimat, seront étudiés dans le chapitre 3.

Le retard dans l'installation des crépidules sur les collecteurs plans en 1995 peut être lié à l'immersion tardive de la table (10 mai) et/ou à une mauvaise reproduction (due éventuellement aux fortes dessalures exceptionnelles du début d'année et/ou à la faible production primaire au début du printemps). L'éventualité d'une prédation et d'une compétition spatiale interspécifique à cette période ne doit pas non plus être négligée. L'augmentation rapide et massive des densités de crépidules sur les collecteurs plans juste après les blooms toxiques laisse supposer une indifférence relative de cette espèce à *Karenia mikimotoi*. La valeur record d'environ 12000 ind.m^{-2}, atteinte le 3 octobre 1995 sur les collecteurs plans, pourrait alors être la conséquence de l'avantage compétitif que procure cette "résistance" au dinoflagellé toxique. Le maximum annuel de densité (3680 ind.m^{-2}) observé le 6 juillet 1999 est inférieur à ceux de 1994 et 1995. Par contre, la colonisation des substrats artificiels était forte (2426 ind.m^{-2}) dès le mois de juin. En 1999, la densité des recrues chute brutalement de juillet à août pendant la sédimentation massive des blooms à *Gymnodinium chlorophorum*, puis remonte légèrement à l'automne. Bien que non toxiques, les agrégats phytoplanctoniques importants (observés en plongée) ont pu compromettre l'implantation et/ou la survie des jeunes crépidules pendant l'été sur ce substrat. L'augmentation des densités à l'automne correspondrait à la fixation issue des pontes tardives. Cependant, les densités à l'automne (mi-octobre) sont toujours inférieures aux densités estivales en 1994 (1680 ind.m^{-2}), 1995 (7330 ind.m^{-2}), 1999 (700 ind.m^{-2}) et 2000 (650 ind.m^{-2}). Cette disparition des crépidules peut être due à la mortalité, mais aussi à la migration des jeunes crépidules (très mobiles) vers un substrat plus approprié. La précocité de la colonisation des collecteurs en

2000 peut être liée à l'immersion de la table dès février, une reproduction plus tardive en 1994, 1995 et 1999 (hypothèse non-vérifiable en l'absence de données pour ces années-là), des conditions environnementales et/ou une compétition inter-spécifique plus favorables à la crépidule au printemps 2000. En revanche, le maximum annuel de densité (1200 ind.m^{-2} le 9 juin 2000) est très inférieur à ceux des autres années. De fortes dessalures printanières et des températures globalement inférieures en 2000 ont pu contribuer à cette faible colonisation par leur impact éventuel sur la reproduction, la survie et la dispersion larvaire. L'interaction avec les autres espèces recrutées sur les collecteurs doit également être prise en compte.

La colonisation d'un substrat vierge par les crépidules s'avère donc très variable en terme de saisonnalité et d'intensité d'une année à l'autre. La température, la salinité et la composition spécifique du phytoplancton influencent les phases précédant le recrutement (reproduction, survie larvaire, métamorphose). Ces facteurs se répercutent également sur la survie des post-larves et des juvéniles et sur la compétition interspécifique qui sera étudiée dans le chapitre 3 et permettra de compléter ces interprétations.

La production annuelle d'œufs estimée pour 2000 (6,6 millions d'œufs.m^{-2}), rapportée à une densité moyenne de crépidules d'environ 650 ind.m^{-2} à l'automne sur les collecteurs-plans, donne un rendement de 1/10000 des pontes en terme de recrutement sur ce type de substrat à RO en 2000. Le terme de rendement doit être entendu ici comme un bilan entre la quantité d'œufs produits sur un site et la quantité d'individus recrutés avant l'hiver. La circulation des masses d'eau entraîne une homogénéisation rapide sur toute la rade des particules émises en chaque point (*cf*. I.1.3). La fixation des post-larves sur un site est donc en partie le résultat de la production totale de larves en rade, modulée par l'hydrodynamisme. Le faible rendement s'explique également par la mortalité des embryons pendant l'incubation, celle des larves associée à leur dilution et dispersion, celle des post-larves et la migration des juvéniles soumis aux facteurs environnementaux et à la compétition interspécifique sur un substrat artificiel. Il est alors nécessaire de quantifier le recrutement des juvéniles dans les populations naturelles pour conclure.

II.3.3.2.2. Variabilité spatiale et temporelle du recrutement sur les sites ateliers

L'étude de la distribution des tailles montre, quels que soient le site, le type de support ou l'année, un recrutement de jeunes crépidules en été, formant un mode distinct, et un autre en automne. Chacun de ces modes correspondrait aux deux dernières périodes d'émission des larves (mai à mi-juillet et août à octobre). Les pontes précoces d'avril ne se retrouvent pas de manière significative dans les distributions et n'entraînent pas de

recrutement avant l'été. Ce résultat peut s'expliquer par une forte mortalité des larves et post-larves issues de ces pontes ou par une vie larvaire plus longue (corrélée aux températures?) entraînant une forte dilution (par un export hors de la rade) et des fixations qui ne précèdent pas ou peu celles des pontes estivales. Sauriau *et al*. (2002) observent à Marennes-Oléron en 2001 un faible recrutement dès le mois de mars, mais qui n'apparaît plus en avril (attribué à une mortalité). Les structures globalement unimodales des tailles des cohortes estivale et automnale indiquent des fixations relativement continues à chacune de ces périodes, avec un maximum d'intensité correspondant à la taille moyenne (fréquence maximale) de ces modes. Ce résultat est également en accord avec les observations de Sauriau *et al*. (2002). Au printemps suivant, l'ensemble du recrutement de l'année précédente (été+automne) forme un mode unique distinct. Ces résultats ont également été observés par Lubet et Le Gall (1972), Deslous-Paoli (1985), Coum (1979), Sauriau *et al*. (2002) et Blanchard *et al*. (2001). Ce dernier auteur note que les individus recrutés en automne ne forment pas de strie hivernale et connaissent donc un ralentissement plutôt qu'un arrêt de la croissance pendant leur premier hiver.

L'estimation des densités pour chaque classe d'âge est perturbée par la variabilité due à l'échantillonnage et à la méthode de calcul. Cependant, les valeurs restent globalement cohérentes (même ordre de grandeur) sur l'évolution temporelle d'une même classe d'âge et l'erreur d'estimation semble inférieure à la variabilité inter-sites et inter-classes d'âge. Les différences observées entre les sous-populations étudiées traduisent une forte variabilité spatiale et inter-annuelle du recrutement.

L'analyse des tailles des chaînes libres à CA indique un recrutement régulier, en diminution de 1997 (360 ind.m-2, soit 24%) à 1999 (environ 200 ind.m^{-2}, soit 9-15%). Ce résultat confirme la relative stabilité sur 4 ans de la dynamique démographique sur ce site (le recrutement 2000 étant comparable à ces années en été, *cf*. II.3.3.1.1). Coum (1979) observait à Lanvéoc un recrutement (longueur droite ≤ 10 mm) de 25% en novembre 1976, représenté à 20% dans la population l'été suivant. Un recrutement exceptionnel (60%) a été observé sur ce site en novembre 1977. Coum concluait à une population stable par rapport aux crépidules de l'Elorn dont le recrutement 1976 était passé de 50% (février) à 18% (juin) en 1977, avec une très faible représentation des recrues de 1974 et 1975. Quiniou et Blanchard (1987) notent un recrutement exceptionnel (45%) en août 1985 dans le golfe normano-breton (Granville). En baie de Saint-Brieuc, Blanchard *et al*. (2001) montrent une forte variabilité spatiale et inter-annuelle dans le recrutement. Deux stations proches connaissent ainsi un recrutement médiocre (3 et 10%) à l'automne 1998 et localisé (6 et 32%) à l'automne 1999. Ces auteurs

remarquent de faibles recrutements sur les sédiments fortement envasés. Sauriau *et al*. (2002) notent à Marennes-Oléron en juillet 2001 que le recrutement de l'année atteint 20% en juillet et 17% en novembre. Walne (1956) observe également une forte variabilité inter-annuelle du recrutement (3,4 à 50,4%) dans la rivière Crouch (Angleterre) de 1948 à 1953. Ces variations peuvent être expliquées par les spécificités de cet écosystème soumis à de fortes variations climatiques et un hydrodynamisme particulier.

Les crépidules en chaînes libres à RO ont un recrutement plus important qu'à CA, quelle que soit l'année. Un recrutement exceptionnel y est observé en 1998. Cette classe d'âge est représentée à 40% (940 ind.m^{-2}) au printemps 1999 et se maintient à 32% (515 ind.m^{-2}) le printemps suivant. L'intensité des recrutements baisse ensuite sur ce site pour les années suivantes : respectivement 24% pour 1999 (soit 370 ind.m^{-2} au printemps 2000) et 15% pour 2000 (soit 123 ind.m^{-2} à l'automne 2000). Ce résultat confirme la rapide évolution de la dynamique démographique sur ce site (*cf*. II.3.3.1.1). Les crépidules en phorésie sur *Pecten* connaissent un fort recrutement en 1997 (36%), mais chaque année suivante voit son recrutement décliner, reflétant, comme pour les chaînes libres, une évolution rapide de la démographie. Le recrutement 1998 est ainsi représenté à 30% au printemps 1999 (se maintenant à 23% au printemps 2000), alors que les recrutements 1999 et 2000 représentent respectivement 25% (printemps 2000) et 17% (automne 2000) de la population en phorésie. Ces chiffres doivent cependant être relativisés compte-tenu de la forte hétérogénéité associée à ce type de support (*cf*. écarts-types).

Blanchard *et al*. (2001) notent un recrutement de 183 ind.m^{-2} en 1998 dans la population naturelle en chaînes libres de la baie de Saint-Brieuc (soit seulement 6% pour une densité moyenne de 2795 ind.m^{-2}) mais similaire à celui observé sur des collecteurs plans (189 ind.m^{-2} à la fin septembre, avec une immersion des carreaux en février). Le rapport des pontes estimé en 2000 à RO (6,6 millions d'œufs.m^{-2} produits) par rapport aux nouvelles recrues à l'automne (123 ind.m^{-2}) est de 1/54000 pour la population en chaînes libres. Ce faible "retour" s'explique par la forte dispersion lors de la phase pélagique et des mortalités aux différents stades (*cf*. II.3.3.2.1) comme pour les collecteurs plans. La comparaison avec le "rendement" observé sur les collecteurs plans (1/10000) est difficilement interprétable compte-tenu de la différence entre les protocoles (maille de 1 mm pour l'échantillonnage des chaînes libres, substrat artificiel et récemment colonisé, modifiant la compétition inter-spécifique, pour les collecteurs-plans).

II.4. CROISSANCE - STRUCTURE DE POPULATION

II.4.1. Matériels et méthodes

Les échantillons et le traitement statistique des données sont les mêmes que ceux du paragraphe précédent (*cf*. II.3.1).

La distribution spatiale d'une variable quantitative est caractérisée par le calcul de l'indice de dispersion : I = variance/moyenne. Une distribution aléatoire (loi de Poisson) donne une variance proche de la moyenne et donc un indice de dispersion proche de 1. La méthode d'Elliot (1977) consiste alors à tester la conformité de la distribution observée avec une loi de Poisson par un χ^2 (au seuil de 5%). Pour les petits échantillons (n<30), le χ^2 observé est égal à (n-1) x I, avec n = nombre de valeurs. La non conformité implique alors une distribution de type binomiale positive (I < 1, régulière) ou négative (I > 1, agrégative). La différence entre les pentes des droites de régression est testée selon la méthode de l'axe principal réduit (abrégé APR ; Scherrer, 1984). La méthode de prélèvement et de conservation des crépidules en chaînes libres n'a pas permis d'en conserver la structure. L'étude des types d'associations (en chaînes, ou individus isolés) des crépidules en phorésie sur *Pecten* a par contre été possible compte tenu de la bonne conservation de ces structures pendant l'échantillonnage et du dépouillement suivant systématiquement le prélèvement, ne nécessitant pas de les conserver dans le formol.

II.4.2. Résultats

II.4.2.1. Densités et biomasses

II.4.2.1.1. Crépidules en chaînes libres

Les densités de crépidules en chaînes libres sont corrélées significativement (P, p<0,1%) aux biomasses à CA et RO (Figure II-38). L'évolution des densités montre des tendances différentes pour les deux sites. Les densités de crépidules à CA ne montrent pas de différence significative entre 1999 et 2000 (KS, p>10%) avec une moyenne globale de 1501±340 ind.m^{-2}, soit une biomasse (Poids Sec) de 3,1±0,6 kg P.S.m^{-2} et un poids sec individuel de 2,1±0,3 g.P.S. La densité maximale (3548 ind.m^{-2}) est observée à RO le 9 juin 1999 et la densité minimale (365 ind.m^{-2}) le 10 juillet 2000. La moyenne annuelle est passée de 2234±602 ind.m^{-2} (4,0±1,5 kg P.S.m^{-2}) en 1999 à 1374±413 ind.m^{-2} (2,5±0,9 kg P.S.m^{-2}) en 2000, soit une diminution (significative : KS, p=7%) de près de 40%. Les valeurs du poids

sec individuel moyen sont par contre similaires en 1999 (1,8±0,4 g.P.S.) et 2000 (1,9±0,5 g P.S.) et ne sont pas significativement différentes (KS, p>10%) de celle de CA. La densité moyenne de crépidules à RO en 1999 était significativement supérieure (KS, p<0,5%) à celle de CA. En 2000, ces densités moyennes ne sont plus significativement différentes (KS, p>10%). Les variances des moyennes de densités à RO, très souvent supérieures à celles de CA, témoigneraient d'une répartition plus hétérogène des crépidules sur les fonds de RO. Cependant, le faible nombre de réplicats par date (≤ 3) ne permet pas de définir statistiquement les types de distributions.

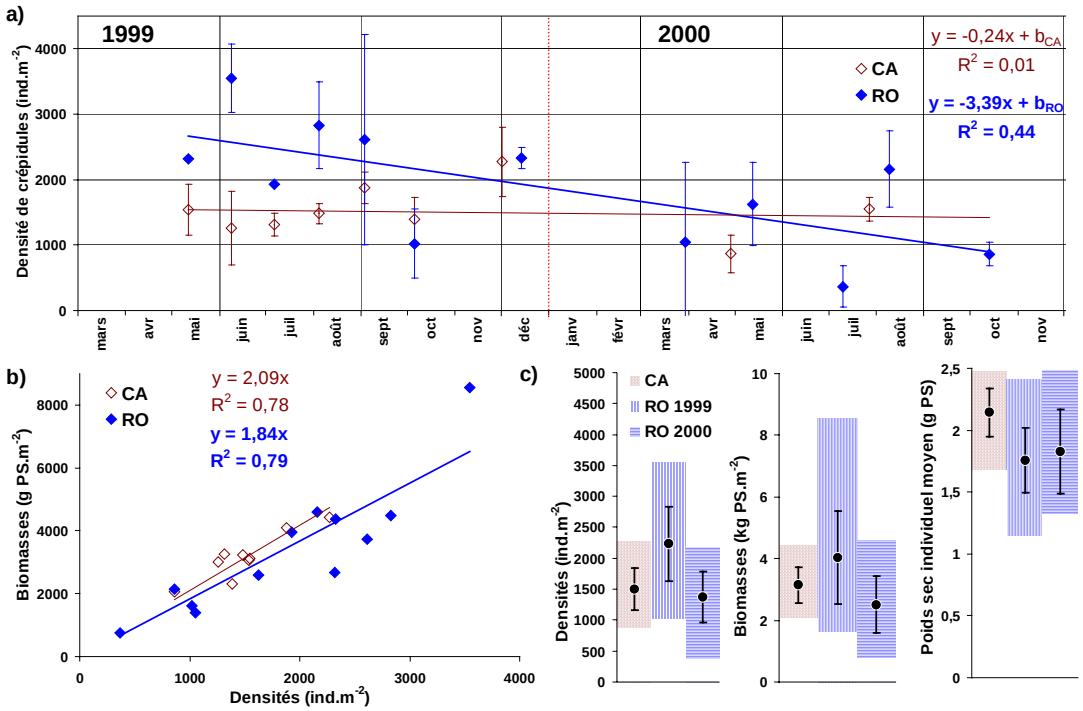


Figure II-38 : a) Evolution des densités de crépidules à CA et RO (chaînes libres) de 1999 à 2000.
b) Corrélation entre les densités et les biomasses de crépidules.
c) Valeurs minimales, maximales et moyennes globales (1999-2000) ou annuelles (± e-t) des densités, biomasses et poids secs individuels moyens.

II.4.2.1.2. Crépidules en phorésie sur Pecten maximus

L'évolution des nombres moyens de crépidules et de bases par coquille Saint-Jacques ne montre pas de tendances significatives au cours de la période d'étude, compte-tenu en partie de la forte variabilité inter-individuelle (Figure II-39). Seules les coquilles prélevées en décembre 1999 présentent des différences très significatives avec celles de janvier 2000 (KS, p<0,1%). Le taux de phorésie moyen globalement observé à RO en 1999-2000 est de 14,4±4,7 crépidules et 5,2±1,2 bases par coquille S^t-Jacques, avec des maxima respectifs de 108 crépidules (novembre 1999) et 20 bases (mai 2000).

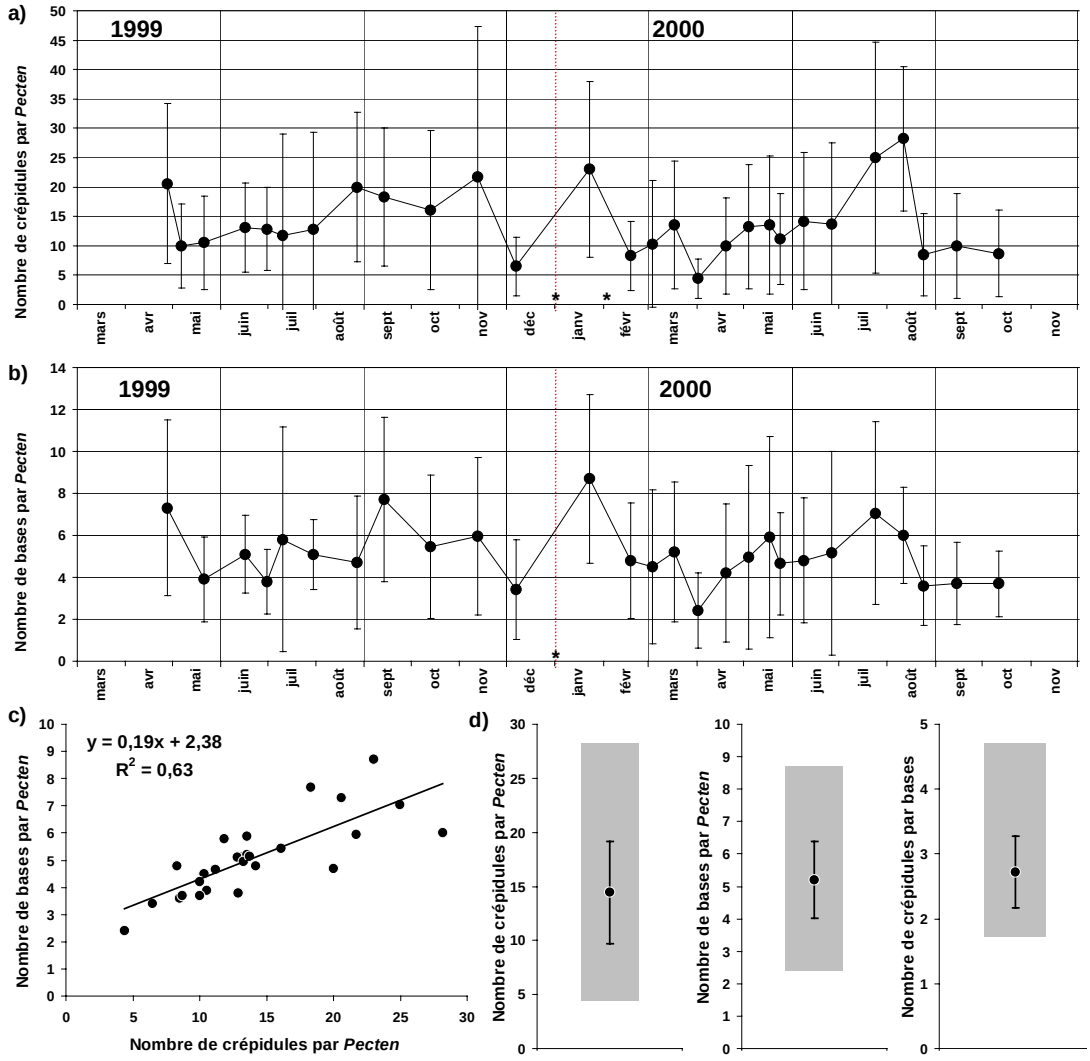


Figure II-39 : a) Evolution du nombre moyen de crépidules par coquille Saint-Jacques à RO de 1999 à 2000.
b) Evolution du nombre moyen de bases (individus isolés et chaînes) par coquille Saint-Jacques.
c) Corrélation entre le nombre moyen de crépidules et le nombre moyen de bases par coquille Saint-Jacques.
d) Valeurs minimales, maximales et moyennes globales (± e-t) des nombres de crépidules et de bases par coquille Saint-Jacques et de crépidules par base en 1999-2000.
* : différences significatives (test Kolmogorov-Smirnov, p<0,5%) entre deux dates.

L'indice de dispersion du nombre de crépidules par coquille S^t-Jacques varie selon les dates de 2,6 à 30,4 et n'est jamais significativement conforme à une loi de Poisson (χ^2, p>5%). La distribution suit donc toujours une loi binomiale négative. L'indice de dispersion du nombre de bases par coquille S^t-Jacques varie de 0,5 à 4,9 et est significativement conforme à une loi de Poisson (χ^2, p=5%) de mai à juin 1999, en février 2000 et de août à octobre 2000 et à une loi binomiale négative en dehors de ces périodes. Le nombre moyen de bases par coquille S^t-Jacques est significativement corrélé (P, p<0,1%) au nombre moyen de crépidules en phorésie (Figure II-39). La pente de la régression linéaire (0,19<<1) et les types de distribution permettent d'appréhender la distribution globale des crépidules en phorésie sur les coquilles S^t-Jacques. Ainsi, les individus en phorésie directe (bases) tendent à être répartis

de façon agrégative (loi binomiale négative) ou aléatoire (loi de Poisson) sur les coquilles S^t-Jacques échantillonnées à RO en 1999-2000. Les crépidules en phorésie ont par contre toujours tendance à se concentrer sur certaines coquilles, et notamment de façon contagieuse sur celles présentant le plus de bases. L'association en chaînes permet alors d'augmenter d'un facteur 2 à 5 le nombre total de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*, par rapport au nombre d'individus en phorésie directe sur les valves. Le nombre moyen d'individus observé à RO en 1999-2000 est de 2,7±0,5 crépidules par base.

II.4.2.2. Croissance coquillière relative et différenciation sexuelle

II.4.2.2.1. Allométrie

Les relations allométriques des crépidules à CA et RO (chaînes libres et en phorésie) sont explicitées dans le Tableau II-11 et illustrées par la Figure II-40. Les pentes des droites de régression de la forme des coquilles (Ld, ld, hd) sont toutes très significativement différentes (APR, $p<0,5\%$), sauf pour la longueur *vs* hauteur des chaînes libres à RO et CA (APR, $p>5\%$). La comparaison des poids sec totaux, testée pour des individus de 40 mm (Ld), montre des différences significatives (KS, $p<0,1\%$) pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* par rapport aux crépidules en chaînes libres (différence inter-sites non significative : KS, $p>5\%$). Ainsi, alors que les relations sont proches à CA et RO pour les chaînes libres, les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* à RO se distinguent, pour une même longueur droite, par une largeur droite de coquille un peu plus grande et surtout une hauteur droite inférieure. L'aplatissement de la coquille des crépidules en contact direct avec les valves de coquilles S^t-Jacques (surface sub-plane à l'échelle de l'individu) induit un aplatissement global de l'ensemble de la population en se répercutant dans la chaîne. Le poids sec total plus faible pour une même longueur droite de ces crépidules peut s'expliquer alors par la réduction du volume de la coquille. D'autre part, les droites et courbes de régression se recoupent toutes à une longueur droite de 11-13 mm (9 mm en largeur droite). Cette taille, limite supérieure (95%) du stade juvénile (*cf.* paragraphes suivants), correspond au premier stade de différenciation sexuelle (stade p, avant le stade mâle M). Les différences observées sur les plus jeunes individus (ordonnées à l'origine) ne sont pas interprétables compte-tenu de l'influence des individus plus grands sur l'équation de régression. L'influence du site et surtout du support sur la morphologie des crépidules apparaît donc au-delà de cette taille et les différences sont de plus en plus marquées au cours de leur croissance.

Tableau II-11 : Equations de régression, effectifs, corrélations et indices d'allométrie des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000. Ld, ld, hd (mm) = longueur, largeur et hauteur droites. PSch, PScoq, PStot (mg) = poids sec de chair, coquille et total (chair+coquille).

Paramètres	CA-libres	RO-libres	RO-phorésie
Ld *vs* ld	ld=0,60.Ld+1,36 N=4916, R²=0,97 ld/Ld = 0,66±0,07	ld=0,55.Ld+1,94 N=7040, R²=0,97 ld/Ld = 0,67±0,09	ld=0,68.Ld+0,37 N=5034, R²=0,97 ld/Ld = 0,70±0,07
Ld *vs* hd	hd=0,40.Ld-0,82 N=4916, R²=0,94 hd/Ld = 0,37±0,06	hd=0,41.Ld-0,67 N=7034, R²=0,95 hd/Ld = 0,36±0,06	hd=0,31.Ld+0,36 N=4990, R²=0,81 hd/Ld = 0,32±0,07
ld *vs* hd	hd=0,65.ld-1,38 N=4916, R²=0,92 hd/ld = 0,56±0,10	hd=0,70.ld-1,66 N=7034, R²=0,91 hd/ld = 0,55±0,13	hd=0,42.ld+0,66 N=5005, R²=0,73 hd/ld = 0,46±0,12
Ld *vs* PStot	$PStot=0,03.Ld^{3,21}$ N=440, R²=0,98 $PStot/Ld^3$ = 0,062±0,016	$PStot=0,05.Ld^{3,10}$ N=1120, R²=0,98 $PStot/Ld^3$ = 0,068±0,018	$PStot=0,05.Ld^{3,00}$ N=3973, R²=0,98 $PStot/Ld^3$ = 0,057±0,015
Ld *vs* PScoq	-	-	$PScoq=0,05.Ld^{3,01}$ N=4117, R²=0,98 $PScoq/Ld^3$ = 0,052±0,013
Ld *vs* PSch	-	-	$PSch=0,01.Ld^{2,79}$ N=3900, R²=0,96 $PSch/Ld^3$ = 0,005±0,002
PStot *vs* PSch	-	-	PSch=0,08.PStot-1,28 N=3881, R²=0,93 PSch/PStot = 0,081±0,025

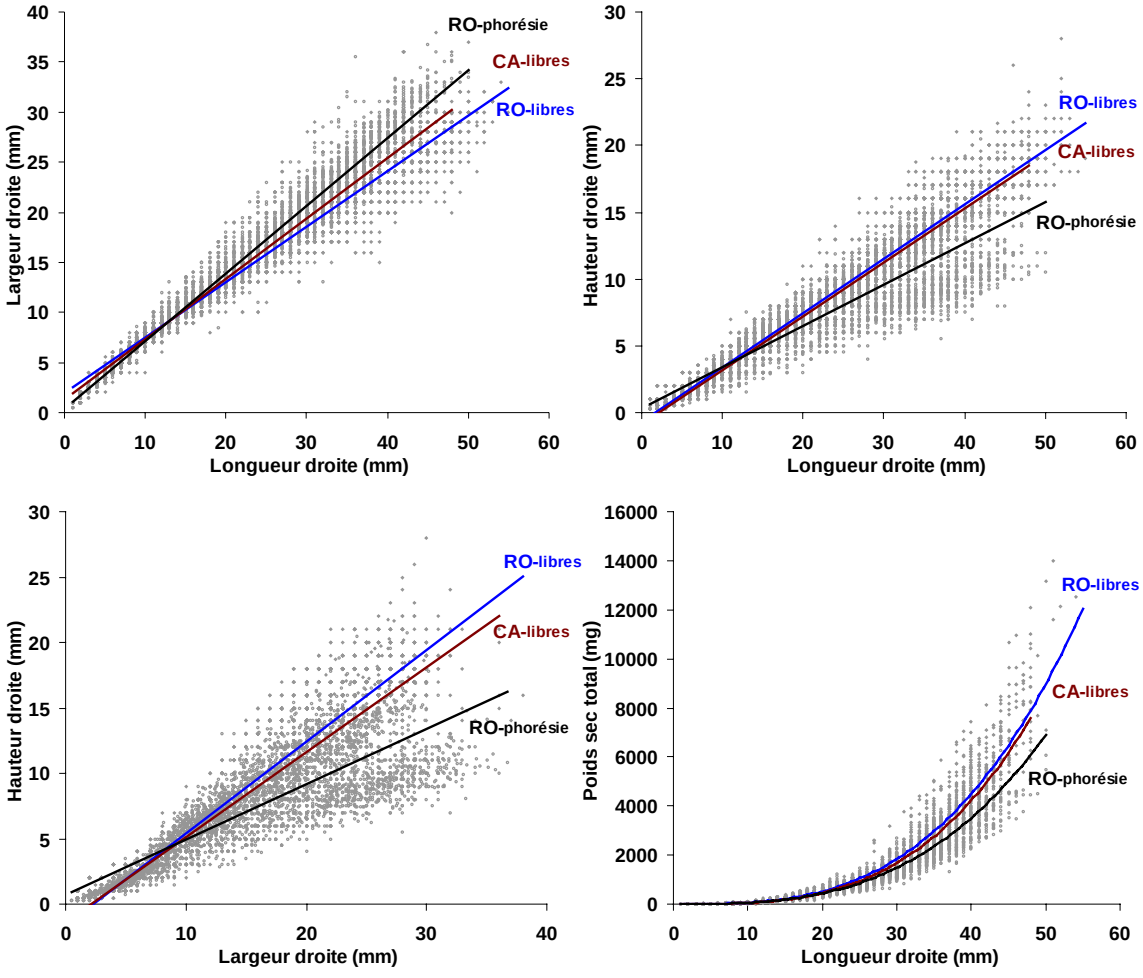


Figure II-40 : Corrélations entre les longueurs, largeurs, hauteurs droites et poids secs totaux (coquille+chair) des crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en 1999-2000.

II.4.2.2.2. Distribution des tailles en fonction des stades sexuels

La Figure II-41 et l'analyse complémentaire de l'ensemble de la base de données des suivis permettent d'établir des relations entre la distribution des tailles (longueurs droites) et les stades sexuels pour la population de crépidules de la rade de Brest. Les distributions sont globalement suffisamment homogènes (à l'exception des individus en transition sexuelle : Int) et les moyennes proches des médianes pour caractériser chaque stade sexuel par une taille moyenne, associée à une variabilité temporelle éventuelle. D'une manière générale, quel que soit le site ou le type de support, les juvéniles ont une longueur droite moyenne de 6 à 7 mm et une taille inférieure ou égale à 12 mm pour 95% d'entre eux. La variabilité temporelle est faible compte-tenu de la maturation rapide de ce stade vers le stade mâle.La proportion des plus petites tailles dépend des recrutements récents (observables à l'automne). L'asymétrie observée sur la distribution des fréquences vers les tailles supérieures laisserait supposer un retard de la maturation vers le stade mâle (j à p) pour certains juvéniles. Les mâles matures (M) couvrent une large gamme de tailles (comprise globalement entre 10 et 43 mm pour 95% d'entre eux). Leur longueur droite moyenne est variable selon la saison, le site ou le type de support. Ainsi, pour les chaînes libres, la taille moyenne des mâles est de 27-28 mm à CA alors qu'elle varie entre 25 et 30 mm à RO, à l'exception du printemps 1999 où la forte proportion de jeunes mâles à RO se traduit par une taille moyenne de 20-22 mm (46% des mâles y ont une longueur droite inférieure à 20 mm contre 18% à CA). Cette différence est due à une forte variabilité spatiale du recrutement 1998 entre les deux sites (*cf*. II.3.2.2.2). Les mâles en phorésie sur *Pecten* ont une taille moyenne (21 à 24 mm) toujours inférieure à celle des chaînes libres et les plus petits mâles matures (5 mm) y sont observés. Ce résultat laisserait supposer une différenciation sexuelle globalement plus précoce des crépidules en phorésie sur les coquilles S^t-Jacques par rapport à celles des chaînes libres. Les femelles (F) ont une longueur droite moyenne de 35 à 38 mm quel que soit le site ou le support et une taille supérieure ou égale à 27 mm pour 95% d'entre elles. Les plus petites femelles matures observées (18 mm) sont 2 individus en phorésie sur *Pecten*. Les femelles ovigères observées parmi les crépidules en phorésie sur *Pecten* mesurent de 21 à 49 mm en longueur droite. Le déclin rapide des fréquences et les plus faibles maxima de taille pour les crépidules en chaînes libres à CA laisseraient supposer une mortalité plus précoce des vieilles femelles sur ce site.

La distribution des fréquences de taille pour les individus en transition sexuelle présente plusieurs modes. Un premier mode, largement dominant à RO dans les chaînes libres compte-tenu de l'importance du recrutement précédent, est centré sur 9 mm et correspond

vraisemblablement au début du stade de transition (p) des juvéniles vers le stade mâle. D'une manière générale, un mode est observable entre 10 et 20 mm caractérisant ce stade intermédiaire. L'augmentation des proportions entre 30 et 40 mm caractériserait les tailles moyennes de différenciation vers le stade femelle (Ip, I). Cependant, la forte variabilité (hétérogénéité) de cette catégorie (Int) montre que l'âge de différenciation sexuelle (mâle ou femelle) est très variable.

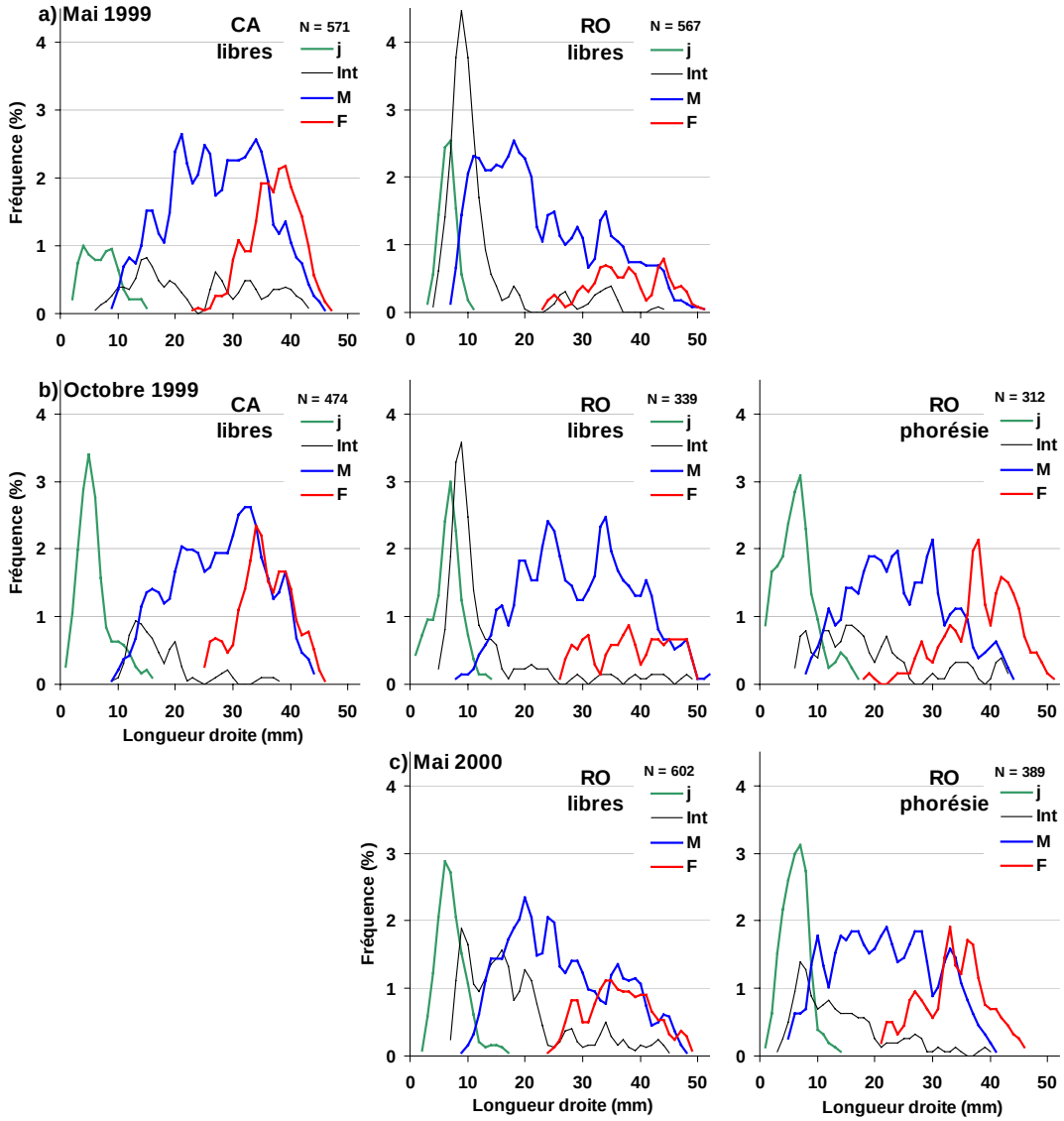


Figure II-41 : Fréquences des longueurs droites en fonction des stades sexuels des crépidules à RO et CA (chaînes libres) en mai 1999 (a), à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) en octobre 1999 (b) et à RO (chaînes libres et en phorésie) en mai 2000 (c).
j = juvéniles, Int = stades intermédiaires, M = mâles, F = femelles.

II.4.2.3. Croissance coquillière absolue

Les distributions des fréquences des longueurs droites des crépidules (Figure II-42) ne permettent pas de séparer tous les modes (cohortes), en partie à cause de la variabilité de la croissance des différentes classes d'âges de la population. Seules les plus jeunes classes d'âge peuvent être distinguées et leur évolution suivie pendant une année. L'évolution de la médiane et du mode (fréquence maximale) de la longueur droite pour chaque cohorte identifiée en chacun des sites permet alors de calculer leur croissance moyenne (Figure II-43, Tableau II-12). Le premier mode identifié en mai 1999 (longueurs droites comprises entre 2 et 12 mm), centré sur 8-9 mm à RO (libres et phorésie) et 4 mm à CA, correspond au recrutement de l'année précédente. La croissance est régulière jusqu'en septembre avec un taux de 57 à 73 $\mu m.j^{-1}$; cette dernière valeur atteinte à CA permet à la première cohorte d'atteindre une taille moyenne plus proche, mais encore inférieure de 3-4 mm, à celle observée à RO en fin d'année. En 1999 et 2000, l'apparition des nouvelles cohortes (pics de recrutement) est synchrone à CA et RO, à la fois sur les chaînes libres et celles en phorésie sur *Pecten maximus*. Les premiers recrutements importants de juvéniles en 1999 ont lieu début juillet et un second pic est identifiable début octobre. Au printemps 2000, un seul mode est clairement identifiable et correspondrait alors aux deux cohortes de juillet et octobre 1999 dont les tailles moyennes seraient confondues (*cf*. II.3.3.2.2). La présence d'un mode de mars à début mai 2000, pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*, peut correspondre à une distinction tardive et temporaire de ces deux modes. L'hypothèse d'un pic de recrutement précoce est peu vraisemblable compte-tenu de l'apparition des premières femelles ovigères fin février début mars et d'une durée d'incubation puis de vie larvaire pélagique estimées successivement à un mois chacune (Coum, 1979), incompatibles avec la taille moyenne de ce mode début mars. Une fois encore, la taille moyenne de la cohorte à CA est légèrement inférieure à celles de RO. En 2000, la croissance de la cohorte 1999 est régulière avec un taux maximal de 57 $\mu m.j^{-1}$ à RO quel que soit le support. Cette valeur est comparable (légèrement inférieure pour les crépidules en phorésie sur *Pecten*) à celle observée en 1999 pour la cohorte issue du recrutement 1998. Le premier recrutement de 2000 a également lieu début juillet et de manière synchrone entre les sites et les supports. Le taux de croissance maximal de cette cohorte est légèrement inférieur à celui du recrutement de l'année précédente aux mêmes dates.

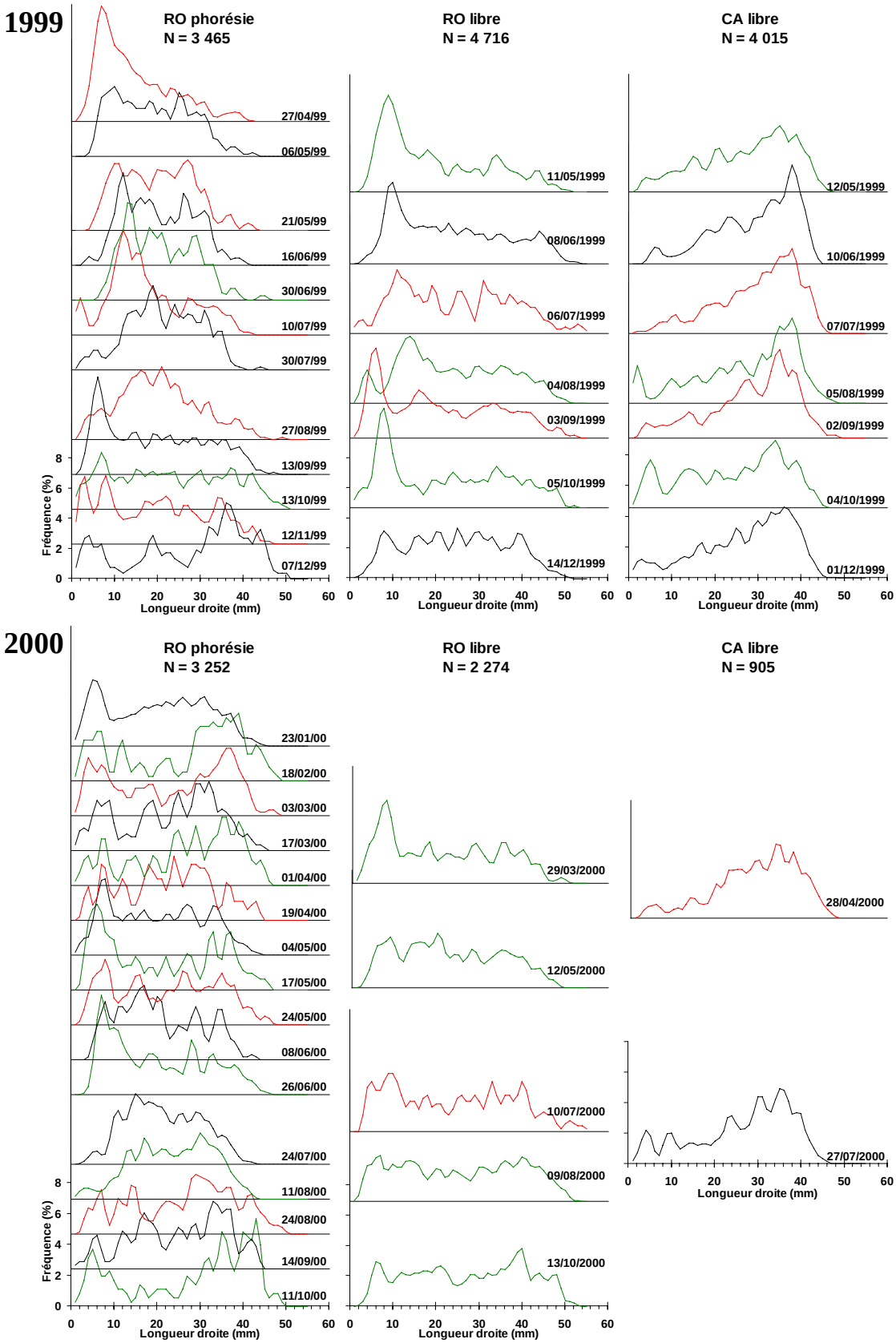


Figure II-42 : Evolution des fréquences des longueurs droites des crépidules à RO (phorésie) et à RO et CA (chaînes libres) d'avril 1999 à octobre 2000. Pour la lisibilité, les couleurs des courbes sont alternées en fonction du pas d'échantillonnage.

Tableau II-12 : Croissances maximale (de mai à août) et moyenne (de l'apparition à octobre 2000) en longueur droite des premières cohortes de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000.

	Cohortes	CA-libre	RO-libre	RO-phorésie
croissance maximale	C-1998	9 mm (123 jours) 73 µm.j^{-1}	7 mm (123 jours) 57 µm.j^{-1}	8 mm (123 jours) 65 µm.j^{-1}
	C-1999	-	7 mm (123 jours) 57 µm.j^{-1}	7 mm (123 jours) 57 µm.j^{-1}
croissance moyenne	C1-1999	-	14 mm (458 jours) 31 µm.j^{-1}	14 mm (458 jours) 31 µm.j^{-1}
	C2-1999	-	14 mm (366 jours) 38 µm.j^{-1}	14 mm (366 jours) 38 µm.j^{-1}

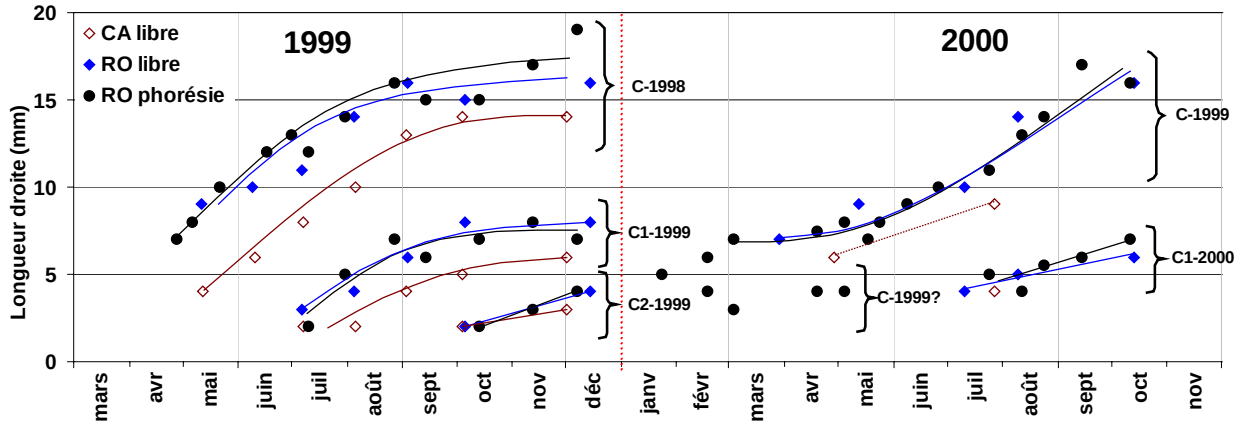


Figure II-43 : Evolution des longueurs droites moyennes des premières cohortes de crépidules à RO et CA (chaînes libres) et à RO (phorésie) d'avril 1999 à octobre 2000.

Les taux de croissance à RO des crépidules en chaînes libres et de celles en phorésie sur *Pecten* sont similaires jusqu'au deuxième hiver, âge auquel les crépidules présentent un stade sexuel mâle mature (*cf.* II.4.2.2.2). Les différences observées dans le paragraphe précédent à RO pour la moyenne et la distribution des tailles des mâles impliquent donc une maturation plus précoce des mâles en phorésie sur *Pecten*.

II.4.2.4. Structuration des chaînes de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*

II.4.2.4.1. Fréquences des positions

Les crépidules en phorésie sur les coquilles S^{t}-Jacques sont composées en moyenne de 18,1±4,8% d'individus isolés, en contact direct avec ce bivalve, et de 81,9±4,8% d'individus associés dans une chaîne d'au moins deux individus. Parmi ces derniers, 14,9±5,6% en moyenne des crépidules sont en position secondaire. L'évolution de ces proportions d'avril 1999 à août 2000 (Figure II-44) montre une relative stabilité avec une tendance à l'augmentation des proportions d'associations en chaînes en été et à l'automne. Ceci est dû essentiellement aux crépidules en position secondaire à l'automne. L'hiver est la période pendant laquelle la proportion d'individus isolés est maximale (27,5% en décembre

1999) et l'été celle pour laquelle la proportion de crépidules en position secondaire est minimale (4,1% en juin 1999 et 2,4% en août 2000).

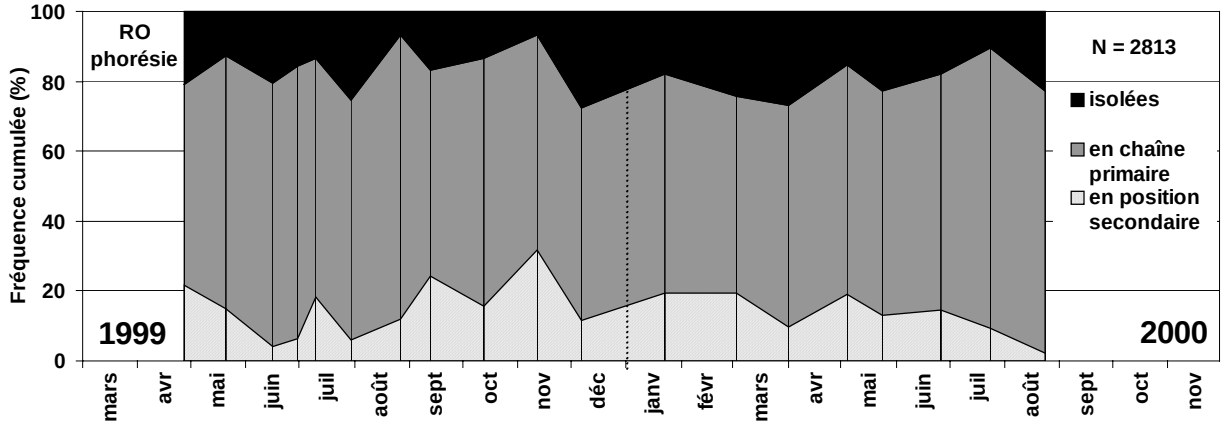


Figure II-44 : RO (phorésie sur *Pecten*) : Evolution (fréquences cumulées) des positions des crépidules d'avril 1999 à août 2000.

L'évolution du nombre de crépidules par base (Figure II-45a) montre que la configuration la plus fréquente, même si elle ne concerne qu'environ un cinquième du nombre total de crépidules (Figure II-44), est l'individu isolé (N=1). En moyenne (Figure II-45b), l'individu isolé représente 45,2±6,6% des bases rencontrées sur les coquilles S^t-Jacques en 1999-2000. Cette fréquence est globalement plus faible en été-automne, avec un minimum de 25,5% le 27 août 1999, et maximale l'hiver (58,8% le 3 mars 2000). Plus de la moitié (50,4%) des bases sont des chaînes composées en moyenne de 2 à 7 crépidules. La longueur des chaînes tend à diminuer de novembre à juin et à augmenter de juin à novembre, période de recrutement de juvéniles et d'apparition de jeunes mâles dans la population. Le nombre de crépidules par chaîne atteint un maximum observé de 18 le 12 novembre 1999.

Pour affiner cette analyse, le terme de structure est défini comme la manière dont sont agrégées les crépidules pour chaque base en contact direct avec les valves de coquilles S^t-Jacques. Pour éviter le biais des jeunes crépidules, très susceptibles de se déplacer, seuls les individus dont la taille est supérieure à 10 mm (ayant passé un hiver) ont été pris en compte. La structure la plus simple est l'individu isolé ou la chaîne primaire (composée d'au moins deux individus et sans crépidules ou chaînes en position secondaire) puis chaque degré de complexification est incrémenté par une chaîne secondaire supplémentaire. La structure la plus complexe est une chaîne primaire comportant un maximum de crépidules ou de chaînes en positions secondaires.

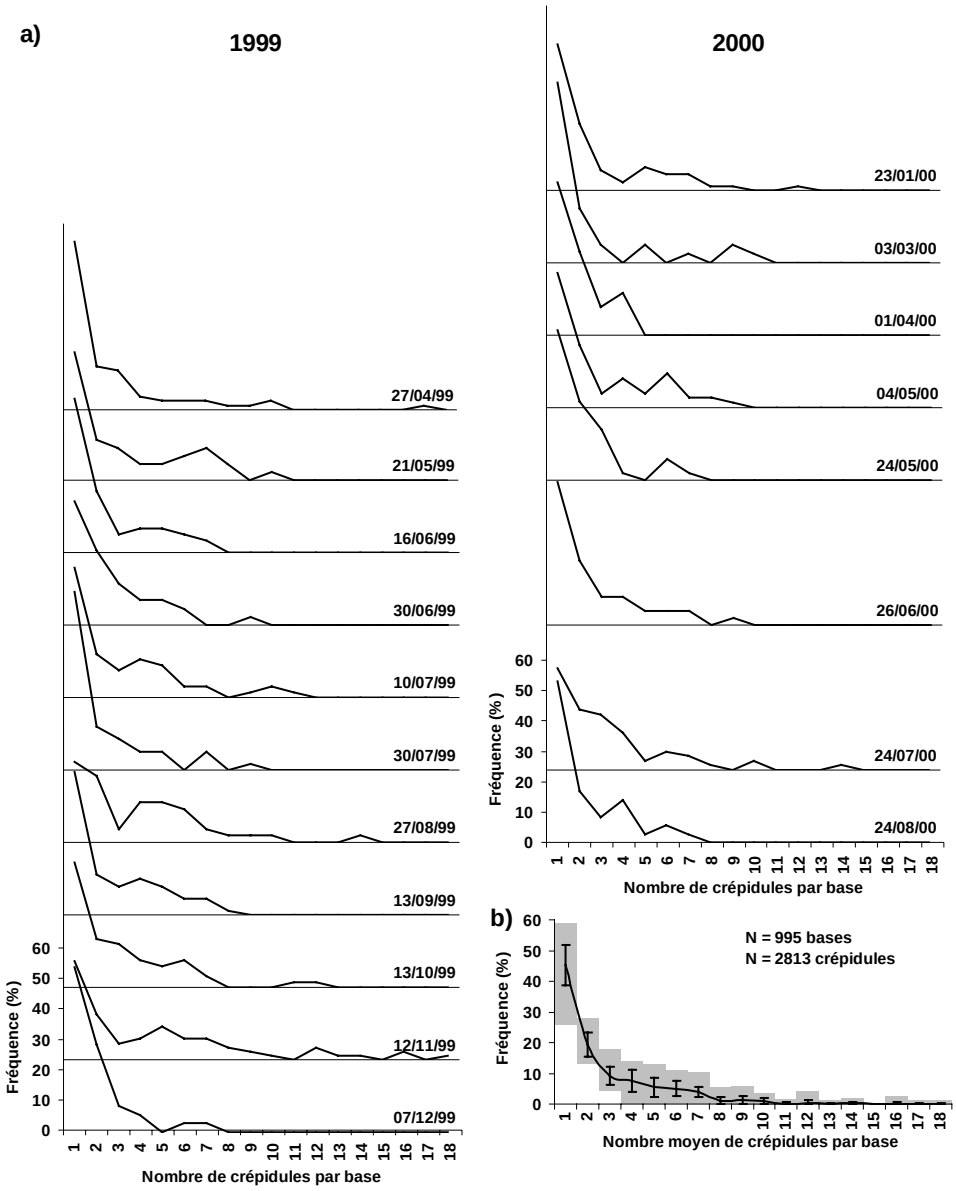


Figure II-45 : RO (phorésie) : Evolution (a) et valeurs maximale, minimale et moyenne (± e-t) globale (b) des fréquences du nombre de crépidules par base (isolées et chaînes) d'avril 1999 à août 2000.

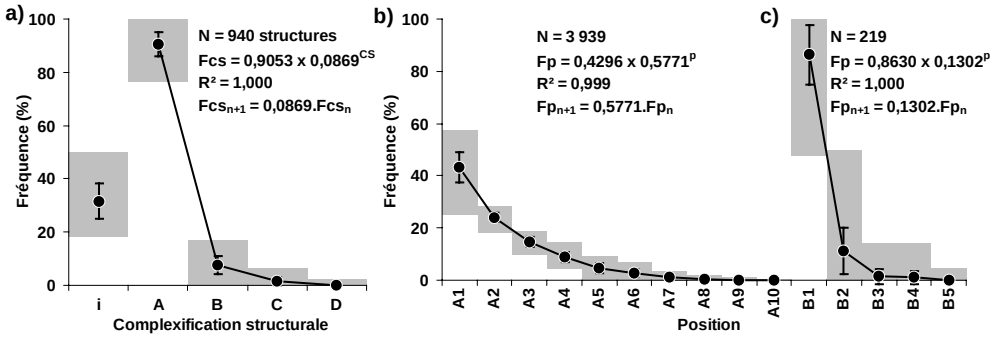


Figure II-46 : RO (phorésie) : a) Fréquences moyennes globales (± e-t) des structures de chaînes de crépidules en fonction d'un gradient de complexification : de l'individu isolé (I) puis isolé ou en chaîne primaire (A) avec jusqu'à 3 chaînes secondaires (D), d'avril 1999 à août 2000. b) Fréquences moyennes des positions des crépidules isolées et dans la chaîne primaire (A1 à A10). c) Fréquences moyennes des positions secondaires (B1 à B5). Les fréquences minimales et maximales sont indiquées en gris. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte.

Les fréquences moyennes des structures observées, selon un gradient de complexification (Figure II-46a), montrent une remarquable régularité. La structure largement dominante est la plus simple : représentée par les chaînes primaires (59%) et les individus isolés (31%). Ainsi, si la chaîne primaire et les individus isolés définissent le premier niveau de complexité (A) à 90%, la proportion de chaînes primaires comportant 1 individu ou 1 chaîne en position secondaire (B : 7,8%) correspond à 8,7% de la fréquence précédente. La régression des autres fréquences observées par une fonction de type puissance donne une très forte corrélation (r^2=1,000 ; P, p<0,1%) :

$\mathbf{F_{CS} = 0{,}9053 \times 0{,}0869^{CS}}$, avec CS : degré de complexité, F_{CS} : fréquence d'occurrence.

Cette équation caractérise une suite géométrique de premier terme F_0 (individus isolés ou en chaîne primaire) = 90% et de raison 0,0869. Ainsi, la progression de la complexification structurale obéit à une loi de probabilité : chaque type de structure, après A, a une probabilité d'occurrence égale à environ 8,7% de celle de la structure dont le degré de complexité lui est immédiatement inférieur, la somme des probabilités des structures (A à D) étant de 100%. La structure la plus complexe (une chaîne primaire comportant 3 bases secondaires (D) de plus d'1 cm a été observée 2 fois : le 21 mai 1999 et le 24 juillet 2000.

Les fréquences moyennes des positions des crépidules, sans les individus ou chaînes en position secondaire (Figure II-46b), montrent également une remarquable régularité de la base au sommet de la chaîne. La régression des fréquences observées par une fonction de type puissance donne une très forte corrélation (r^2=0,999 ; P, p<0,1%) :

$\mathbf{F_P = 0{,}4296 \times 0{,}5771^P}$, avec P : position (de la base vers le sommet), F_P : fréquence d'occurrence.

Ainsi, la formation d'une chaîne primaire obéit à une loi de probabilité : 43% des crépidules sont en contact direct avec les valves de *Pecten maximus*, constituant ainsi des individus isolés ou la base d'une chaîne primaire (A1). Chaque position, depuis cette base vers le sommet (A2 à A11), a une probabilité d'occurrence d'environ 58% de celle de la position précédente, la somme des probabilités des positions (A1 à A10) étant de 100%. La chaîne primaire la plus longue (10 crépidules de plus d'1 cm empilées) a été observée le 24 juillet 2000.

Les fréquences moyennes des positions secondaires des crépidules (Figure II-46c), sans les individus isolés ou les chaînes primaires, montrent à nouveau une progression régulière. La régression des fréquences observées par une fonction de type puissance donne une très forte corrélation (r^2=1,000 ; P, p<0,1%) :

$\mathbf{F_P = 0{,}8630 \times 0{,}1302^P}$, avec P : position secondaire, F_P : sa fréquence d'occurrence.

Ainsi, la formation d'une chaîne secondaire obéit également à une loi de probabilité, mais de paramètres différents de celle de la formation d'une chaîne primaire : alors que 86% des crépidules sont en contact direct avec les chaînes primaires (constituant ainsi des bases secondaires), chaque position dans la chaîne secondaire, depuis cette nouvelle base vers le sommet (B2 à B5), a une probabilité d'occurrence d'environ 13% de celle de la position précédente, la somme des probabilités des positions (B1 à B5) étant de 100%. La chaîne secondaire la plus longue (5 crépidules de plus d'1 cm empilées) a été observée le 11 août 2000.

II.4.2.4.2. Fréquences des stades sexuels en fonction des positions

La Figure II-47 montre que les proportions moyennes des stades sexuels des crépidules varient en fonction de leur position. La grande majorité (71,2%) des crépidules de plus de 10 mm (Ld) en phorésie directe avec *Pecten maximus* (A1) sont des femelles. Cette proportion de femelles diminue rapidement de la base vers le sommet d'une chaîne. Seulement 1,2% des femelles occupent une position au-delà de A2 et 0,2% une position de base secondaire (B1). En outre, 91,4% des femelles ovigères sont observées en A1 contre 8,6% en A2. Le stade mâle est majoritaire pour toutes les autres positions (A2 à B2). La proportion dépasse 86% de A3 à A5. Des stades intermédiaires existent pour toutes les positions, dans des proportions variant de 8,9% en A3 à 26,9% en B2. La fréquence de juvéniles, dont la taille supérieure à 10 mm traduit un retard de maturation (*cf.* II.4.2.2.2), est faible et ne dépasse 6% qu'en A6 et B1.

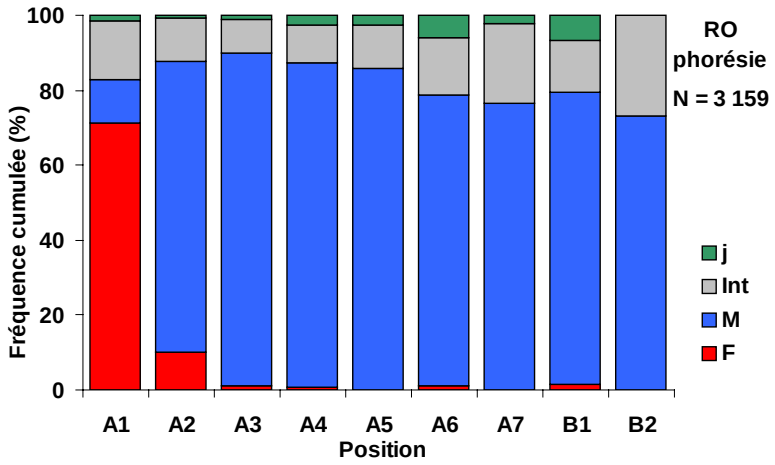


Figure II-47 : RO (phorésie) : Fréquences moyennes cumulées des stades sexuels des crépidules, en fonction de leur position de septembre 1999 à octobre 2000. A1 : crépidule isolée ou à la base d'une chaîne. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte.

II.4.2.4.3. Fréquences des tailles en fonction des positions

L'amplitude et la fréquence des longueurs droites des crépidules varient également en fonction de la position des individus (Figure II-48). Les longueurs droites moyennes et médianes diminuent de la base vers le sommet de la chaîne.

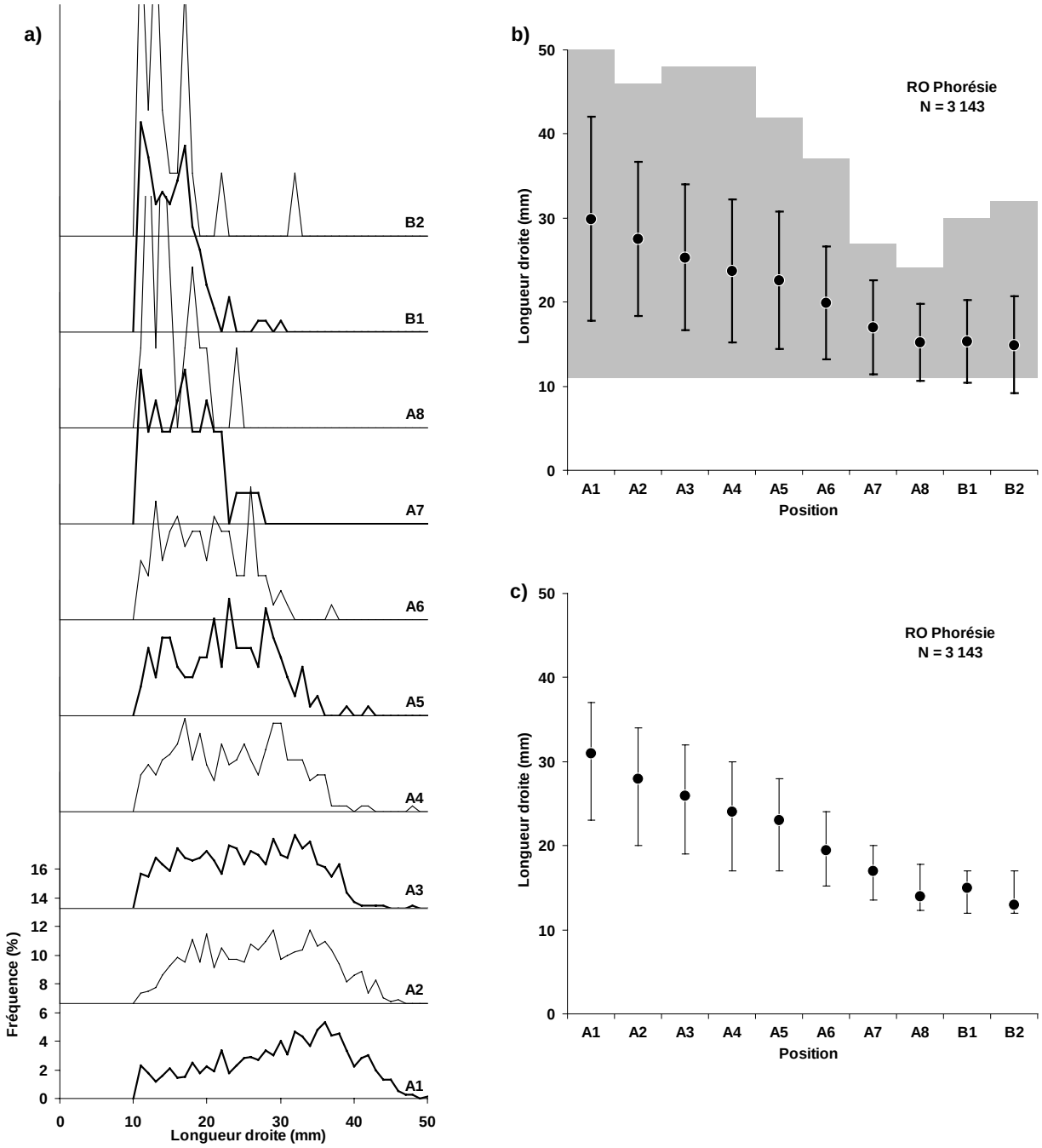


Figure II-48 : RO (phorésie) : a) Fréquences des longueurs droites des crépidules, en fonction de leur position, de septembre 1999 à octobre 2000. b) Valeurs maximales et moyennes des longueurs droites des crépidules en fonction de leur position. c) Médianes et quartiles (25 et 75%) des longueurs droites des crépidules en fonction de leur position. A1 : crépidule isolée ou à la base d'une chaîne. Seules les crépidules de longueur droite > 10 mm sont prises en compte.

II.4.3. Discussion

II.4.3.1. Densités, biomasses

II.4.3.1.1. Crépidules en chaînes libres

Sur la façade Manche-Atlantique, plusieurs auteurs ont observé des zones à très fortes densités de crépidules dans les sites les plus anciennement colonisés par cette espèce, même après une introduction récente. Très souvent, ces taches de fortes densités sont localisées dans des chenaux et/ou à des profondeurs de 10 à 30 mètres. Walne (1956) relève une densité maximale de 3725 ind.m^{-2} dans le chenal de la rivière Crouch (Angleterre). Quiniou et Blanchard (1987) estiment à 9000 ind.m^{-2} la densité maximale observée au nord-est de Chausey dans le golfe normano-breton. De Montaudouin *et al*. (2001) et Afli et Chenier (2002) notent un maximum de 3725 ind.m^{-2} et 2338 ind.m^{-2} dans les chenaux du bassin d'Arcachon et dans les chenaux du golfe du Morbihan respectivement. Les densités estimées dans des quadrats par Sauriau *et al*. (2002), au nord du bassin de Marennes-Oléron, variaient de 3400 à 6500 ind.m^{-2} en 2000 et 2001. Dans son aire d'origine (Atlantique nord-est), la crépidule ne prolifère pas et sa population est naturellement régulée par de nombreux prédateurs (Hoagland, 1974). Ainsi, dans la rivière Pataguanset (Etats-Unis), la densité maximale (43 ind.m^{-2}) est observée sur les vasières peu profondes (fort taux de pélites, de matières organiques et de supports ; Loomis et Van Nieuwenhuyze, 1985).

Les densités et biomasses observées à CA et RO en 1999-2000 sont fortes. Les valeurs moyennes annuelles en 2000 (1501±340 ind.m^{-2} et 3,1±0,6 kg P.S.m^{-2} pour CA ; 1374±413 ind.m^{-2} et 2,5±0,9 kg P.S.m^{-2} pour RO) sont similaires à celles relevées dans ces zones, à l'échelle de la rade, par la drague quantitative (soit 1300 à 1750 ind.m^{-2} et 2,2 à 3,7 kg P.S.m^{-2} autour de CA et 1100 à 2400 ind.m^{-2} et 1,9 à 3,9 kg P.S.m^{-2} autour de RO ; *cf*. II.2.2). Cette bonne concordance tend à valider les deux techniques d'échantillonnage, au moins pour les zones fortement colonisées. Coum (1979) notait une mauvaise corrélation entre l'estimation des densités de crépidules par la benne Smith Mac Intyre (forte variabilité inter-échantillons liée probablement à une mauvaise pénétration de cet engin sur les fortes densités et à l'hétérogénéité spatiale due en partie à la distance entre deux réplicats) et par les transects photographiques (sous-estimation résultant de l'impossibilité de compter les jeunes et tous les individus dans les zones à fortes densités).

Les densités de crépidules à CA n'évoluent pas de manière significative en 1999-2000. Ce résultat confirme la "stabilité démographique" de ce site (*cf*. II.3.3). Cet équilibre

local est le résultat de la synergie de plusieurs facteurs : recrutement relativement stable et régulier, sex-ratio relativement stable avec une densité de femelles importante, facteurs environnementaux "tamponnés" par la profondeur, taux de croissance, pression de prédation faible et perturbations anthropiques faibles (pollution, pêche), compétitions interspécifiques limitées dans la strate à crépidules, historique de cette population. La plus forte proportion d'adultes, notamment de femelles matures (individus âgés) est un signe de vieillissement de cette population. Il semble y avoir une mortalité légèrement plus précoce sur ce site (régulation démographique ou densité-dépendance?). Les densités et biomasses de crépidules à RO ont baissé d'environ 40% entre 1999 et 2000, alors que l'anse de Roscanvel a connu globalement une forte colonisation depuis 1995 (*cf*. II.2.3). Ce résultat illustre "l'instabilité démographique" de ce site dont la colonisation massive par la crépidule est plus récente. La plus faible proportion d'individus âgés, traduite également par un poids individuel moyen inférieur (1,8 à 1,9 contre 2,1 g.P.S.ind^{-1} à CA, bien que cette différence ne soit pas significative), souligne la "jeunesse" de cette population. Cette instabilité relative est liée à la forte variabilité inter-annuelle du recrutement (*cf*. II.3.2.2.2) et aux interactions biotiques. En particulier, une explosion démographique de la population d'*Asterias rubens* a été observée dans la zone en 1999 et la forte prédation constatée sur les crépidules (observations en plongée et dans les dragues) a pu contribuer localement à la baisse du stock de crépidules entre les deux années d'étude. En 2000, la population d'*Asterias rubens* était revenue à des densités normales (*cf*. III.4.2.5.4). En outre, la zone de Roscanvel est soumise à une pêche intensive à la drague de novembre à mars, ce qui peut également contribuer à expliquer le déclin local du stock à cette période. Cependant, les densités, sex-ratio et recrutement à l'automne 2000 sont proches des valeurs observées à CA, ce qui laisse penser à une évolution vers un état d'équilibre de la population sur ce site. Il serait nécessaire de poursuivre le suivi pour interpréter cette observation (début de stabilité démographique, nouvel état transitoire ?).

II.4.3.1.2. Crépidules en phorésie sur Pecten maximus

L'utilisation de bivalves vivants comme support de fixation est un phénomène courant chez la crépidule, ce qui a souvent favorisé sa dissémination par les échanges aquacoles (Blanchard, 1995, 1997b). Les premières observations de cette espèce dans la baie de Falmouth (Angleterre) ont été faites sur des huîtres, bien que Cole (1952) suspecte les mytilidés attachés aux coques des navires marchands comme vecteur principal d'introduction dans cette zone. Cet auteur suit la progression des crépidules en phorésie à la fin des années 40 et note que ces épibiontes ne forment que rarement des chaînes sur les huîtres et les

moules. Les premières crépidules observées en baie de Saint-Brieuc étaient en phorésie sur *Pecten maximus*. Dupouy et Latrouite (1979) ont étudié la progression des coquilles "colonisées" de 1975 à 1978. La proportion moyenne est passée de 0,8 à 9,2% pendant ces quatre années avec une augmentation brutale en février 1977, accompagnée d'une augmentation du nombre de crépidules par chaîne en phorésie. Le sud-ouest de la baie était alors le secteur le plus touché avec 20 à 60% de coquilles "crépidulées". A la même époque, Coum (1979) notait que 92% des coquilles Saint-Jacques, 85% des pétoncles blancs (*Aequipecten opercularis*) et 29% des pétoncles noirs (*Chlamys varia*) étaient "colonisés" à Lanvéoc (rade de Brest). Actuellement, la population de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc semble toujours moins impactée que celle de la rade de Brest, comme en témoignent les observations *in situ* et les rares traces sur les coquilles pêchées (observations personnelles). Les raisons de cette différence entre les populations restent à déterminer.

Dans cette étude, les forts écarts-types associés aux valeurs moyennes témoignent d'une grande variabilité du taux de phorésie sur *Pecten maximus* dans l'anse de Roscanvel. La zone draguée étant plus vaste que celle des prélèvements effectués en plongée (crépidules libres), de grandes disparités géographiques et inter-individuelles sont observées. Ainsi, le nord de la zone, correspondant à des fonds moins denses en crépidules, présente souvent des coquilles Saint-Jacques moins "crépidulées" que le sud de la zone, plus impacté. Pour limiter le biais de cette hétérogénéité spatiale, les coquilles Saint-Jacques analysées ont été prélevées dans le même trait de drague ou dans des traits similaires. Si cette méthode permet une étude objective de la population de crépidules en phorésie, ce biais sur la méthode de prélèvement (non quantitative), associé à celui du sous-échantillonnage, ne permet pas de conclure sur l'évolution du taux de phorésie de la population de *Pecten maximus* en 1999-2000. Il est cependant intéressant de comparer les moyennes globales avec celles obtenues par Coum (1979) à Lanvéoc (rade de Brest). Ainsi, cet auteur note de 1976 à 1978 un taux de phorésie moyen (16,3 crépidules par coquille Saint-Jacques) proche de celui observé à Roscanvel en 1999-2000 (14,4±4,7). Coum note en outre des effectifs moyens inférieurs sur *Aequipecten opercularis* (7,8) et *Chlamys varia* (2,7), en rapport avec la surface du support vivant. Le nombre le plus fréquent de bases par coquille Saint-Jacques était de 3 à 5 en 1976-78 à Lanvéoc (avec un maximum de 28) contre une moyenne de 5,2±1,2 (avec un maximum de 20) en 1999-2000 à Roscanvel. Pour ce paramètre, Coum, calculant un indice de dispersion très supérieur à 1, conclut à une distribution fortement agrégative du nombre de bases sur *Pecten*, alors que cette distribution semble globalement plus régulière à Roscanvel en 1999-2000. Les nombres moyens de crépidules par base à Lanvéoc en 1976-78 (2,8) et à Roscanvel en 1999-

2000 (2,7±0,5) sont très similaires. Il apparaît alors que la population de crépidules en phorésie sur *Pecten* à Roscanvel en 1999-2000 et celle de Lanvéoc en 1976-78 ont une structure très proche, alors que la rareté des crépidules en phorésie sur les pétoncles à Roscanvel en 1999-2000 s'oppose aux observations faites à Lanvéoc en 1976-78 (avec respectivement 2,6 et 1,8 crépidules par base en moyenne sur *Aequipecten opercularis* et *Chlamys varia*). L'origine de ces différences reste cependant inconnue : évolution du taux de phorésie (stabilité ou déclin selon les supports) ou variabilité spatiale (Roscanvel/Lanvéoc)?

II.4.3.2. Croissance coquillière relative et différenciation sexuelle

II.4.3.2.1. Allométrie

Les corrélations significatives entre les différents paramètres de taille et de poids de la coquille de crépidule permettent de caractériser la morphologie de cette espèce en rade de Brest. Cela valide également l'utilisation de la longueur droite comme paramètre de croissance. Il apparaît que le type de support influence plus la forme de la coquille que la faible variabilité spatiale entre les chaînes libres. Les relations établies par Blanchard *et al*. (2001) entre le poids sec total et la longueur droite des crépidules en baie de Saint-Brieuc ($PStot = 0{,}038.Ld^{3{,}14127}+0{,}0124.Ld^{2.6946}$) sont très similaires à celles obtenues dans cette étude sur les chaînes libres (les régressions linéaires des poids totaux estimés en baie de Saint-Brieuc, pour une même longueur droite, ont des pentes respectives de 0,99 et 1,06 avec ceux estimés à CA et RO contre 0,70 pour les crépidules en phorésie sur *Pecten* à RO). L'aplatissement global (hd) des crépidules en phorésie par rapport aux individus en chaîne libre se répercute sur le volume et donc le poids de la coquille. Ce phénomène a souvent été décrit dans la littérature, mais les relations allométriques ont été rarement quantifiées. Walne (1956) observe également un poids de coquille inférieur, pour une même longueur droite, des crépidules en phorésie sur les huîtres dans la rivière Crouch (Angleterre). Coum (1979) observe en rade de Brest (1977) des coefficients similaires à nos résultats pour les relations entre les longueurs et les hauteurs droites selon le type de support, soit respectivement : $hd = 0.415.Ld-0.65$ et $hd = 0.265.Ld+0.75$ pour les crépidules en chaînes libres et celles en phorésie sur *Pecten* à Lanvéoc. Cet auteur montre en outre que la forme de la coquille peut être décrite géométriquement par une spirale logarithmique dont les paramètres varient selon le type de support et la position dans la chaîne. Orton et Rogers (1950) observent un aplatissement global encore plus important des crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* (hd/Ld = 0,24 à 0,27 selon la valve) dans la baie de Lyme (Angleterre). Walne (1956) et

Coum (1979) notent que les différences entre les relations allométriques apparaissent et sont de plus en plus marquées pour une longueur droite supérieure à 10 mm. Cette taille, proche de celle observée dans cette étude (11-13 mm), correspond à la différenciation sexuelle de la majorité des juvéniles vers le stade mâle. L'apparition des différences entre les relations allométriques au-delà de cette taille peut traduire une réduction de la mobilité et la fixation (puis l'adaptation) définitive de la plupart des individus à leur support.

II.4.3.2.2. Distribution des tailles en fonction des stades sexuels

L'amplitude et la moyenne des tailles des juvéniles sont bien définies (Figure II-49) car le recrutement est concentré sur quelques mois (juin à octobre) et le changement de sexe est rapide. Par contre, les âges du changement de sexe mâle immature/mâle mature et mâle/femelle sont conditionnés par de nombreux facteurs et notamment l'équilibre des facteurs morphogénétiques selon l'évolution de la position de l'individu dans la chaîne ou comme individu isolé (Le Gall, 1980). En conséquence, les amplitudes des tailles présentées par les mâles matures ou les stades de transition sont grandes. Cependant, les tailles moyennes des mâles indiquent que leur différenciation sexuelle semble globalement plus précoce pour les crépidules en phorésie sur *Pecten* que celles en chaînes libres. La grande majorité des femelles a une taille supérieure à 27 mm, alors que la plus petite crépidule femelle observée dans cette étude (en phorésie sur *Pecten*) mesurait 18 mm. Coe (1936) observe que la majorité des crépidules femelles ont une taille comprise entre 33 et 43 mm et que la plus petite mesurait 30 mm. Walne (1956) notait que la majorité des femelles en phorésie sur des bivalves à Creeksea (Angleterre) avait une longueur droite supérieure à 30 mm et la plus petite femelle observée par cet auteur faisait 18 mm. Plus récemment, Blanchard *et al*. (2001) indiquent, pour les crépidules en chaînes libres de la baie de Saint-Brieuc, une taille minimale de première maturité de 12 mm pour les mâles et 21 mm pour les femelles.

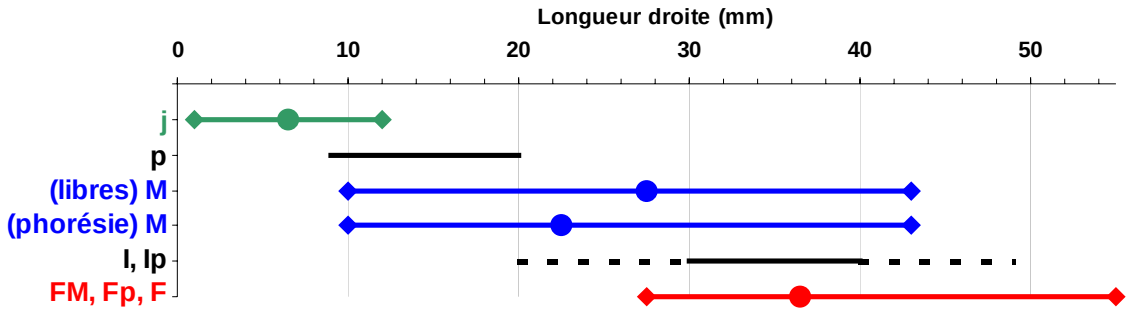


Figure II-49 : Amplitude des longueurs droites des crépidules pour chaque stade sexuel en rade de Brest (1999-2000). j : juvénile ; p : transition juvénile/mâle ; M : mâle ; I, Ip : transition mâle/femelle ; FM, Fp, F : femelles. ◇ : tailles limites (pour 95% des individus à ce stade) ; O : taille moyenne.

II.4.3.3. Croissance coquillière absolue

L'étude de la croissance coquillière absolue par la méthode des fréquences de taille nécessite un suivi régulier (mensuel) et un grand nombre de mesures à chaque date. Dans le cas de la crépidule, le chevauchement des modes observé pour les individus de plus de deux ans ne permet pas l'analyse au-delà de cet âge. Plusieurs auteurs ont alors utilisé la méthode des longueurs moyennes en fonction du nombre de stries marquées sur la coquille, en posant comme hypothèse que chaque strie marquée représente un hiver. Cependant, ce postulat n'a encore jamais été démontré à ce jour. De plus, la lecture des stries est très subjective. De nombreuses stries, périodiques ou non, apparaissent sur la coquille et il est difficile de distinguer les arrêts hivernaux des accidents de croissance. Blanchard et Vergnaud-Grazzini (1995) ont étudié la corrélation des stries principales avec les rapports isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$) de la coquille (constituée à 96% de $CaCO_3$, dont 95% d'aragonite). L'absence de réplicats (une seule crépidule analysée) ne permet pas de conclure, mais les stries attribuées aux quatre premiers hivers ont une signature isotopique témoignant de températures plus froides (rapport isotopique de l'oxygène plus élevé). L'absence de corrélation à partir de la cinquième strie ne permet pas de valider l'âge estimé au-delà. L'analyse isotopique serait intéressante à développer, mais le coût (en temps d'analyse et financier) limite le nombre d'échantillons. Sans un suivi régulier, la méthode de lecture des stries ne permet pas d'appréhender les variations saisonnières du taux de croissance ; la comparaison inter-site des équations de croissance (type Von Bertalanffy) n'est alors possible que pour - et à - une même date. Des recherches dans le cadre d'une thèse sont actuellement en cours au LEMAR (IUEM/UBO) pour approfondir l'étude de la croissance de la crépidule en rade de Brest (J. Richard, thèse en cours).

La comparaison des tailles moyennes aux premier et deuxième hivers (Tableau II-13) et de la courbe de croissance (Figure II-50) de nos résultats avec les valeurs de la littérature (selon la méthode des fréquences de taille ou de lecture des stries) montre des valeurs comparables ou légèrement plus faibles pour la croissance des crépidules en rade de Brest en 1999-2000. L'évolution des tailles moyennes des crépidules d'une même classe d'âge jusqu'au deuxième hiver en rade de Brest (1999-2000) est très proche de celle des crépidules de Saint-Brieuc (Blanchard *et al.*, 2001), Marennes-Oléron (Deslous-Paoli, 1985 ; Sauriau *et al.*, 2002) et Lanvéoc en 1977 (Coum, 1979), à l'exception du ralentissement de croissance pendant le premier hiver, visible seulement sur nos résultats. Des tailles moyennes encore plus importantes ont été estimées par Coe (1942, New-England, Etats-Unis) et Chipperfield (1951,

rivière Blackwater, Angleterre) avec respectivement 18-28 mm et 7-26 mm au printemps pour le recrutement de l'année précédente. Lubet et Le Gall (1972) ont observé une grande dispersion des tailles la première année, en fonction de la position des crépidules. Coum (1979) indiquait que cette dispersion en fonction de la position serait peu importante en rade de Brest.

Les paramètres des équations de croissance de Von Bertalanffy varient au sein des trois sites français (Tableau II-14). Les différences entre les coefficients de croissance (k) et les tailles asymptotiques (L∞) peuvent être le résultat de nombreux facteurs intrinsèques ou extrinsèques (température, ressource trophique, génétique ou méthode de mesure) sans qu'il soit possible de les dissocier. Les faibles valeurs de l'équation générale pour la rade de Brest obtenue par Coum résultent de la prise en compte des crépidules de l'Aulne, dont la croissance est plus faible selon cet auteur. Coum, en accord avec Johnson (1972), attribue cette croissance plus faible à une forte turbidité. Les valeurs généralement plus faibles des tailles moyennes observées à CA en 1999-2000, site sous l'influence directe de l'Aulne, corroborent cette observation. Si la concentration en M.E.S. de l'eau à un mètre du fond n'est pas supérieure à celle de RO en 1999-2000, le fort taux de pélites et de matières organiques du sédiment à CA peut expliquer en partie cette différence (*cf*. chapitre 1). Il faut noter cependant que cette variabilité spatiale ne s'applique qu'à la taille moyenne peu après le recrutement et non au taux de croissance estival (similaire ou même légèrement supérieur pour CA à celui de RO en 1999). En outre, la mortalité naturelle des crépidules âgées semble un peu plus précoce à CA (forte baisse des fréquences de taille au-delà de 40 mm). La taille maximale observée y est de 48 mm contre 55 et 50 mm à RO, respectivement pour les crépidules en chaînes libres et en phorésie sur *P. maximus*. Une taille maximale de 55 mm est relevée pour les crépidules en chaînes libres à Saint-Brieuc (Blanchard *et al*., 2001) contre 47 mm pour les crépidules en phorésie sur *P. maximus* en rade de Brest en 1977 (Coum, 1979). Walne (1956, rivières Crouch et Creeksea, Angleterre) échantillonne peu d'individus supérieurs à 45 mm, mais trouve une crépidule de 66 mm. La plus grande taille observée dans cette étude est un individu de 60 mm à KE.

Tableau II-13 : Longueurs droites moyennes (mm) de la coquille aux premier et deuxième hivers pour plusieurs populations européennes de *Crepidula fornicata*.

Référence	Orton et Rogers (1950)	Walne (1956)	Lubet et Le Gall (1972) Le Gall (1980)	Blanchard *et al.* (2001)	Coum (1979)	cette étude
Site	Lyme Bay (Angleterre)	Creeksea (Angleterre)	Luc/mer (Calvados)	baie de Saint-Brieuc	rade de Brest	rade de Brest
1er hiver	(4–12)	8 (4–12)	9,5 (9-12)	8	10 (5-15)	8 (4-8)
2ème hiver		14 (10–20)	21 (12–34)	18	21 (15-25)	18 (14-19)

Tableau II-14 : Paramètres des équations de croissance (Von Bertalanffy) pour plusieurs populations françaises de *Crepidula fornicata*.

Référence	Coum (1979)	Coum (1979)	Blanchard *et al.* (2001)	Deslous-Paoli (1985)	Sauriau *et al.* (2002)	Nauleau (2001)
Site	Lanvéoc (rade de Brest)	rade de Brest	baie de Saint-Brieuc	Marennes-Oléron	Marennes-Oléron	bassin d'Arcachon
to	-0,25	-0,37	-	0,01	-0,28	-
k	0,22	0,18	0,24-0,26	0,4	0,23	0,3-0,5
L∞	61,0	66,4	54-56	47	46,7	36,6-51,4

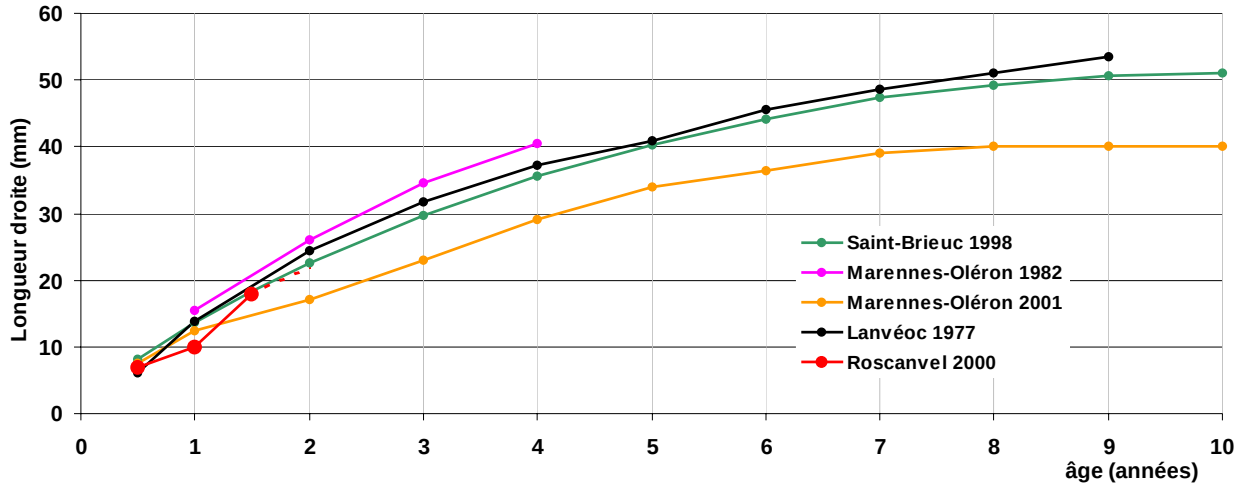


Figure II-50 : Courbes de croissance (moyennes des longueurs droites) des crépidules à Saint Brieuc (d'après Blanchard *et al.*, 2001), Marennes-Oléron (d'après Deslous-Paoli, 1985 ; Sauriau *et al.*, 2002), Lanvéoc (d'après Coum, 1979) et RO (cette étude).

La courbe de croissance des crépidules en rade de Brest de 1999 à 2000 montre une variation saisonnière du taux de croissance (Figure II-43). Ce taux est maximal et constant de mai à août, avant un ralentissement automnal, un arrêt hivernal et une reprise printanière (de septembre à avril). Walne (1956) et Chauvaud (1998) observent également un arrêt de la croissance en octobre. Walne montre que la moitié de la croissance moyenne annuelle a lieu en juin-juillet et note, en accord avec Coum (1979), une reprise de la croissance fin mars - début avril. Si ces variations des taux de croissance sont synchrones pour toutes les crépidules étudiées en 1999-2000, les valeurs absolues de ces taux diffèrent selon l'année, la sous-population ou la classe d'âge considérées. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces variations

du taux de croissance. Ainsi, pour les larves de crépidules, Lucas et Costlow (1979) obtiennent en élevage des accroissements sur 12 jours très faibles à 15°C, de 12,5 µm.j^{-1} à 20°C et de 22,5 µm.j^{-1} à 25°C. Marty *et al*. (2003) mesurent des taux variant de 10,7 à 28,5 µm.j^{-1} en élevage (18°C) selon la densité de larves. Le Gall C. (1995) note un accroissement moyen de 30 µm.j^{-1} des larves de crépidules du golfe normano-breton. Pechenik *et al*. (1996a, 1996b, 1998) démontrent que les stress (thermique ou trophique) pendant la vie larvaire peuvent se répercuter sur la croissance post-larvaire. Les forts taux de croissance observés par ces auteurs (50 à 70 µm.j^{-1} pour les larves et 84 à 140 µm.j^{-1} pour les premiers stades benthiques) peuvent résulter *pro parte* de la température d'élevage (25°C). Les taux de croissance des juvéniles dans la littérature sont globalement du même ordre de grandeur que nos résultats. Ainsi, Marteil (1963, *in* Chauvaud, 1998) note en rade de Brest un taux de 50-55 µm.j^{-1}. L'accroissement observé par Coum (1979) à Lanvéoc est d'environ +8 mm par an les deux premières années (soit une croissance annuelle moyenne d'environ 22 µm.j^{-1}). Cet auteur note un accroissement du taux de croissance individuel après la deuxième année, en lien avec le changement de sexe. Thouzeau (1991c) mesure des taux de croissance (d'août à septembre, sur des collecteurs japonais en baie de Saint-Brieuc) de 38-48 µm.j^{-1}, avec un maximum de 90 µm.j^{-1}, après décomposition polymodale du recrutement en 7 cohortes. Chauvaud (1998) obtient, par la même méthode de calcul (avec 5 cohortes, de mai à octobre, sur des collecteurs plans à RO), des taux très élevés : de 71 à 160µm.j^{-1}.

Dans cette étude, les taux de croissance maximaux un peu plus faibles en 2000 peuvent être dus au fait que cette année a été globalement plus froide que 1999. De la même manière, Walne (1956) obtient des tailles moyennes similaires à nos résultats en 1950 (Tableau II-13), mais inférieures en 1951, année plus froide : soit 4 mm (2 à 8 mm) en mars et 12 mm (6 à 22 mm) en novembre pour le recrutement 1950.

II.4.3.4. Structuration des chaînes de crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*

II.4.3.4.1. Fréquences des positions

La majorité des crépidules en phorésie sur *Pecten* à Roscanvel en 1999-2000 sont associées en chaîne (77 à 87% en moyenne). En 1977, Coum (1979) observait que seulement 38% des crépidules en phorésie sur *Pecten* à l'île Ronde (rade de Brest) étaient associées (aucune en position secondaire) contre 60% pour celles en phorésie sur *Pecten* à Lanvéoc (dont 8% en position secondaire). Malgré des taux de phorésie proches (nombres de bases et de crépidules par *Pecten*, *cf*. II.4.2.1.2), les structures de chaînes de crépidules en phorésie sur les coquilles Saint-Jacques à Lanvéoc et l'île Ronde en 1977 diffèrent de celles de Roscanvel

en 2000. Coum notait que 90% des crépidules (en chaînes libres) sur un substrat coquillier mort à l'île Ronde étaient associées en chaînes (dont 8% en position secondaire) contre 79% pour celles de Lanvéoc (dont 18% en position secondaire) en 1977. Deslous-Paoli (1985) relevait à Marennes-Oléron, pour le même type de support, que 78 à 93% des crépidules étaient associées en chaînes (dont 7 à 17% en position secondaire). En élevage, 10 à 20% des crépidules restent isolées, même après 2 ans (Lubet et Le Gall, 1972). La structure des chaînes de crépidules en phorésie sur *Pecten* à Roscanvel en 1999-2000 est proche des résultats de la littérature sur les chaînes libres. Il serait néanmoins nécessaire d'étudier simultanément les structures de population, selon le type de support et les sites pour pouvoir les comparer. Cette étude n'ayant pu être faite sur les individus en chaînes libres, il n'est pas possible d'établir cette comparaison en rade de Brest en 1999-2000.

L'évolution des types d'associations et de la longueur des chaînes (nombre de crépidules par base) présente une dynamique saisonnière dans la structuration de la population de crépidules :

- été : l'allongement des chaînes et une proportion maximale d'individus en chaînes primaires indiquent que les jeunes crépidules récemment recrutées se fixent préférentiellement sur le sommet des chaînes primaires existantes.
- automne : l'allongement des chaînes se poursuit et la proportion d'individus en position secondaire est maximale, alors que celle d'individus isolés (rapportée au nombre de bases ou au nombre total de crépidules) est minimale. Les sommets des chaînes primaires sont "saturés" (toutes les positions apicales sont occupées) ; les jeunes recrues se fixent toujours préférentiellement sur les crépidules, mais occupent alors des positions secondaires. Cette tendance confirme la distribution fortement agrégative des crépidules.
- hiver : la longueur des chaînes diminue, la proportion d'individus isolés devient maximale et celle des chaînes primaires est minimale. Les jeunes mâles récemment recrutés pourraient avoir tendance à coloniser majoritairement les valves de *Pecten* plutôt que les chaînes en phorésie (depuis les positions secondaires de ces chaînes "saturées" ou des chaînes libres à proximité). Une mortalité plus importante des femelles âgées, à la base des chaînes primaires en phorésie, en cette saison, peut également contribuer à expliquer ces tendances en "libérant" les chaînes les plus complexes qui deviennent alors des chaînes libres.
- printemps : la longueur des chaînes et, jusqu'à l'été, les proportions de chaînes secondaires et d'individus isolés diminuent. La transition du stade mâle au stade femelle, associée à un taux de croissance plus important, a deux conséquences : (1) les mâles isolés

deviennent suffisamment grands (et attractifs) pour initier de nouvelles chaînes primaires et (2) les individus à la base des chaînes secondaires les plus anciennes atteignent une taille limite, impliquant une position précaire et une mortalité (ou une migration?) qui provoquent le détachement de cette structure secondaire (qui devient alors une nouvelle chaîne libre). Walne (1956) précise qu'au-delà de 25 mm, la crépidule en base secondaire recouvre deux individus de la chaîne primaire ; il observe une plus forte mortalité à cette taille, associée à la rupture des chaînes secondaires.

Deslous-Paoli (1985) note également, pour les crépidules en chaînes libres à Marennes-Oléron, une diminution de la taille des chaînes de janvier à mai (attribuée aux mortalités) et une augmentation de mai à décembre (attribuée au recrutement). Coum (1979) indique une diminution de la taille des chaînes libres dans l'Elorn de février à juin (attribuée à une forte mortalité), mais observe que les juvéniles isolés sur *Pecten* à l'île Ronde migrent en position secondaire surtout en hiver-début de printemps.

La progression très régulière des fréquences moyennes globales des structures de chaîne et des positions des crépidules en phorésie sur *Pecten* à Roscanvel en 1999-2000 témoigne d'une structuration élaborée, soumise à de fortes contraintes (disponibilité des supports). L'optimisation de la répartition des bases et de la formation des chaînes, en fonction de ces contraintes et de la dynamique de population, permet à cette espèce de former une population phorétique structurée et potentiellement autonome en terme de reproduction.

II.4.3.4.2. Fréquences des stades sexuels en fonction des positions

Les proportions des différents stades sexuels en fonction de leur position dans la chaîne reflètent la structure couramment observée, c'est-à-dire une base constituée par une ou deux femelles et des mâles de plus en plus jeunes vers le sommet. Blanchard *et al*. (2001) observent que 75% des femelles des chaînes libres en baie de Saint-Brieuc sont en A1, contre 25% en A2 , alors que A3 présente la proportion maximale de mâles. En accord avec Le Gall (1980), il ne semble pas y avoir de position privilégiée pour les individus en phase de transition. L'augmentation de leurs proportions vers la base et l'extrémité apicale des chaînes, avec un minimum en A3, est due au fait que les immatures proches de la base (plus grands) correspondent majoritairement aux stades de transition mâle/femelle (I, Ip) alors que les immatures proches du sommet des chaînes correspondent principalement aux stades de transition juvénile/mâle (p).

II.4.3.4.3. Fréquences des tailles en fonction des positions

La diminution des tailles moyennes et maximales en fonction de la position s'explique par la structure même de la chaîne : sauf rares exceptions, sa formation implique qu'une crépidule doit avoir une taille inférieure ou égale à celle qu'elle recouvre pour bénéficier d'un support adéquat. Cette formation se fait chronologiquement de la base vers le sommet, par empilements successifs de nouvelles crépidules, donc plus jeunes et moins grandes que celle qu'elle recouvre. Plusieurs auteurs (Orton, 1912b ; Walne, 1956 ; Deslous-Paoli, 1985) suggèrent qu'une crépidule par an vient s'ajouter à la chaîne. Chaque position dans la chaîne, depuis le sommet, serait alors occupée par un individu plus vieux d'un an. Cependant, Sauriau *et al*. (2002) ont observé très fréquemment des individus de même classe d'âge sur 2 ou 3 positions successives par la méthode des stries de croissance. La fréquence des tailles et les tailles médianes à chaque position dans nos résultats, reliées aux valeurs de croissance absolue, tendent également à infirmer cette hypothèse et suggérer l'occupation de positions successives dans la chaîne primaire par des individus d'une même classe d'âge. La distribution des tailles à chaque position reflète les caractéristiques des stades sexuels dominants. Les proportions de mâles étant maximales en A3 (Figure II-47), les fréquences de taille sont proches des caractéristiques de ce stade (Figure II-41). La diminution des tailles moyennes et maximales au-dessus de cette position reflète à la fois la diminution de la taille des mâles de plus en plus jeunes et l'augmentation des proportions de stades intermédiaires (p) et juvéniles. La grande amplitude des tailles observées en A1 et A2 résulte de l'hétérogénéité des stades sexuels représentés avec : des stades transitoires mâle/femelle (I, Ip) et des femelles (mode dans les grandes tailles, centré sur la taille moyenne des femelles), des mâles (petites et moyennes tailles) et des stades transitoires juvénile/mâle (p ; petites tailles). Pour limiter les biais dus à la polymodalité, notamment dans les valeurs extrêmes, la médiane et le quartile supérieur (75%) sont de meilleures approximations que la moyenne de la distribution des longueurs droites pour chaque position.

II.5. ALIMENTATION

II.5.1. Matériels et méthodes

II.5.1.1. Echantillonnage

En 2000, 10 chaînes de crépidules libres ont été prélevées tous les mois en plongée à RO (Figure II-4). La fréquence d'échantillonnage a été augmentée au printemps, période de forte production primaire phytoplanctonique, devenant bi-hebdomadaire à hebdomadaire (Tableau II-15). A l'échelle d'un cycle de marée, des échantillons ont été prélevés lors du deuxième bloom printanier (campagne CREPIRAD, 17-19 mai 2000) :

Tableau II-15 : Dates d'échantillonnage et nombres de réplicats par paramètre en 2000. BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer (coefficient de marée 83-86).

Dates 2000	24 février	15 mars	10 avril	26 avril	04 mai	12 mai	17 mai BM-3h.	17 mai BM	17 mai PM-3h.	17 mai PM	19 mai BM-3h.	19 mai BM	19 mai PM-3h.	19 mai PM	30 mai	09 juin	26 juin	10 juillet	09 août	14 septembre	13 octobre
Crépidules	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Pigments	5	5	10	10	10	10	10	10	10	10	5	5	5	5	10	10	10	10	10	10	10
Isotopes	8	5	5	5	5	5	-	7	-	7	-	7	-	6	5	5	-	-	6	7	7

La deuxième crépidule vivante, depuis la base, a été prélevée sur chaque chaîne. Le sexe et la présence éventuelle d'œufs sont notés. Le pied ventouse est séparé des viscères avec des instruments propres (lavage au bain sonique). Les viscères sont conservés au congélateur (-20°C) pour le dosage des teneurs en pigments. Le pied est placé dans un pilulier propre (lavage au bain acide, rinçage à l'eau distillée puis incinération 4h30 à 450°C) et congelé (-20°C) pour l'analyse de la composition isotopique et élémentaire. La coquille est mesurée (longueur droite), pesée (poids sec) et archivée.

II.5.1.2. Teneur viscérale en pigments

L'évolution des concentrations en chlorophylle *a*, en phéophytine *a* et des indices de dégradation (d.i (%) = $\frac{[\text{phéo.}a]}{[\text{phéo.}a]+[\text{chloro.}a]}$) de la colonne d'eau a été décrite au chapitre 1. Seules les espèces dominantes du phytoplancton ont été déterminées et comptées (microscopie optique ; coll. E. Nézan, Ifremer Concarneau). La glande digestive de la crépidule étant un organe diffus dans les viscères, et après plusieurs tentatives infructueuses de lavage du tractus digestif, les pigments sont dosés sur toute la masse viscérale. Après pesée

(poids frais), les viscères sont broyés dans de l'eau distillée. 50 µl de broyats sont utilisés pour le dosage de la chlorophylle *a* et de la phéophytine *a*, selon la méthode utilisée pour le phytoplancton (*cf.* I.1.1.1.1). La concentration est rapportée au poids frais de la masse viscérale. Cette méthode a été utilisée dans la littérature pour l'étude de l'alimentation de plusieurs bivalves (Ansell, 1974a et b ; Robinson *et al.*, 1984 ; Hawkins *et al.*, 1986 ; Kamermans, 1994 ; Josefson *et al.*, 1995 ; Chauvaud *et al.*, 2001). Le broyage et les dosages ont été réalisés par Anne Donval (LEMAR, IUEM).

II.5.1.3. Composition isotopique et élémentaire du pied

Les échantillons de pied sont lyophilisés dans leurs piluliers pendant 48 heures. Ils sont ensuite réduits en poudre avec un broyeur à bille. Un sous-échantillon de poudre est conditionné dans une nacelle d'étain ultra-propre et pesé (1±0,2 mg). Les nacelles sont expédiées en Ecosse pour le dosage (coll. C. Scrimgeour, Scottish Crop Research. Institute, Dundee). Les dosages des éléments C et N (en µg) et des isotopes stables ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, en ‰) sont réalisés sur un spectromètre de masse à flux continu (CF-IRMS) couplé à un analyseur élémentaire (*cf.* Lorrain, 2002 pour les détails de la technique d'analyse). Les rapports isotopiques sont obtenus avec une précision de 0,2 ‰ :

$$\delta^{13}C_{échantillon}\ (‰) = (R_{échantillon}/R_{standard} - 1) \times 1000, \text{ avec } R = {}^{13}C/{}^{12}C$$

$$\delta^{15}N_{échantillon}\ (‰) = (R_{échantillon}/R_{standard} - 1) \times 1000, \text{ avec } R = {}^{15}N/{}^{14}N$$

II.5.1.4. Traitements statistiques

La moyenne et la variance à chaque date ou heure de marée sont calculées sur les valeurs des réplicats. Les moyennes et variances saisonnière, annuelles ou globales (toute la période d'étude) sont calculées sur les valeurs journalières obtenues par interpolation entre les dates échantillonnées couvrant la période considérée. La normalité et l'égalité des variances n'étant pas des conditions souvent respectées par les données, les tests non paramétriques ont été systématiquement utilisés. Le test de Kruskal-Wallis permet de tester l'homogénéité de plusieurs séries de valeurs (abrégé KW avec un seuil d'acceptation fixé à 5%). La différence entre les moyennes est testée par comparaison de rang de Kolmogorov-Smirnov (abrégé KS, avec un seuil d'acceptation fixé à 5%). La corrélation entre deux séries de données est décrite par un coefficient de corrélation (r^2) et un coefficient de Pearson (abrégé P, au seuil de 5%).

II.5.2. Résultats

II.5.2.1. Teneurs viscérales en pigments

Le poids frais de viscères des crépidules est significativement corrélé (r^2=0,65 ; P, p<0,1 %) au poids sec de coquille (Figure II-51a) ; ces deux paramètres sont donc proportionnels. La quantité de pigments, rapportée au poids frais de viscères, est négativement corrélée (P, p<0,5 %) au poids sec de coquille (Figure II-51b), mais la dispersion est forte (r^2<0,2). Ainsi, les crépidules les plus petites ont tendance à avoir une concentration viscérale relative en pigments supérieure à celle des plus grosses à RO en 2000. Pour limiter le biais de la taille, le poids sec moyen des coquilles de crépidules utilisées à chaque date pour les dosages est compris entre 4 et 8 g. (Figure II-52). La différence globale entre les poids pour toutes les dates échantillonnées n'est alors pas significative (KW, p>5%).

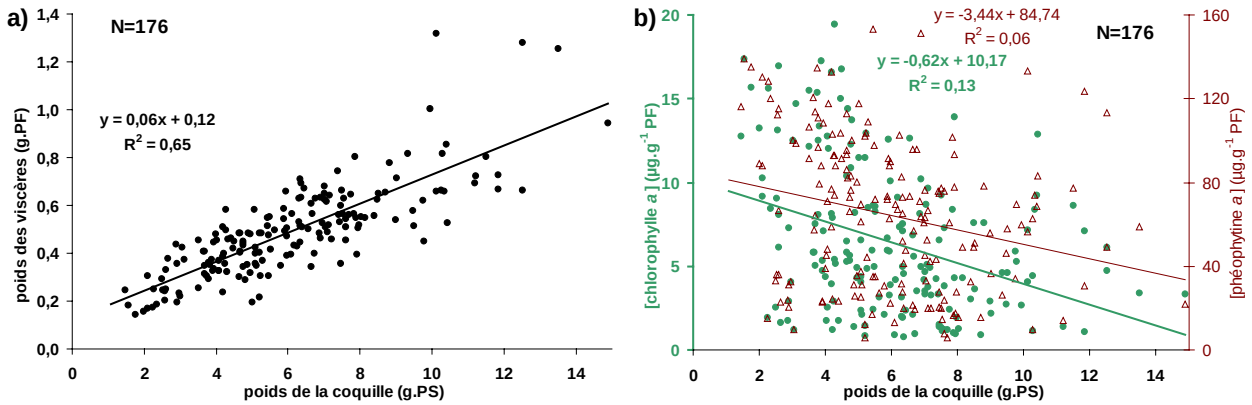


Figure II-51 : Corrélation du poids frais des viscères (a) et des pigments ingérés (b) avec le poids sec de la coquille de crépidule à RO en 2000.

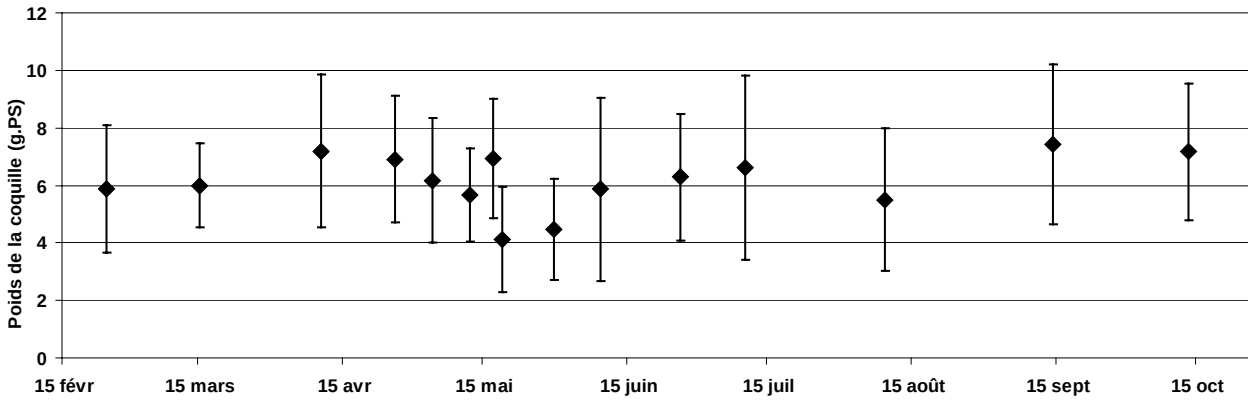


Figure II-52 : Poids sec moyen, à chaque date, des coquilles de crépidules utilisées pour le dosage des pigments contenus dans les viscères à RO en 2000.

II.5.2.1.1. Variabilité de la concentration viscérale en pigments à l'échelle d'un cycle de marée

L'évolution de la teneur viscérale moyenne en pigments montre une variabilité relativement importante à l'échelle du cycle de marée (Figure II-53) : les concentrations moyennes en chlorophylle *a* et en phéophytine *a* augmentent simultanément, et respectivement de +7,0 µg.g^{-1} PF et +39,7 µg.g^{-1} PF, en 3 heures le 17 mai. Cette augmentation coïncide avec l'homogénéisation de la colonne d'eau avant la pleine mer et le retour des fortes concentrations en phytoplancton. Le 19 mai, la concentration moyenne viscérale en chlorophylle *a* est stable et moyenne (6 à 8 µg.g^{-1} PF) pendant tout le cycle de marée. Celle en phéophytine *a* est forte (100 à 140 µg.g^{-1} PF), avec un pic à basse mer.

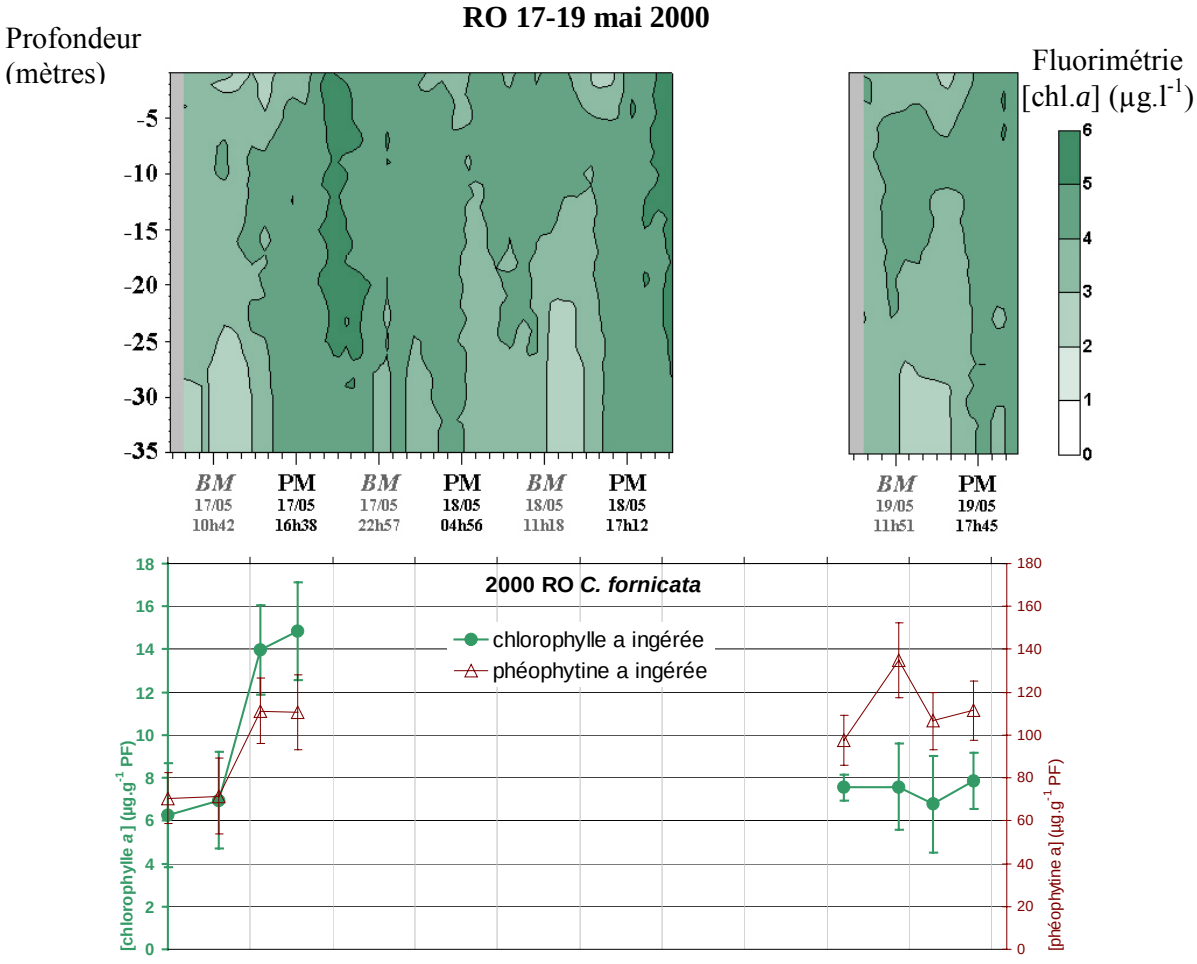


Figure II-53 : Evolution des concentrations en pigments (en bas) dans les viscères de *Crepidula fornicata* et des concentrations en chlorophylle *a* (fluorimètre Sea Tech *in situ*) dans la colonne d'eau (en haut) à RO du 17 au 19 mai 2000 (3ème efflorescence à *Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* et *Rhizosolenia fragilissima*). BM=Basse Mer ; PM=Pleine Mer.

II.5.2.1.2. Variabilité de la concentration viscérale en pigments en 2000

L'évolution du contenu en pigments des viscères (Figure II-54) montre un maximum moyen observé de 14,8±2,3 µg.g^{-1} PF le 17 mai pour la chlorophylle *a* et de 111,4±14,0 µg.g^{-1} PF le 19 mai pour la phéophytine *a*. Les minima moyens observés sont respectivement de 1,3±0,1 µg.g^{-1} PF et de 7,3±1,9 µg.g^{-1} PF, le 24 février. L'amplitude de variation de ces concentrations peut être importante d'une date à l'autre. Globalement (Figure II-55), la teneur en pigments chlorophylliens (chlorophylle *a* + phéophytine *a*) des viscères est corrélée avec la concentration en pigments chlorophylliens de l'eau de fond en 2000 (chlorophylle *a* + phéophytine *a* : r^2=0,51 ; P, p<0,5 % ; chlorophylle *a* : r^2=0,42 ; P, p<1 %). Le 15 mars, la concentration moyenne en chlorophylle *a* et phéophytine *a* des viscères devient relativement forte (soit, respectivement, 4,5±1,0 et 21,1±2,8 µg.g^{-1} PF), alors que la production primaire pélagique reste faible. Les teneurs les plus fortes (>6 µg.g^{-1} PF pour la chlorophylle *a* et >60 µg.g^{-1} PF pour la phéophytine *a*) sont observées de mai à juin ; elles sont synchrones aux efflorescences à *Skeletonema costatum* (**2**), *Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* et *Rhizosolenia fragilissima* (**3**) et *Rhizosolenia delicatula* (**4**). De juillet à septembre, l'évolution des concentrations pigmentaires moyennes dans les viscères suit globalement celle de la production primaire pélagique, mais le contenu viscéral en chlorophylle *a* n'atteint pas de fortes valeurs malgré des concentrations en pigments dans la colonne d'eau comparables à celles de la période précédente.

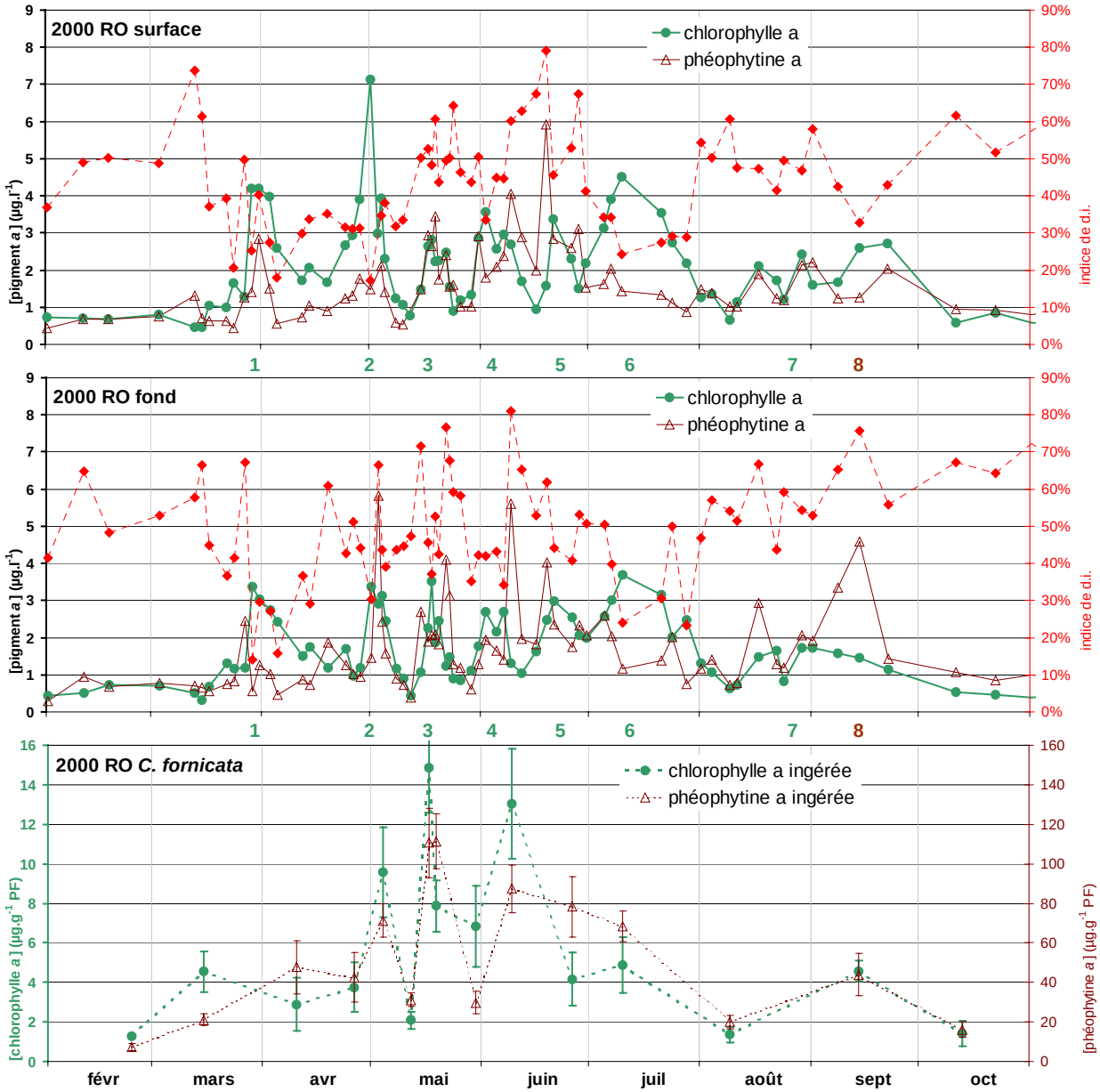


Figure II-54 : Evolution des concentrations en pigments dans les viscères de *Crepidula fornicata* (en bas), des concentrations en chlorophylle *a*, en phéophytine *a* (par fluorimétrie sur les filtres) et de l'indice de dégradation instantané dans l'eau de surface (en haut) et de fond (au milieu) à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf.* I.3.2.5.3).

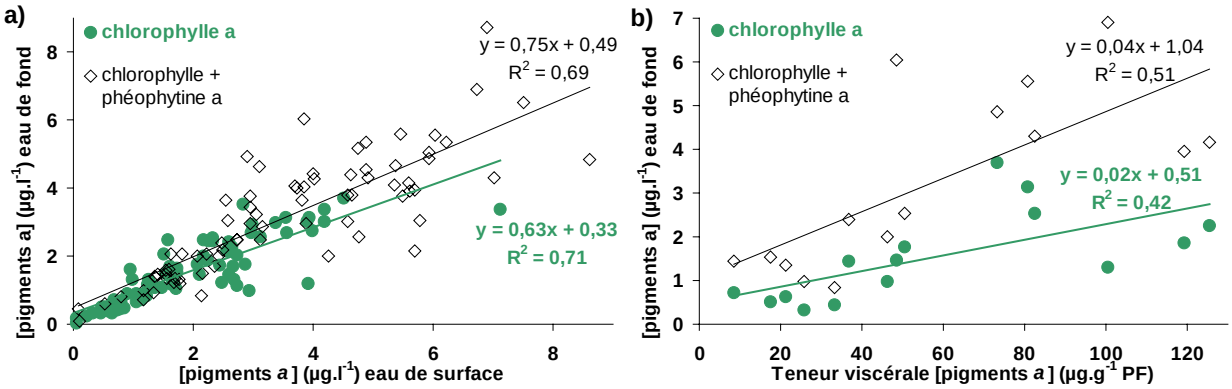


Figure II-55 : Corrélations des concentrations en pigments *a* de l'eau de surface (a) et en pigments *a* ingérés par *Crepidula fornicata* (b) avec la concentration en pigments *a* de l'eau de fond à RO en 2000.

II.5.2.2. Composition isotopique et élémentaire du pied

Le $\delta^{13}C$ et le rapport C/N ne sont pas significativement corrélés (P, p>5 %) au poids sec de coquille (Figure II-56). Le $\delta^{15}N$ du pied des crépidules est significativement corrélé (P, p<1 %) au poids sec de coquille mais la dispersion est forte (r^2<0,1). Ainsi, les crépidules les plus petites auraient tendance à avoir une valeur de $\delta^{15}N$ du pied inférieure à celle des plus grosses à RO en 2000. Cependant, cette différence est nettement inférieure à la variabilité inter-individuelle. Pour limiter le biais de la taille, le poids sec moyen de coquille des crépidules utilisées à chaque date pour les dosages est compris entre 4 et 8 g. (Figure II-52) ; la différence globale entre les dates n'est pas significative (KW, p>5%).

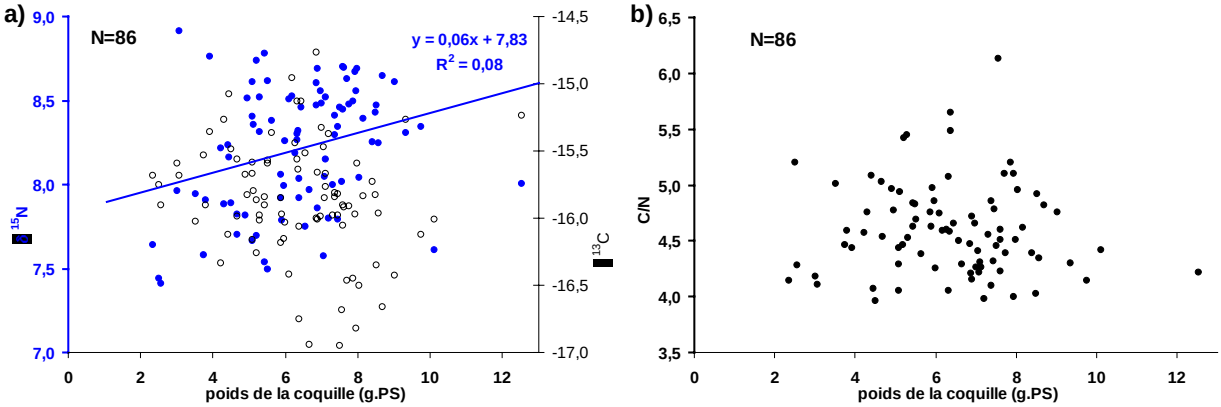


Figure II-56 : Corrélation du $\delta^{15}N$, du $\delta^{13}C$ (a) et de l'indice C/N (b) du pied avec le poids sec de la coquille de crépidule à RO en 2000.

II.5.2.2.1. Variabilité de la composition isotopique en 2000

L'évolution des rapports isotopiques du pied (Figure II-57) connaît un maximum moyen observé de 8,63±0,21 ‰ le 24 février pour le $\delta^{15}N$ et de -15,44±0,56 ‰ le 4 mai pour le $\delta^{13}C$. Le minimum moyen observé est respectivement de 7,67±0,14 ‰ le 30 mai et de -16,56±0,31 ‰, le 9 août. L'analyse statistique (KW, p<0,1 %) montre qu'aux différentes dates, les échantillons ne forment pas un groupe significativement homogène, quel que soit le rapport isotopique considéré (azote ou carbone). Cependant, la plupart des valeurs ne présente pas de différence significative entre deux dates successives d'échantillonnage (KS, p>5 %), témoignant d'une évolution graduelle pour ces paramètres à l'échelle du mois (du moins jusqu'en juin, compte tenu du pas d'échantillonnage plus grand par la suite). Le $\delta^{15}N$ du pied, proche de 8,5 ‰ de février à avril, diminue rapidement en mai (-0,91 ‰ en 26 jours), avec une différence maximale (-0,09 ‰.j^{-1}) et significative (KS, p<5 %) entre le 12 et le 17 mai. Il augmente ensuite en juin jusqu'à retrouver une valeur d'environ 8,3 ‰ d'août à octobre. La différence significative (KS, p<1 %) entre le 9 juin et le 9 août doit être reliée au manque

d'échantillon entre ces deux dates. Le $\delta^{13}C$ du pied, proche de -16,0 ‰ en février, augmente régulièrement jusqu'en mai (+0,60 ‰ en 70 jours). Il diminue ensuite en juin jusqu'à atteindre une valeur proche de -16,5 ‰ d'août à octobre, avec un pic significatif (KS, p<0,5 %) vers -16,0 ‰ en septembre.

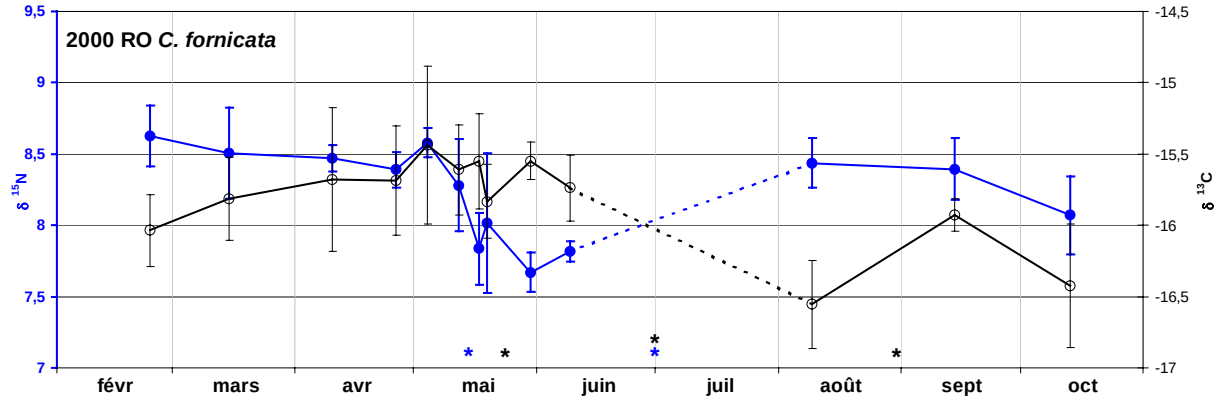


Figure II-57 : Evolution du $\delta^{15}N$ et du $\delta^{13}C$ du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. * : différence inter-dates significative (KS, p<5%).

II.5.2.2.2. Variabilité de la composition élémentaire en 2000

L'évolution du rapport C/N du pied (Figure II-58) connaît un maximum moyen observé de 5,01±0,66 le 13 octobre et un minimum moyen observé de 4,35±0,19 le 26 avril. L'analyse statistique (KW, p>5 %) ne montre pas de différence globale significative entre les échantillons aux différentes dates. Le rapport C/N, proche de 4,5 de mars à mai, est voisin de 5 en septembre-octobre, avec des valeurs intermédiaires en février, juin et août. La moyenne annuelle du rapport C/N du pied est de 4,67 ± 0,18.

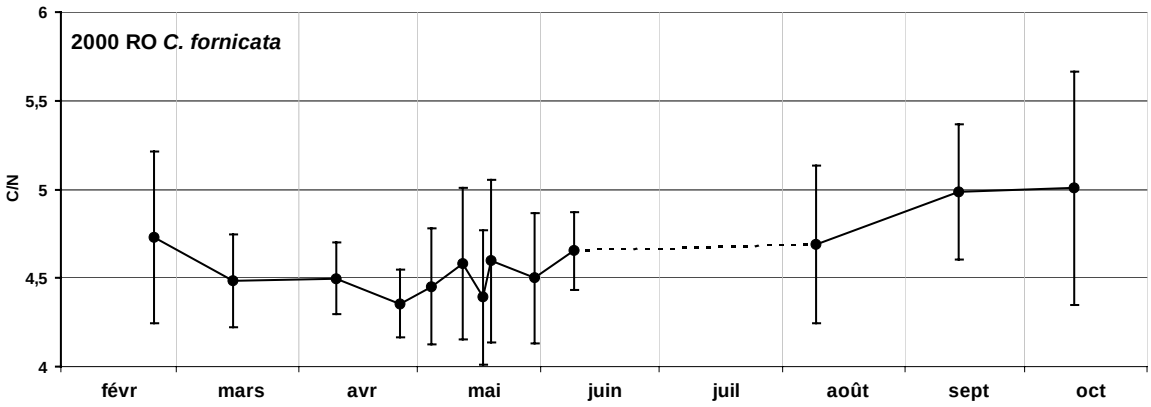


Figure II-58 : Evolution du rapport C/N du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000.

II.5.3. Discussion

II.5.3.1. Relations entre la variabilité de l'alimentation et celle des paramètres environnementaux

II.5.3.1.1. Mise en évidence de la consommation de la production primaire phytoplanctonique par la crépidule

Comme pour beaucoup de suspensivores d'écosystèmes côtiers eutrophes, le phytoplancton abondant du printemps à l'automne peut être une des ressources trophiques privilégiées pour la crépidule. La forte augmentation (+60%) de la teneur en pigments chlorophylliens dans les viscères de la crépidule le 17 mai (lors de l'homogénéisation de la masse d'eau, enrichissant l'eau de fond en phytoplancton) est très rapide (moins de 3 heures ; Figure II-53). Ce résultat témoigne d'une forte ingestion de microalgues et d'une grande réactivité du comportement alimentaire de cette espèce. La concentration en phéophytine *a* dans les viscères est globalement 10 fois plus importante que celle en chlorophylle *a*, témoignant de la dégradation par digestion du matériel ingéré et/ou de l'ingestion concomitante de matériel dégradé. Gelder et Robinson (1980), Robinson *et al*. (1989) et Chauvaud *et al*. (2001) notaient également la dominance des phéopigments dans la glande digestive pour, respectivement, *Mytilus edulis*, *Placopecten magellanicus* et *Pecten maximus*. Kamermans (1994) observait par contre une teneur en chlorophylle *a* deux fois plus importante que celle en phéopigments pour *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria* et *Mytilus edulis*. La teneur viscérale en pigments (avec une forte proportion en phéophytine) varie peu pendant toute la marée du 19 mai et reste forte, même après la basse mer quand la pénétration des eaux issues de l'Iroise amène une eau faiblement chargée en phytoplancton. Ce résultat indique que l'appareil digestif de la crépidule reste relativement chargé en particules alimentaires pendant cette troisième efflorescence (débutée entre le 15 et le 17 mai) et ne se vide pas à l'échelle de quelques heures. De l'échelle de la semaine à celle de la saison (Figure II-54), la teneur viscérale en pigments varie beaucoup : la corrélation avec la biomasse phytoplanctonique de l'eau de fond confirme le lien entre l'abondance de cette ressource et sa consommation par la crépidule (Figure II-55). Les plus faibles teneurs viscérales (< 40 $\mu g.g^{-1}$ PF) coïncident systématiquement avec les plus faibles concentrations en pigments dans l'eau de fond (< 1 $\mu g.l^{-1}$ de chlorophylle *a* et < 1,5 $\mu g.l^{-1}$ de chlorophylle *a* + phéophytine *a*). Ainsi, la faible teneur observée le 12 mai suit et précède d'une semaine les fortes valeurs observées pendant les deuxième et troisième efflorescences phytoplanctoniques.

Il suffit donc de quelques jours de faibles concentrations en diatomées (pigments *a*) pour que l'alimentation de la crépidule soit fortement limitée sur cette ressource. Cependant, des pigments sont présents en quantité significative tout au long de l'année dans les viscères de crépidules, ce qui indique (1) soit une alimentation continue, même à de faibles concentrations de phytoplancton – Hoagland (1979) et Manac'h (1995) ont observé que la crépidule pouvait occasionnellement réingérer ses propres pseudofécès quand la disponibilité en nourriture est limitée – (2) soit une alimentation simultanée sur un autre compartiment (microphytobenthos). Dans la mesure où on ne peut exclure une autre source éventuelle d'alimentation (MOP bactérienne, détritique, etc.), on ne peut pas conclure à une limitation de la consommation globale pendant ces périodes de faible abondance du phytoplancton. Il serait nécessaire pour cela d'étudier l'évolution d'indices de conditions physiologiques (rapports de poids secs des tissus mous, composition biochimique) parallèlement à celle des contenus viscéraux.

II.5.3.1.2. Evolution quantitative et qualitative des ressources trophiques et de la consommation en 2000

La teneur viscérale en pigments est globalement corrélée à la concentration en phytoplancton de l'eau de fond en 2000 (Figure II-55 ; P, $p<1\%$). Cependant, sur l'année, la consommation de matériel issu de la production primaire n'est pas linéairement proportionnelle à cette biomasse ($r^2 = 0,4$ à $0,5$). Plusieurs facteurs peuvent influencer et contrôler l'intensité de l'ingestion. La température et la turbidité (MES) de l'eau modulent le taux de filtration et donc la quantité de nourriture ingérée par unité de temps (Newell et Koefoed, 1977 ; Le Troadec, 1992 ; Manac'h, 1995). La quantité et la qualité du phytoplancton (composition spécifique) peuvent entraîner un taux d'ingestion variable, voire une sélection. Le cycle biologique de la crépidule, et notamment l'allocation d'énergie vers la reproduction, pourrait également influencer le comportement alimentaire. Enfin, une éventuelle compétition trophique intra- ou inter-spécifique et le microhabitat (position dans la chaîne, proximité du sédiment) peuvent induire des variabilités saisonnières et inter-individuelles. La taille (l'âge) de l'individu est également un élément important compte tenu de son lien avec plusieurs de ces facteurs (taux de filtration, métabolisme, position).

L'influence de ces facteurs sur l'alimentation a été étudiée pour plusieurs bivalves d'intérêt halieutique (Robinson *et al.*, 1984 ; Bricelj et Malouf, 1984 ; Hummel, 1985a,b ; Namaguchi, 1985, 1994, 1995, 1996 ; Cranford et Gordon, 1992 ; Wildish *et al.*, 1992 ; Kamermans, 1994 ; Shumway *et al.*, 1997 ; Chauvaud *et al.*, 2001). Cependant, à notre

connaissance, aucune étude sur l'évolution *in situ* de la teneur viscérale en pigments de la crépidule n'a été publiée avant ce travail et les influences relatives des différents facteurs contrôlant l'alimentation sont inconnues.

Dans cette étude, plusieurs périodes se distinguent par l'intensité de la consommation en fonction de l'évolution des paramètres environnementaux (Figure II-59) :

- de fin février à fin avril : à la sortie de l'hiver (février), la biomasse phytoplanctonique est faible et la teneur viscérale en pigments chlorophylliens est minimale. Cette teneur est significativement plus forte à la mi-mars alors que la production primaire (sédimentée) est minimale et très dégradée. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène : (1) l'augmentation de la température (+1°C en moyenne mensuelle entre février et mars) peut induire une augmentation du taux de filtration et du métabolisme en général ; (2) la crépidule peut se nourrir sur un autre compartiment (microphytobenthos). En avril, les teneurs viscérales ont encore augmenté mais restent peu importantes (autour de 45 $\mu g.g^{-1}$ PF) au regard des valeurs maximales annuelles. Ces observations sont réalisées après la première efflorescence phytoplanctonique dominée par *Coscinodiscus sp*. dont la taille exceptionnelle peut atteindre 300 µm. Le faible indice de dégradation (d.i.) associé à cette efflorescence indique une faible consommation de cette espèce par les suspensivores benthiques. Cependant, la température n'étant pas significativement plus élevée qu'en mars, l'augmentation de la teneur viscérale en pigments peut être liée à celle de la biomasse phytoplanctonique (consommation d'espèces accessoires pendant cette efflorescence?).

- de début mai à mi-juin : la teneur viscérale en pigments, avec une proportion en chlorophylle *a* importante (Figure II-54), est forte pendant les efflorescences de diatomées qui se succèdent pendant cette période, et faible quand cette biomasse chute brutalement. Le matériel frais sédimenté est rapidement dégradé (pics de phéophytine importants associés à des pics de l'indice de dégradation instantané). Ces résultats traduiraient une consommation importante de cette ressource trophique pélagique. Les fortes teneurs viscérales peuvent également être liées à l'augmentation de la température (se répercutant sur le métabolisme et le taux de filtration) sans lui être cependant proportionnelles. Les pics de biomasse de matériel frais (estimé par la concentration en chlorophylle *a*) dans l'eau de fond sont équivalents pour les blooms successifs (2,7 à 3,5 $\mu g.l^{-1}$). La composition spécifique de la biomasse phytoplanctonique peut alors expliquer les différences d'intensité observées. La deuxième efflorescence (1-5 mai, eau de fond) est composée principalement de *Skeletonema costatum* dont la très forte abondance (4 à 7 millions de cellules.l^{-1}) est associée à un pic majeur de MES et de MOP. La troisième efflorescence (17-20 mai) est dominée par *Pseudo-Nitzschia*

pseudodelicatissima (200 à 600.10^3 cellules.l^{-1}) et *Rhizosolenia fragilissima* (200.10^3 cellules.l^{-1}), et la quatrième (2-7 juin) par *Rhizosolenia delicatula* (100 à 150.10^3 cellules.l^{-1}). La teneur viscérale en pigments est forte pendant le bloom à *Skeletonema costatum*, indiquant une consommation probable de cette diatomée par la crépidule, même dans des conditions de forte turbidité (13,8 mg.l^{-1} MES). Les deux autres blooms associés à des teneurs pigmentaires viscérales encore plus fortes montrent que *Pseudo-Nitzschia pseudodelicatissima* et/ou *Rhizosolenia fragilissima* et *R. delicatula* constitueraient une source trophique privilégiée pour *Crepidula fornicata*.

- de mi-juin à début août : la température de l'eau de fond continue d'augmenter jusqu'à approcher les maxima annuels. La charge en MES est faible pendant toute cette période (< 4 mg.l^{-1}). La biomasse phytoplanctonique de l'eau de fond est relativement forte de la mi-juin à la fin juillet pendant la cinquième efflorescence (3,0 µg.l^{-1} ; 1,9 millions de cellules.l^{-1}) et la sixième (3,7 µg.l^{-1} ; 1,7 millions de cellules.l^{-1}), toutes deux dominées par des diatomées du genre *Chaetoceros* (*C. curvisetus*, *C. debilis* et *C. radians*). Les teneurs pigmentaires viscérales sont relativement fortes mais les proportions en chlorophylle *a* sont faibles (chl. *a* / phéo. *a* < 8%) alors que les dosages sont réalisés pendant les pics de biomasse du matériel frais (chlorophylle *a* de l'eau de fond) de ces deux blooms. La proportion de pigments viscéraux dégradés n'indique toutefois pas directement l'état de fraîcheur du matériel ingéré car le temps et les processus de digestion sont inconnus. Cependant, contrairement à la période précédente, l'indice de dégradation instantané des pigments de l'eau de fond est faible (particulièrement pendant la sixième efflorescence), témoignant d'une consommation moindre par les suspensivores benthiques. Il est difficile à ce stade de conclure sur l'origine de cette différence et plusieurs hypothèses peuvent être envisagées : (1) les diatomées du genre *Chaetoceros* (cellules de grandes taille, formant des agrégats lors de leur sédimentation) pourraient être une source trophique moins privilégiée par la crépidule ; (2) l'état physiologique des adultes à cette période pourrait modifier le taux de filtration ou le métabolisme (allocation d'énergie : alimentation *vs* reproduction/croissance) ; (3) la part de l'alimentation sur un autre compartiment trophique (détritique, microphytobenthos) pourrait être plus importante à cette période ; (4) l'évolution saisonnière de la composition du peuplement benthique (qui sera étudié dans le chapitre 3) pourrait induire une compétition trophique inter-spécifique accrue à partir de juin. Les très faibles teneurs pigmentaires viscérales dosées le 9 août coïncident avec un minimum de biomasse de phytoplancton dans la colonne d'eau. L'absence de données sur les teneurs viscérales pendant la septième efflorescence (fin août, dominée par *Chaetoceros radians*, avec une quantité non négligeable

d'autres diatomées des genres *Pseudo-Nitzschia*, *Skeletonema* et *Rhizosolenia*) ne permet pas d'en étudier l'impact sur l'alimentation de la crépidule.

- de mi-septembre à mi-octobre : La température de l'eau de fond atteint son maximum annuel (16,9°C) le 14 septembre puis baisse en octobre. La charge en MES est forte pendant cette période en raison de l'agitation de la masse d'eau (vents forts, *cf.* I.3.2.6). La huitième et dernière efflorescence phytoplanctonique (co-dominée par *Gymnodinium chlorophorum* et *Rhizosolenia* spp.) présente une biomasse beaucoup plus dégradée au fond qu'en surface. Les teneurs pigmentaires viscérales de la crépidule sont peu importantes (48 $\mu g.g^{-1}$ PF), ce qui témoignerait d'une consommation modérée pendant cet événement. Le pas d'échantillonnage est cependant trop important par rapport à la variabilité temporelle de ce paramètre pour interpréter la dynamique alimentaire pendant cette période.

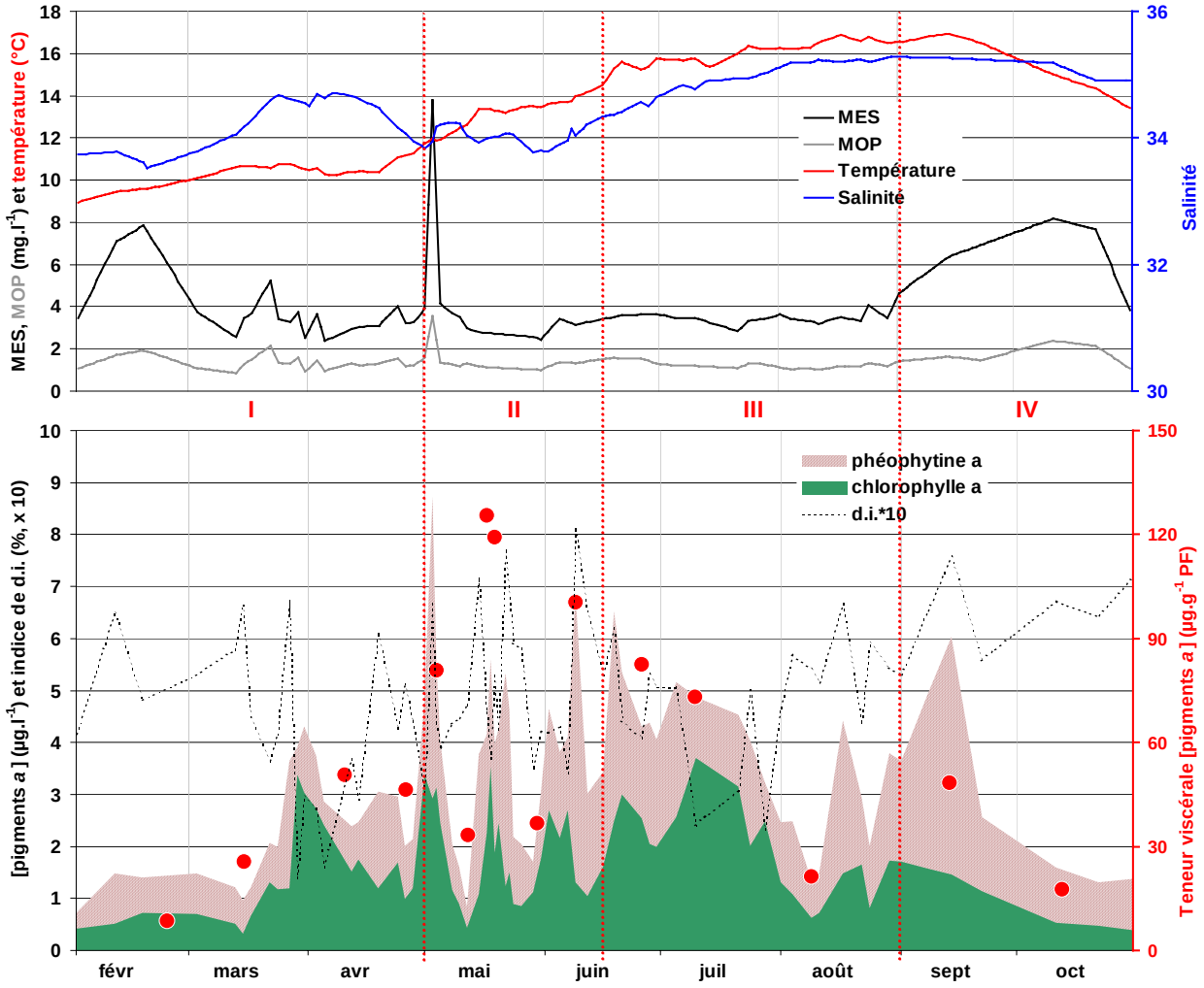


Figure II-59 : Evolution de la température, de la salinité, des concentrations en MES, MOP, de l'indice de dégradation instantané (d.i.), des pigments chlorophylliens dans l'eau de fond (phéophytine *a* en marron, cumulée à la chlorophylle *a* en vert), et des teneurs en pigments totaux (chlorophylle + phéophytine *a*) dans les viscères de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf.* I.3.2.5.3).

II.5.3.2. Composition isotopique et élémentaire du pied : indices du niveau trophique et des sources potentielles d'alimentation de la crépidule

Dans les milieux côtiers et estuariens, l'abondance et la diversité de composition du seston procurent d'importantes sources potentielles d'alimentation pour les suspensivores benthiques (Newell, 1979 ; Dame, 1996). Il est cependant difficile d'en appréhender les contributions respectives dans l'alimentation tout au long de l'année. L'observation directe du comportement alimentaire ou du contenu du tractus digestif ne fournit que des informations relativement ponctuelles dans le temps sur ce qui est ingéré et non sur ce qui est assimilé à plus long terme. Plusieurs études ont établi et quantifié le lien entre la composition isotopique (en carbone et azote) d'un consommateur et de ses sources trophiques (résumé dans Deniro et Epstein, 1978, 1981 ; Fry et Sherr, 1984 ; Michener et Schnell, 1994). Il est alors possible d'étudier objectivement les niveaux trophiques des organismes et la contribution de leurs sources d'alimentation en fonction de leurs compositions isotopiques respectives. Ainsi, la valeur du $\delta^{15}N$ est révélatrice du niveau trophique d'un organisme dans la chaîne alimentaire alors que les valeurs de $\delta^{13}C$ témoignent de l'origine et de la contribution des différentes sources trophiques (Peterson, 1999). Les fortes différences entre les valeurs de $\delta^{13}C$ des producteurs primaires (phytoplancton et microphytobenthos) se répercutant sur la composition isotopique de leurs consommateurs permettent notamment de distinguer les parts pélagique et benthique dans l'alimentation (Riera *et al*., 1999 ; Hobson *et al*., 2002).

II.5.3.2.1. Représentativité des mesures et variabilité inter-individuelle

Les compositions isotopique et élémentaire résultent des processus d'assimilation des différentes ressources trophiques. L'évolution graduelle à l'échelle saisonnière (peu de différences significatives entre deux dates échantillonnées consécutives ; Figure II-57) confirme le caractère intégrateur de ces paramètres pour la crépidule. Alors que les teneurs viscérales en pigments présentent un *turn-over* de quelques jours, les ratios isotopiques et C/N du pied évoluent à l'échelle de une à quelques semaines (du moins jusqu'en juin, compte tenu du pas d'échantillonnage plus grand par la suite). On peut remarquer néanmoins une variabilité inter-individuelle assez forte (écarts-types jusqu'à 0,5 ‰ et 0,7, respectivement pour les ratios isotopiques et C/N). La distribution des valeurs des réplicats autour de la moyenne est généralement régulière et il est donc peut probable qu'un nombre de réplicats supérieur permette de réduire significativement cette variabilité. Plusieurs auteurs ont remarqué une variabilité de la composition isotopique pour une même espèce de poisson en

fonction de la taille, liée à un changement de régime alimentaire au cours de la vie (Zanden *et al*., 1998 ; Jennings *et al*., 2002 ; Le Loc'h et Hily, 2005). Les études sur les mollusques sont plus rares. Minagawa et Wada (1984) observaient une indépendance de la taille et du rapport $\delta^{15}N$ pour *Mytilus edulis* et *Septifer virgatus* alors que Lorrain (2002) attribue la corrélation observée entre les ratios isotopiques et élémentaires et la taille de *Pecten maximus* à l'influence du métabolisme. Dans cette étude, l'influence de la taille n'est significative que sur le $\delta^{15}N$ (Figure II-56). Plusieurs hypothèses permettraient d'expliquer cette différence, qui reste toutefois assez faible, entre les petites et les grandes crépidules : les jeunes crépidules pourraient avoir un renouvellement somatique (*turn-over* des tissus) plus court, induisant un *turn-over* plus rapide des ratios isotopiques. Des différences liées au métabolisme (allocation d'énergie croissance/reproduction) pourraient également induire un fractionnement différent selon le stade de maturité (*cf*. Lorrain, 2002 pour *P. maximus*). Enfin, une sélectivité lors de l'ingestion (en fonction de la taille des particules, du micro-habitat) ou des périodes de jeûne différentes (augmentant le fractionnement par le métabolisme) pourraient contribuer à expliquer cette relation. Néanmoins, le poids sec moyen de coquille des crépidules étant homogène pour chaque date échantillonnée, l'influence de l'âge sur l'évolution de la composition isotopique, observée dans cette étude, est réduite.

II.5.3.2.2. Echelles de variation des signatures isotopiques et élémentaires et relations entre Crepidula fornicata et les principales ressources trophiques

Les forts écarts-types associés aux moyennes des rapports C/N du pied de *Crepidula fornicata* ne permettent pas de distinguer d'évolution significative au cours de l'année 2000. Seule une tendance à une légère augmentation (non significative) en été (+0,5), puis en automne (+0,5) est décelable (Figure II-58). Ce paramètre n'est donc pas ici pertinent pour observer une dynamique saisonnière de l'assimilation. En revanche, la variabilité inter-individuelle des ratios isotopiques est inférieure à l'amplitude des variations à l'échelle de l'année (Figure II-57 ; Figure II-60a). A l'échelle du réseau trophique, restreint aux producteurs primaires et à la crépidule, la signature isotopique moyenne annuelle de la crépidule apparaît encore mieux définie (Figure II-60b). La composition isotopique de la MOP de l'eau de fond a été suivie en 2000 à RO par Lorrain (2002). Savoye (2001) a défini la signature de la MOP de l'eau de surface, en période de fortes efflorescences phytoplanctoniques à RO en 1999. Plusieurs valeurs disponibles dans la littérature pour la MOP pélagique en milieu côtier, fortement influencée par le phytoplancton, permettent de définir une gamme caractérisant cette ressource trophique : $\delta^{13}C$ entre -26 et -21 ‰ et $\delta^{15}N$

entre 1 et 6 ‰. Les données de la littérature sur la MOP benthique (sédiment) sont plus rares. Malgré la profondeur à RO (25 mètres) et en l'absence totale de données sur cette production en rade de Brest, la présence de microphytobenthos (production *in situ* ou importation par advection) ne peut être exclue (Sagan et Thouzeau, 1998). L'importance de cette ressource dans l'alimentation de plusieurs mollusques, dont la crépidule, a déjà été mise en évidence par des analyses isotopiques (Riera et Richard, 1996, 1997 ; Sauriau et Kang, 2000 ; Riera *et al*., 2002). Les valeurs isotopiques caractérisant ce compartiment sont très variables dans la littérature. La gamme de valeurs caractérisant le microphytobenthos le distingue cependant toujours nettement de la MOP pélagique : $\delta^{13}C$ entre -18 et -11 ‰ et $\delta^{15}N$ entre 1 et 9 ‰. Nos valeurs moyennes annuelles pour la crépidule ($\delta^{13}C = -16,0 \pm 0,3$‰, $\delta^{15}N = 8,3 \pm 0,2$‰) sont proches de celles de la littérature (Riera *et al*., 2002 ; Sauriau *et al*., 2002 ; Grall *et al*., soumis). Classiquement, un fractionnement de respectivement 1 et 3,5‰ est appliqué sur le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ d'un consommateur pour obtenir la signature isotopique de sa ressource trophique assimilée (Deniro et Epstein, 1981 ; Minawaga et Wada, 1984 ; Cabana et Rasmussen, 1994). Cette signature intègre tout ce qui a été assimilé et est donc le produit de la composition isotopique de chaque source trophique assimilée, en fonction de ses proportions dans le régime alimentaire. Pour la crépidule, le fractionnement sur le $\delta^{15}N$ indique une ressource dont la signature est proche de celle de la production primaire (phytoplancton, microphytobenthos). Le niveau trophique de la crépidule est donc bien celui d'un consommateur primaire. Le fractionnement appliqué sur le $\delta^{13}C$ indique une ressource assimilée dont la signature est beaucoup plus enrichie en carbone lourd que la MOP pélagique. Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer ce résultat :

1) Le fractionnement pendant l'assimilation par les voies métaboliques pourrait être complexifié par l'utilisation de réserves (fractionnement entre organes) ou lors de l'excrétion (fractionnement sur sortie).
2) Une sélection lors de l'ingestion de la MOP pélagique en faveur des éléments ayant un $\delta^{13}C$ moins négatif pourrait impliquer une ressource assimilée dont la signature serait différente de celle de la MOP pélagique totale. Le phytoplancton dégradé peut avoir une signature plus enrichie en carbone lourd, mais pas autant que la source trophique potentielle observée ici. L'absence de données sur d'autres fractions de la MOP (bactéries, COD, …) ne permet pas de conclure.
3) Une autre ressource que la MOP pélagique, très enrichie en carbone lourd ou ingérée en forte proportion pourrait expliquer ce décalage. Les valeurs isotopiques du microphytobenthos dans la littérature sont plus proches de celles

de la source trophique potentielle de la crépidule. Une alimentation mixte de ce suspensivore, à la fois sur le compartiment microphytobenthique et, dans une moindre proportion, sur la MOP pélagique concorderait avec la signature isotopique observée ici. En l'absence d'études sur le compartiment microphytobenthique en rade de Brest, il est impossible de conclure.

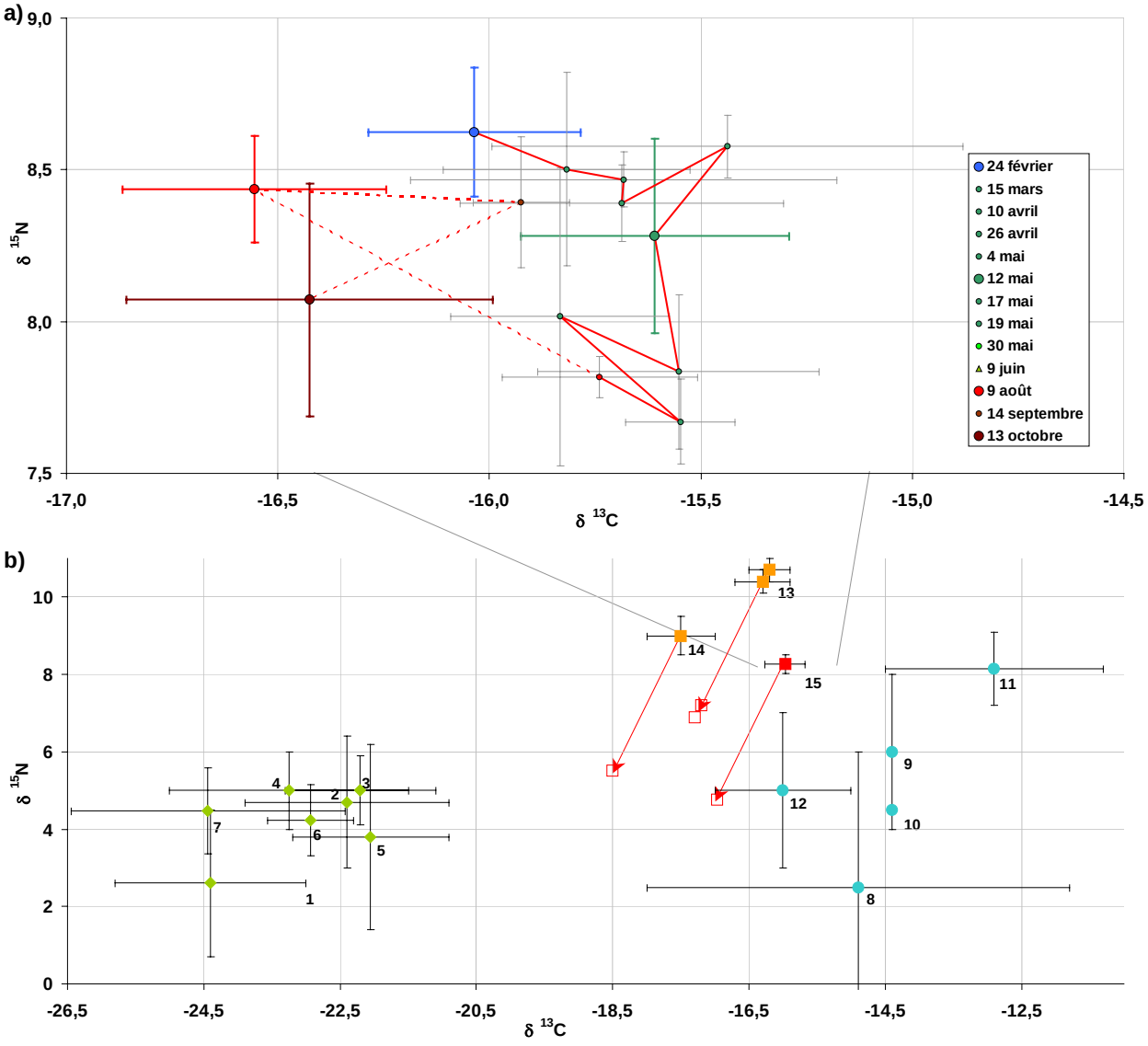


Figure II-60 : Distribution du $\delta^{13}C$ en fonction du $\delta^{15}N$: (a) évolution des rapports isotopiques du pied de *C. fornicata* à RO en 2000 ; (b) Valeurs moyennes de rapports isotopiques de la MOP pélagique (1. Lorrain *et al.*, 2002 ; 2. Savoye, 2001 ; 3. Sauriau *et al.*, 2000 ; 4. Sauriau *et al.*, 2002 ; 5. Riera *et al.*, 2002 ; 6. Le Loc'h et Hily, 2005 ; 7. Fredriksen, 2003), du microphytobenthos (8. Currin *et al.*, 1995 ; 9. Créach *et al.*, 1997 ; 10. Riera *et al.*, 1999 ; 11. Riera *et al.*, 2002 ; 12. Sauriau *et al.*, 2002) et de *C. fornicata* (13. Riera *et al.*, 2002 ; 14. Sauriau *et al.*, 2002 ; 15. moyenne annuelle de (a), cette étude) dans des écosystèmes marins. Les rapports isotopiques des sources trophiques potentielles de *C. fornicata* sont indiquées par les flèches rouges en appliquant un fractionnement de 1 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et 3,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

II.5.3.2.3. Variabilité de la composition isotopique en relation avec la production primaire phytoplanctonique et sa consommation en 2000

L'évolution de la composition isotopique du pied de crépidule en 2000, malgré une variabilité inter-individuelle relativement forte, permet de distinguer plusieurs périodes (Figure II-60a ; Figure II-61). En l'absence de valeurs isotopiques des paramètres environnementaux à cette échelle de temps, il est difficile d'interpréter ces tendances. Seules des hypothèses peuvent être émises :

- de fin février à avril : Les valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ sont fortes et relativement stables.

- de mai à mi-juin : La baisse rapide et marquée du $\delta^{15}N$ coïncide avec les principales efflorescences phytoplanctoniques et de fortes teneurs viscérales en pigments chlorophylliens. Ce résultat pourrait être expliqué par l'assimilation de cette ressource caractérisée par de faibles valeurs de $\delta^{15}N$. Cependant, le $\delta^{13}C$ reste stable. L'assimilation en proportions au moins aussi importantes d'une ressource au $\delta^{15}N$ faible mais au $\delta^{13}C$ fort (comme le microphytobenthos) pourrait expliquer cette tendance. Cette baisse pourrait également être biaisée par des échantillons d'individus plus petits (Figure II-52 ; fractionnement isotopique plus faible ?) et/ou une proportion plus forte de femelles ovigères (Figure II-34 ; remaniements internes des réserves tissulaires).

- de mi-juin à début août : Le faible nombre de valeurs pendant cette période ne permet pas d'appréhender la dynamique de l'évolution. Cependant, on note qu'en août le $\delta^{15}N$ est beaucoup plus fort qu'en juin alors que le $\delta^{13}C$ a beaucoup baissé. Cette période correspond à des teneurs viscérales moindres et plus dégradées, alors que le faible indice de dégradation de la biomasse phytoplanctonique pendant la sixième efflorescence indique un broutage benthique peu important par les suspensivores. La part de cette ressource pourrait alors être moins importante dans le régime alimentaire de la crépidule et un fractionnement métabolique (lié à la physiologie : jeûne, reproduction, …) pourrait influencer la signature isotopique.

- de mi-septembre à mi-octobre : Le $\delta^{15}N$ reste fort et le $\delta^{13}C$ est à nouveau élevé en septembre. Une baisse simultanée des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ en octobre pourrait s'expliquer par l'assimilation de phytoplancton. Ce résultat indiquerait une consommation principalement dirigée (quoique modérée : *cf*. teneur viscérale) vers la biomasse phytoplanctonique lors de l'efflorescence de septembre.

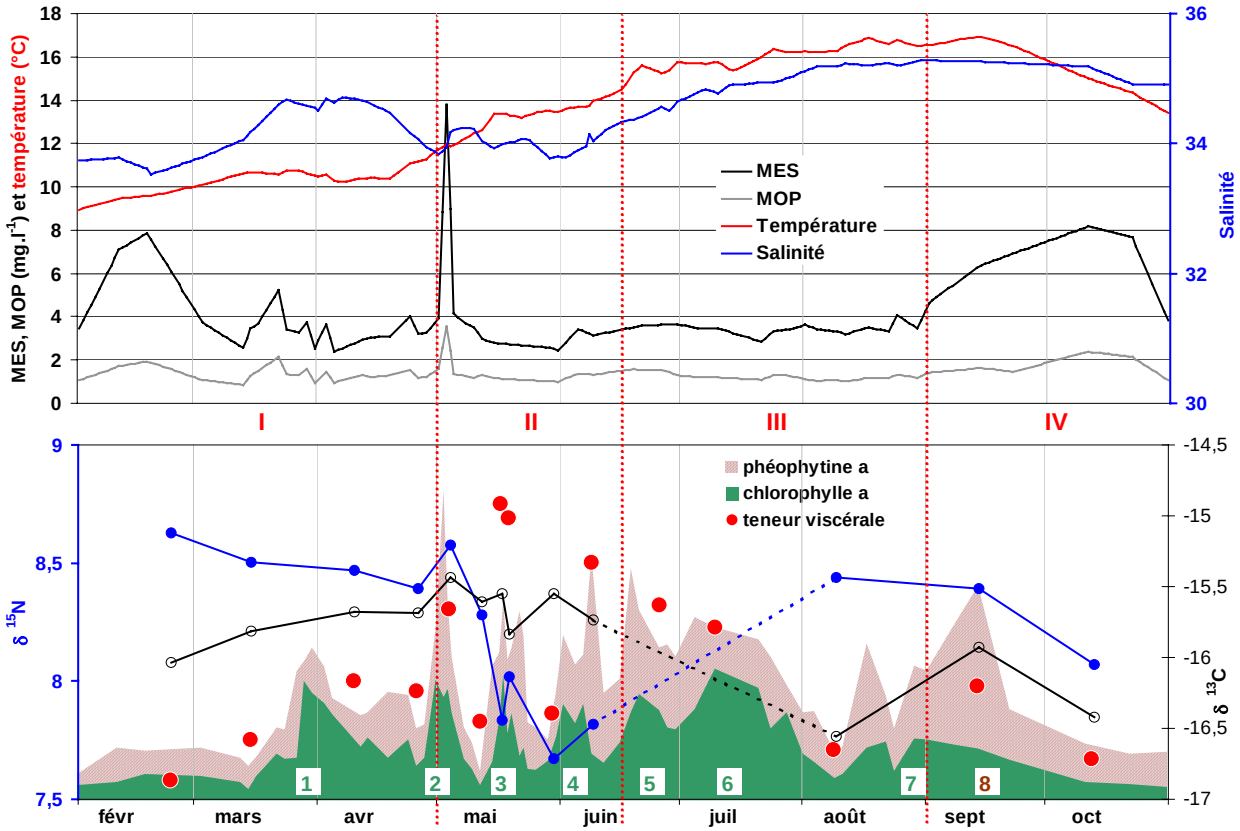


Figure II-61 : Evolution de la température, de la salinité, des concentrations en MES, MOP, en pigments chlorophylliens dans l'eau de fond (phéophytine *a* en marron, cumulée à la chlorophylle *a* en vert), des teneurs en pigments totaux (chlorophylle *a* + phéophytine *a*) dans les viscères et du $\delta^{15}N$ et du $\delta^{13}C$ du pied de *Crepidula fornicata* à RO en 2000. Les efflorescences phytoplanctoniques principales sont indiquées par les chiffres (*cf.* I.3.2.5.3).

II.6. CONCLUSIONS

Evolution du stock (1995-2000)

La réactualisation de l'aire de répartition et du stock des crépidules en 2000, ainsi que leurs évolutions depuis 1995 a pu être réalisée pour la première fois de façon objective (méthode géostatistique) en rade de Brest. Ce résultat a été rendu possible grâce aux données antérieures pour 1995 et à un effort d'échantillonnage en 2000, avec un plan adapté à cette problématique, qui n'avait encore jamais été entrepris en rade à cette échelle sur une seule campagne. Au cours de ces 5 années, la **forte augmentation du stock** et les **recrutements annuels importants** (+24 % de 1999 à 2000) observés témoignent d'une ***dynamique de prolifération encore très active en 2000***. Le ***caractère agrégatif de la dynamique de colonisation*** est mis en évidence : l'augmentation de la biomasse en 2000 s'est faite **principalement sur les zones déjà fortement colonisées** en 1995 et la **densité du recrutement de 1999 est proportionnelle aux densités totales** de crépidules sur le fond. Cependant, ce ***processus agrégatif semble atteindre localement ses limites*** sur certains points dont la **capacité de charge maximale estimée est atteinte en 2000**. De plus, plusieurs zones présentent des **recrutements relatifs plus faibles** (« vieillissement » de la population locale ?) et de **nouvelles « taches » sont apparues dans le bassin sud** (initiées par des rejets de pêche ?). L'évolution ultérieure pourrait ainsi impliquer ***une nouvelle dynamique de prolifération*** de cette espèce dont les fortes capacités d'adaptation ont déjà été démontrées.

Reproduction - recrutement

Le suivi mensuel des crépidules en 1999 et 2000 sur deux sites fortement colonisés et sur des coquilles Saint-Jacques présentant des individus en phorésie a permis de décrire les caractéristiques biologiques (reproduction, recrutement, croissance coquillière et structure de population) de ces populations, à l'échelle de la macrofaune.

L'émission des larves de crépidules est maximale pendant les efflorescences secondaires. La **variabilité mensuelle du recrutement est liée au cycle biologique** (pics en été et en automne) alors que la **variabilité inter-annuelle est liée aux facteurs environnementaux** (température, nature et intensité des efflorescences phytoplanctoniques, site). Les **rapports recrutement / production d'œufs sont faibles** ce qui dénote d'une ***forte dispersion et/ou mortalité pendant la phase larvaire***. La **dynamique démographique** (sex-ratio, densité, recrutements) **était moins stable dans l'anse de Roscanvel** (RO, colonisation récente) que dans le chenal au sud de Rozegat (CA, anciennement colonisé) en 1999-2000. Ce

résultat pourrait être dû à une ***auto-régulation naturelle***, la ***prédation*** par *Asterias rubens*, l'***impact de la pêche*** ou la ***particularité du support*** pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus*.

Croissance – structure de population

Le type de support influence la forme de la coquille à partir du stade mâle (aplatissement global des crépidules en phorésie sur les coquilles Saint-Jacques). Les gammes de tailles pour chaque stade sexuel des crépidules en rade de Brest a été précisé (avec une ***maturation plus précoce des crépidules mâles en phorésie***). Les **variabilités inter-annuelle et saisonnière** (maximum estival, ralentissement et arrêt hivernal) **du taux de croissance coquillière** ont été mises en évidence pour les crépidules de moins de deux ans. Ces variabilités pourraient être liées principalement à la ***température***. L'étude de l'évolution des structures de chaînes des crépidules en phorésie sur les coquilles Saint-Jacques a montré une **optimisation de l'organisation** (modèles mathématiques), le caractère fortement **agrégatif du recrutement à cette échelle** et sa **dynamique saisonnière** particulière a été précisée.

Alimentation

Les liens entre l'alimentation de la crépidule et les ressources disponibles ont pu être précisés pour la première fois sur cette espèce en rade de Brest, même si plusieurs interrogations demeurent. Le suivi des teneurs viscérales en pigments chlorophylliens a montré que l'**ingestion est globalement corrélée à la biomasse disponible de la production primaire pélagique,** mais ***l'intensité peut être modulée par plusieurs facteurs*** (température, composition du phytoplancton, état physiologique, …). Les analyses isotopiques ont confirmé la **position trophique de la crépidule comme consommateur primaire,** mais ***les ressources assimilées seraient variables*** (MOP pélagique, microphytobenthos, … ?).

L'importance du stock (et de son évolution depuis 1995), de l'impact sédimentaire et des recrutements annuels estimés pour cette espèce lui confère une place et un rôle majeurs dans la biocénose. La place de cette espèce proliférante au sein des peuplements benthiques demande à être précisée.

- CHAPITRE III -

PLACE DE LA CREPIDULE

AU SEIN DES

PEUPLEMENTS BENTHIQUES

DE LA RADE DE BREST

Chapitre III. PLACE DE LA CREPIDULE AU SEIN DES PEUPLEMENTS BENTHIQUES DE LA RADE DE BREST

III.1. INTRODUCTION

En rade de Brest, un certain nombre d'espèces introduites (*Elminius modestus*, *Styella clava*, *Crassostrea gigas, Ruditapes philippinarum*, etc.) n'ont pas proliféré et occupent une place secondaire dans l'écosystème (*cf*. Chauvaud, 1998). En revanche, l'aire de répartition et le stock de la crépidule, *Crepidula fornicata*, ont augmenté en rade depuis les années 1950 et l'espèce colonise aujourd'hui la plupart des fonds meubles. Parallèlement, l'aire de répartition du gisement de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus*, s'est considérablement réduite dans le même temps (Faure, 1956 ; Grall *et al*., 1996 ; Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000).

La crépidule appartient au groupe des suspensivores benthiques pour lesquels la compétition trophique ne semble pas exister en rade de Brest (plancton disponible en quantité toujours suffisante ; Chauvaud *et al*., 1998, 2000). La constitution d'une strate à crépidules (peuplement typique) en rade et ses impacts sur la mégafaune associée ont pu être mis en évidence sur la mégafaune depuis peu (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000). Les premiers stades de colonisation (20 à 50 crépidules.m^{-2}) favoriseraient dans un premier temps l'apparition d'espèces trouvant refuge dans les abris ou supports que constituent les coquilles de crépidules (*e.g*. *Styela coriacea*, *Anemonia viridis*, *Chlamys varia*, *Liocarcinus* spp.). Par la suite, l'augmentation des densités (>200 ind.m^{-2}) provoque un envasement notable du sédiment et le tapis de chaînes compartimente l'interface eau/sédiment. Les espèces sensibles à l'enrichissement en matière organique disparaitraient alors et seraient remplacées par d'autres, conduisant à un nouveau peuplement associé à l'environnement constitué par les chaînes de crépidules (qui dominent et peuvent contribuer jusqu'à 99% de la biomasse totale). La compétition spatiale avec certains bivalves (*Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*) résulterait de l'envasement des fonds, rendant le sédiment impropre à la fixation larvaire (Thouzeau *et al*., 2000). L'impact de la crépidule sur les peuplements, à l'échelle de la macrofaune, a été relativement peu étudié et les résultats peuvent être contradictoires selon les sites et les densités considérées (De Montaudouin *et al*., 1999 ; De Montaudouin et Sauriau, 1999, 2000 ; Vallet et Dauvin, 2001 ; Grall, 2002 ; Afli et Chenier, 2002 ; Raffin, 2003).

III.1.1. Approches et problématiques

La prolifération de la crépidule implique une forte compétitivité ou adaptabilité de cette espèce à tous les stades de son cycle biologique. L'ampleur de cette dynamique et ses conséquences importantes sur l'habitat, à toutes les échelles, laissent supposer également un impact important sur les peuplements benthiques. La compréhension de la dynamique de colonisation et des processus lui assurant une telle efficacité nécessite de considérer trois échelles biologiques, spatiales et temporelles : recrutement au stade post-larvaire (dynamique mensuelle), macrofaune (dynamique saisonnière) et mégafaune (évolution sur 5 ans). Enfin, la répartition géographique de plusieurs espèces de la mégafaune benthique (bivalves d'intérêt halieutique, prédateurs et autres espèces caractéristiques de la rade) et les interactions biotiques avec la crépidule seront détaillées à la fin de ce chapitre.

III.1.2. Sites et échelles d'étude

L'étude du recrutement post-larvaire a été menée à RO (Figure III-1), site dont le suivi environnemental, représentatif des conditions générales en rade de Brest, couvre toute la période d'étude (*cf*. chapitre 1). La dynamique de colonisation a été suivie avec un pas de temps mensuel sur la période de recrutement de la plupart des espèces benthiques (avril à novembre), en 1999 et en 2000. L'étude de la macrofaune benthique a été menée sur chacun des sites ateliers définis au chapitre 1 (RO, CA et KE). Ce choix permettait d'étudier des peuplements dont les stades de colonisation par la crépidule étaient différents à l'échelle de leur habitat. La dynamique des structures taxo-trophiques a été suivie à l'échelle saisonnière en 1999-2000. L'étude de la mégafaune benthique à l'échelle de la rade de Brest et des différentes entités sédimentaires nécessitait un échantillonnage couvrant toute sa superficie, avec un pas (résolution spatiale) adapté et régulier (Figure III-2). L'ensemble des échantillons a été récolté en 12 jours (octobre 2000) afin d'éliminer la variabilité temporelle. Les données antérieures obtenues en rade selon la même méthode (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002) permettent la comparaison avec l'état des peuplements 5 ans avant.

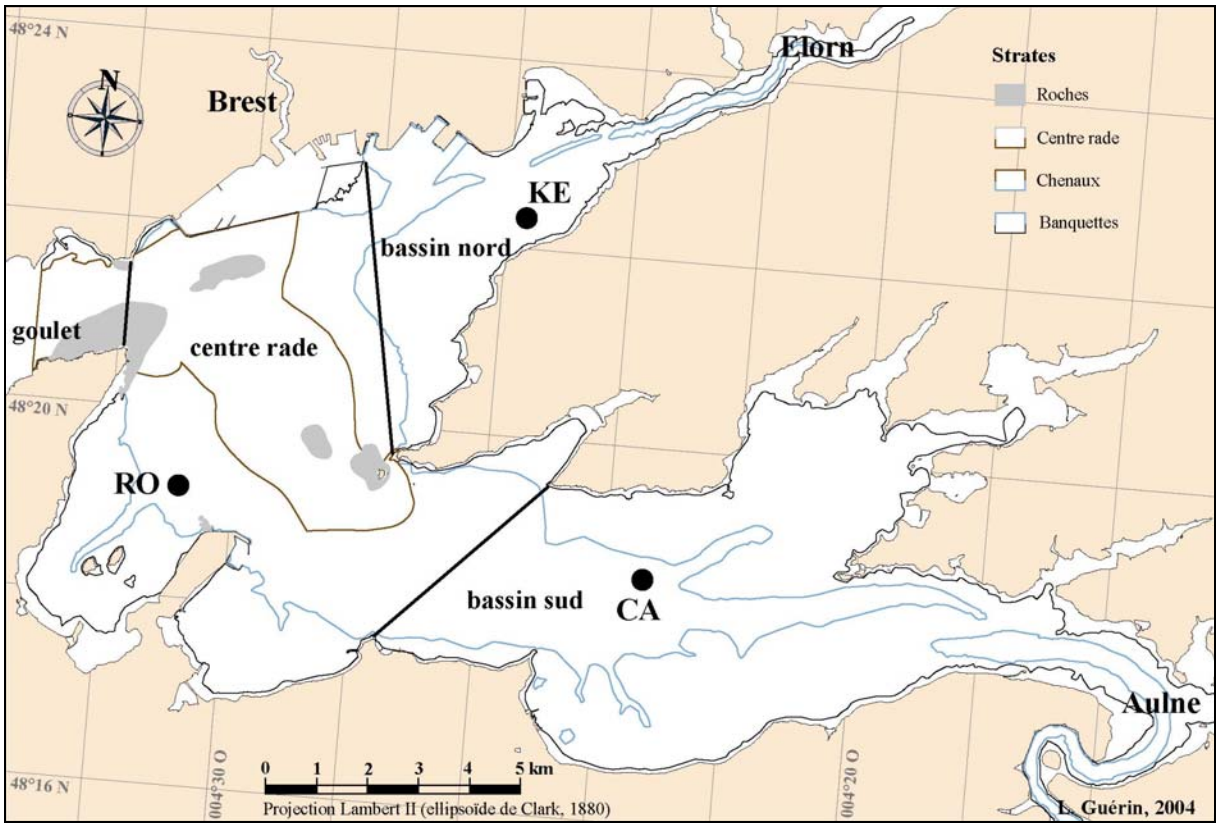


Figure III-1 : Localisation des sites ateliers en rade de Brest.

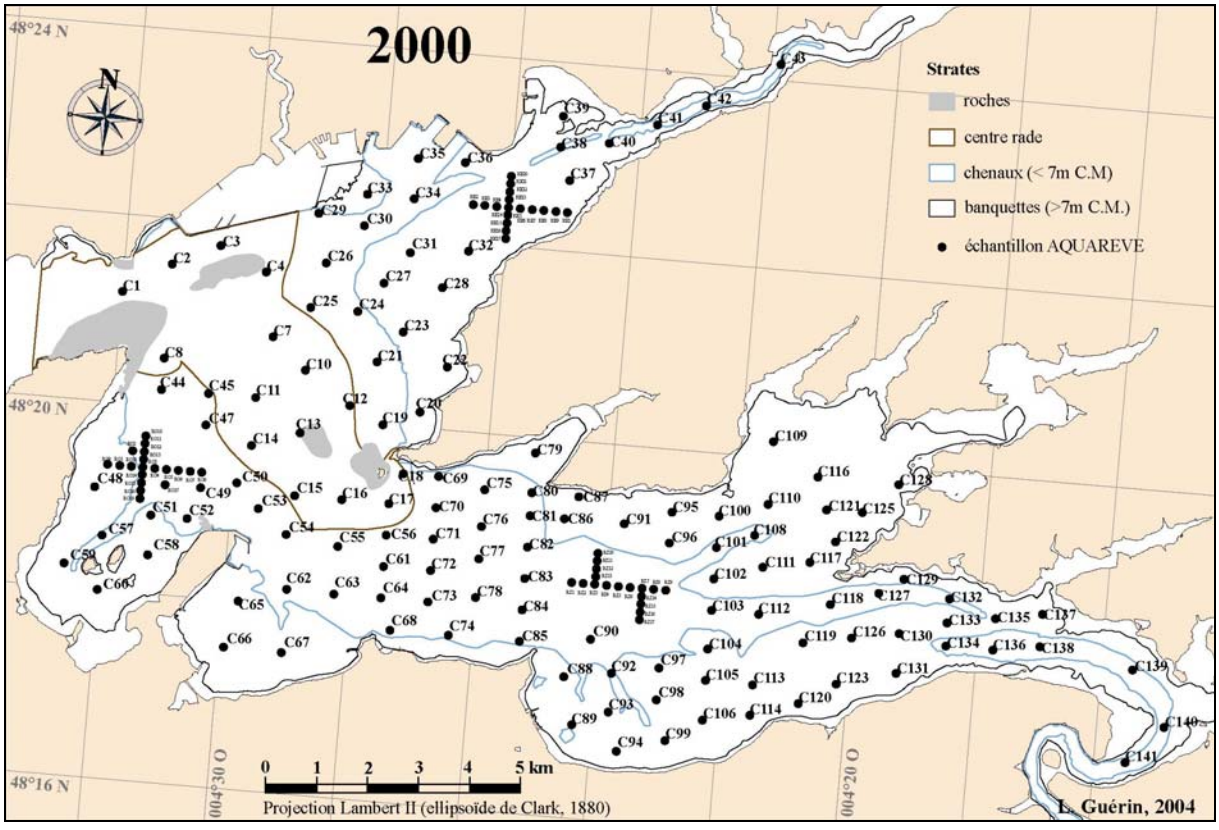


Figure III-2 : Mégafaune, 2000 : Plan d'échantillonnage à la drague quantitative AQUAREVE.

III.2. DYNAMIQUES DE COLONISATION ET INTERACTIONS BIOTIQUES AU STADE POST-LARVAIRE

III.2.1. Matériel et méthode

III.2.1.1. Echantillonnage

Le protocole utilisé a été décrit au chapitre 2 (*cf.* II.3.1.3.1). La fréquence d'échantillonnage et le nombre de réplicats par date sont rappelés dans le Tableau II-7.

Tableau III-1 : Dates de relève, nombre de réplicats et durée d'immersion des collecteurs plans à RO en 1999 et 2000. Im = immersion de la table et des 24 carreaux vierges.

	1999									2000									
Dates	7 avril	11 mai	8 juin	6 juillet	4 août	3 septembre	5 octobre	2 novembre	décembre	janvier	19 février	29 mars	avril	12 mai	9 juin	10 juillet	9 août	septembre	13 octobre	1er novembre
réplicats	-	3	3	3	3	3	3	3			-	2	-	3	3	3	3	-	3	3
Durée (j.) d'immersion	Im	34	62	90	119	149	181	209			Im	39	-	83	111	142	172	-	237	256

III.2.1.2. Acquisition des données biologiques

Les densités de chaque taxon observé sur les collecteurs sont obtenues selon la même méthode que celle des crépidules (*cf.* II.3.1.3.2), sauf pour les hydrozoaires, trop nombreux, dont seul un indice de recouvrement traduit l'abondance : nombre de cases (1cm²) où ce taxon est présent rapporté au nombre total de cases sous-échantillonnées par carreau (30 x 5 lignes, soit 150 cm²). La richesse taxonomique (S) par date correspond au nombre total de taxons observés sur les réplicats. La classification taxonomique utilisée pour la détermination correspond à celle donnée dans le *Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas* (Howson et Picton, 1999). Les groupes trophiques sont définis selon la classification de Grall (2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999 ; Tableau III-2).

Tableau III-2 : Description générale des modes d'alimentation caractérisant les groupes trophiques de la faune benthique en rade de Brest (Grall, 2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999).

Groupe trophique	Environnement	Nature	Etat	Rapport de taille
Prédateurs	indifférent	animal	vivant	macrophage
Nécrophages	indifférent	animal	mort	macrophage
Herbivores	interface	végétal	vivant	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

III.2.1.3. Indices et traitements statistiques

L'indice de diversité H' (Shannon et Weaver, 1963) est le plus communément utilisé dans la littérature : $H' = - \sum [n_i/N \times \log_2 (n_i/N)]$, avec n_i l'abondance de l'espèce i et N l'abondance de l'ensemble du peuplement. H' est nul si une seule espèce est présente, minimal si une espèce domine largement les autres par son abondance et maximal quand toutes les espèces ont la même abondance (Frontier 1983). Cet indice est influencé par la richesse taxonomique et l'indice d'équitabilité J (Pielou, 1966 ; également appelé indice d'équirépartition ; Blondel, 1979) permet de pondérer H' et facilite la comparaison entre plusieurs peuplements (ou dates) : $J = H' / H_{max}$ avec $H_{max} = \log_2 (S)$, indice de diversité maximale théorique.

La dominance (D) d'une espèce i dans un peuplement est le rapport de l'abondance de cette espèce (n_i) sur l'abondance totale (N) des individus du peuplement : $D_i = n_i / N$. Il permet de relativiser la densité absolue d'une espèce et de comparer la place de cette espèce entre plusieurs dates.

Compte-tenu du faible nombre de réplicats, le test de Kruskal-Wallis (abrégé KW, au seuil de 5%) est utilisé pour comparer les densités moyennes d'une date à l'autre.

L'étude des dynamiques de colonisation nécessite des analyses statistiques multivariées de l'ensemble des échantillons d'une période. La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) consiste à agréger progressivement les objets (ici les dates) selon leur ressemblance, mesurée ici à l'aide de l'indice de similarité de Bray-Curtis et un regroupement agglomératif moyen, comme le recommandent Legendre et Legendre (1984). L'algorithme commence par rassembler les couples d'objets les plus ressemblants, puis à agréger progressivement les autres objets ou groupes d'objets en fonction de leur ressemblance, jusqu'à ce que la totalité des objets ne forme plus qu'un seul groupe. La CAH produit un arbre binaire de classification (dendrogramme), dont la racine correspond à la classe regroupant l'ensemble des objets. Ce dendrogramme représente une hiérarchie de partitions, une partition étant obtenue par troncature du dendrogramme à un certain niveau de ressemblance. La partition comporte alors d'autant moins de classes que la troncature s'effectue en haut du dendrogrammme (c'est-à-dire vers la racine). Pour cette étude, les densités ont été transformées par leur double racine carrée ($\sqrt{\sqrt{d}}$) afin de stabiliser les variances et donner de l'importance aux espèces rares (Clarke et Warwick, 1994). Le MultiDimensional Scaling (MDS) est une méthode d'analyse d'une matrice de proximité (ici, dissimilarité calculée d'après la matrice de similarité issue de la CAH) établie sur un ensemble d'objets. Le MDS a

pour objectif de modéliser les proximités entre les objets de façon à pouvoir les représenter le plus fidèlement possible dans un espace de faible dimension (généralement 2 dimensions). Il existe plusieurs modèles de MDS (ou fonctions de représentation), c'est-à-dire plusieurs façons de transformer les dissimilarités en disparités. Les disparités sont des distances décrivant la représentation optimale des objets. Lorsque la fonction de représentation se contente de respecter les relations d'ordre, on parle de MDS ordinal ou non métrique (utilisée ici). La mesure de l'écart entre les disparités et les distances mesurées sur la représentation obtenue par le MDS se nomme le stress : plus le stress est faible, meilleure est la représentation des objets. Un stress compris entre 0,25 et 0,1 indique une qualité satisfaisante tandis qu'une valeur inférieure à 0,1 indique une excellente qualité.

III.2.2. Résultats

III.2.2.1. Evolution de la richesse taxonomique et des densités

Plus de 150 taxons, représentés par près de 600000 individus au total, ont été recensés sur les collecteurs de 1999 et 2000. L'ensemble des bases de données a été standardisé et certains niveaux taxonomiques ont été réduits pour assurer une homogénéité lors de l'analyse. Ainsi, 86 taxons ont été retenus pour décrire les peuplements observés : les foraminifères, spongiaires, bryozoaires, hydrozoaires, hexacoralliaires, cténophores, platyhelminthes, némertes, nématodes, chaetognathes, sipunculiens, polyplacophores, nudibranches, ascidies et les algues constituent chacun un niveau taxonomique. Les chélicérates et les échinodermes sont décrits au niveau de la classe ; les annélides, prosobranches, bivalves et décapodes au niveau de la famille ; les autres crustacés à divers niveaux (cirripèdes, copépodes, ostracodes, malacostracés et ordres des péracarides).

En 1999 (Figure III-3), la densité totale de la macrofaune est relativement faible en mai (4044 ± 3653 ind.m^{-2}) mais augmente fortement, avec un palier en août (différence non significative avec juillet ; KW, p>5%), jusqu'en septembre où le maximum annuel observé est atteint (soit 152104 ± 58017 ind.m^{-2} au 149ème jour d'immersion). La densité diminue ensuite de septembre à novembre et la densité finale (le 2 novembre, après 209 jours d'immersion) est de 31485 ± 8954 ind.m^{-2}, soit 20,7 % du maximum annuel. La richesse taxonomique, déjà forte en mai (33 taxons après 34 jours d'immersion), oscille entre 37 et 51 (maximum en juillet et en août) jusqu'à la fin de l'expérimentation (43 taxons). Sur toute l'année, 67 taxons ont été observés. Chaque mois, plusieurs nouveaux taxons sont dénombrés par rapport à la

date précédente, alors que d'autres ne sont plus retrouvés. Le mois de septembre se singularise par une forte "perte" de taxons par rapport au nombre de nouveaux (respectivement 19 et 5).

En 2000, malgré une immersion plus précoce (19 février), la densité totale de la macrofaune reste relativement faible jusqu'en mai (10607 ± 5559 ind.m^{-2} après 83 jours d'immersion) mais augmente jusqu'en novembre où le maximum annuel observé est de 117963 ± 17374ind.m^{-2} (256ème jour d'immersion). La richesse taxonomique, faible en mars (13), atteint 40 en mai, puis oscille entre 38 et 52 (maximum en novembre à la fin de l'expérimentation). Sur toute l'année, 57 taxons ont été observés (dont 41 en commun avec ceux de 1999 et 9 nouveaux). Le mois de mai et, dans une moindre mesure celui de novembre, se singularisent par un grand nombre de nouveaux taxons et une faible "perte" par rapport aux dates précédentes.

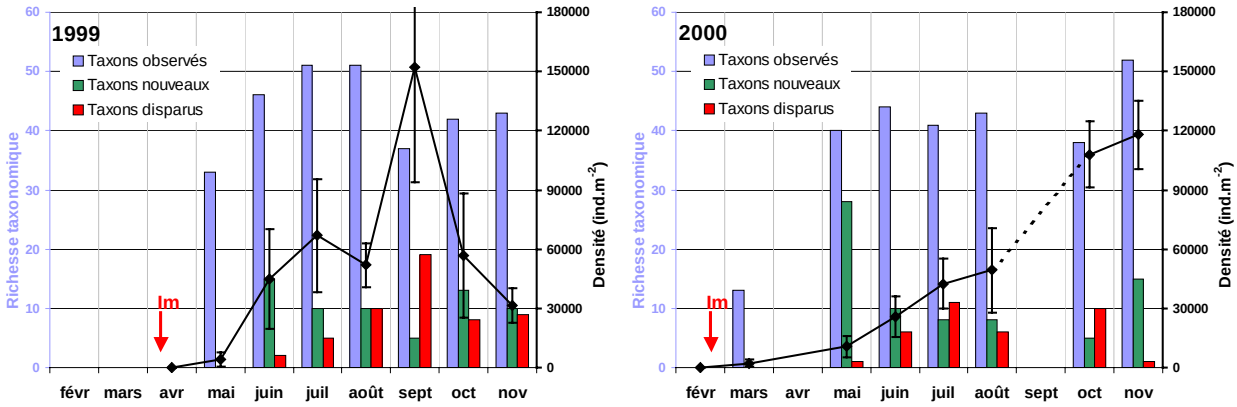


Figure III-3 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité totale de la macrofaune et de sa richesse taxonomique (les taxons nouveaux et les taxons disparus résultent de la comparaison avec ceux observés à la date précédente). La date d'immersion des collecteurs est indiquée par une flèche rouge pour chaque année.

III.2.2.1.1. Evolution de la structure taxonomique

L'évolution des grands groupes taxonomiques de la macrofaune permet de mettre en évidence leurs contributions respectives à la dynamique de colonisation, pendant les deux années de suivi (Figure III-4). En 1999, le substrat est d'abord colonisé massivement par des spongiaires dont les densités dominent le peuplement dès le mois de juin. Bien que toujours importantes, les densités diminuent alors conjointement avec l'augmentation importante des densités de bryozoaires. Les polychètes sont présents en densités significatives (> 4000 ind.m^{-2}) toute l'année, mais le mois de septembre se distingue par une densité exceptionnelle de polychètes sédentaires (109930 ± 14598 ind.m^{-2}), qui n'est pas retrouvée le mois suivant. Les autres groupes taxonomiques (notamment les prosobranches et les bivalves) colonisent rapidement les collecteurs jusqu'à un maximum annuel de densité en juillet. Leurs

densités diminuent ensuite brutalement jusqu'en septembre puis ré-augmentent en automne, mais sans atteindre les valeurs observées dès juin. Les nudibranches sont peu abondants toute l'année (< 130 ind.m^{-2}). En 2000, les spongiaires dominent les collecteurs en mai et leurs densités restent relativement importantes jusqu'en août, mais sont nettement inférieures (KW, p<5%) aux valeurs observées en 1999. Au printemps, les nudibranches sont plus abondants qu'en 1999 (KW, p<5%), avant de devenir rares en été et disparaître en automne. Les bryozoaires dominent le peuplement dès le mois de juin et leurs densités sont comparables (KW, p>5%) à celles observées en 1999 jusqu'en août. En automne, ce taxon domine fortement le peuplement et ses densités atteignent des valeurs exceptionnellement élevées (> 92000 ind.m^{-2}). Les polychètes errantes présentent une densité maximale en juin et une évolution similaire à celle observée en 1999. Les polychètes sédentaires voient leurs densités augmenter régulièrement de juin à novembre. L'absence d'échantillons en septembre ne permet pas de comparer l'abondance de ce taxon en 2000 avec celle, exceptionnelle et ponctuelle, observée en 1999. Les autres groupes taxonomiques présentent des densités globalement inférieures à celles observées en 1999 mais une évolution assez similaire. Les prosobranches présentent cependant un pic d'abondance notable en juillet (4248 ± 2761 ind.m^{-2}).

L'évolution d'autres taxons observés en abondance sur les collecteurs (Figure III-5) apporte une information complémentaire sur la dynamique de colonisation en terme d'interactions biotiques. Chaque année, les hydrozoaires colonisent rapidement les collecteurs, les recouvrant à plus de 80% dès la première relève (après 34 ou 39 jours d'immersion). En 1999, le mois de septembre se distingue par une raréfaction brutale de ce taxon (recouvrement de 5 ± 4%), qui réapparaît cependant massivement dès octobre, avec un taux de recouvrement maximal (97 ± 3%). Les algues et les foraminifères sont abondants dès juin mais connaissent un déclin brutal similaire en septembre 1999. Seuls les foraminifères retrouvent leurs fortes densités en automne. En 1999 et 2000, les copépodes dominent largement la méiofaune, suivis des ostracodes et des nématodes. Ces trois taxons, abondants dès le mois de mai, présentent des maxima en juin-juillet, puis leurs densités diminuent jusqu'à l'automne. En novembre 2000, les densités de ces taxons sont supérieures à celles observées en 1999 à la même date (KW, p<5%). En septembre 1999, les copépodes retrouvent ponctuellement une densité équivalente à celle relevée en juillet (KW, p>5%). Les acariformes, moins abondants, présentent plutôt un maximum en août ces deux années.

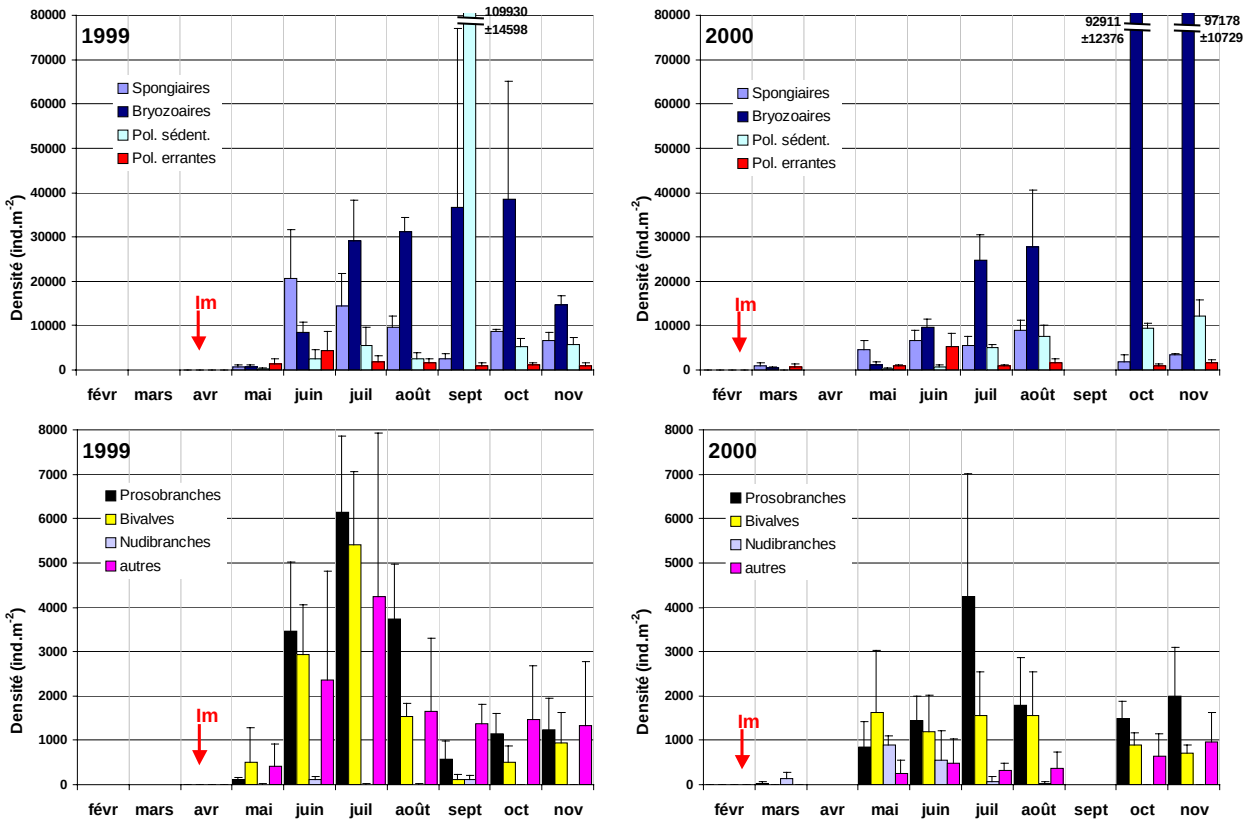


Figure III-4 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité des groupes taxonomiques de la macrofaune.

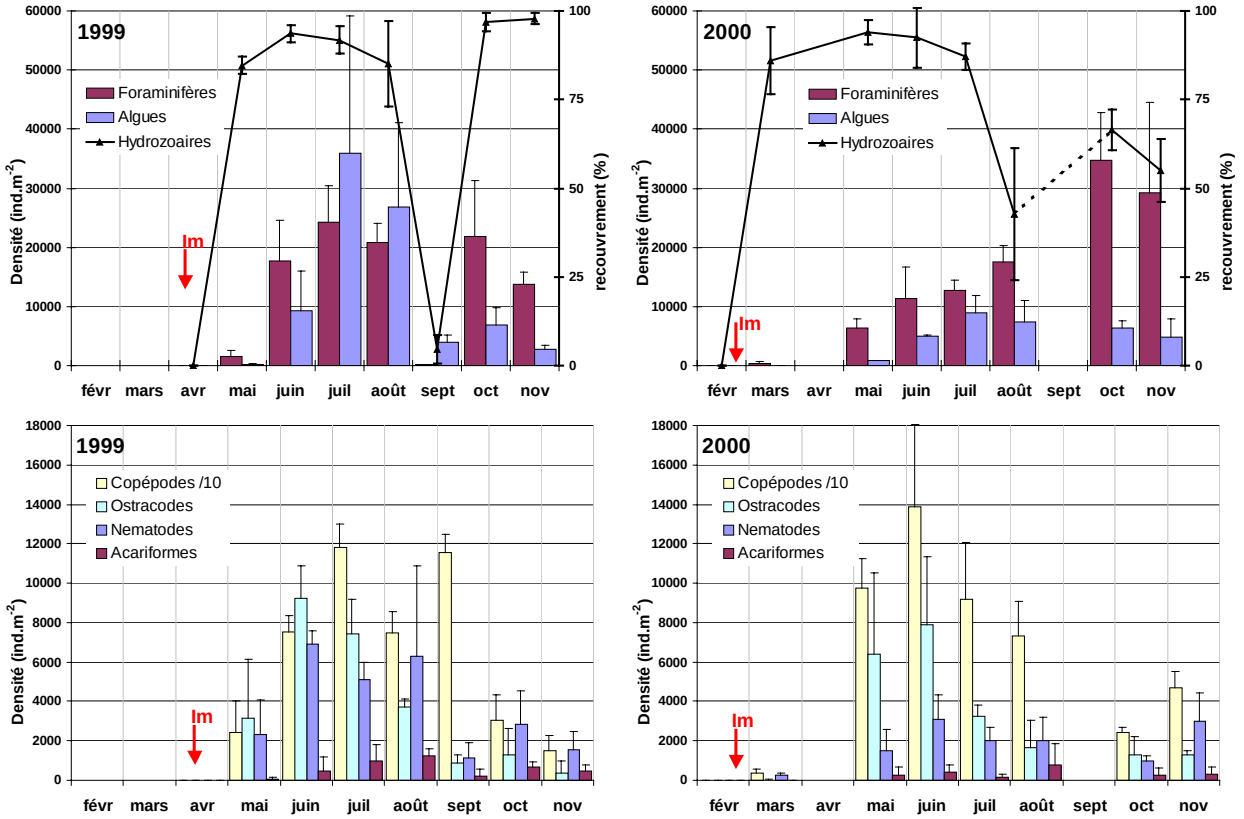


Figure III-5 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution du recouvrement par les hydraires et de la densité des algues, des foraminifères et des principaux taxons de la méiofaune.

Malgré une forte biodiversité aux différents stades de la colonisation, seuls quelques taxons dominent le peuplement par leur abondance. Ainsi, 11 taxons contribuent de 79 à 98% des densités totales de la macrofaune en 1999 et 2000 (Tableau III-3). Les bryozoaires et les spongiaires (*Porifera*) dominent globalement les collecteurs. Trois familles de polychètes, puis des mollusques constituent ensuite l'essentiel du peuplement de macrofaune. L'évolution des densités de ces quelques taxons (Figure III-4 et Figure III-6) reflète donc l'essentiel de la dynamique de colonisation en terme de compétitions biotiques. En 1999, les syllidés (essentiellement des *Exogoninae* et *Autolytus sp*.) abondent dès le mois de mai. Le pic maximal de densité est observé en juin mais ce taxon est relativement abondant toute l'année. Les anomiidés (*Anomia ephippium*) et les calyptréidés (*Crepidula fornicata* et, en densités moindres, *Calyptraea chinensis*) colonisent fortement les collecteurs à partir de juin avec un maximum en juillet, puis les densités chutent jusqu'en septembre avant de ré-augmenter en automne (sans atteindre les valeurs estivales, KW, $p<5\%$). Les serpulidés (essentiellement *Pomatoceros triqueter*) présentent une dynamique similaire (maximum en juillet et minimum en septembre) mais les densités automnales sont proches du maximum estival (KW, $p>5\%$). Les spirorbidés (*Spirorbis borealis* et *Spirorbis sp*.), peu denses en mai-juin, voient leur densité augmenter en été et surtout en automne, avec un pic exceptionnel en septembre (109422 ± 14247 ind.m^{-2}) mais pas en octobre et novembre (< 4000 ind.m^{-2} ; KW, $p<5\%$). En 2000, les *syllidae* (après les spongiaires) dominent le peuplement dès le mois de mars et sont relativement abondants toute l'année, avec un fort pic de densité en juin (supérieur à celui de 1999 ; KW, $p<5\%$). Les anomiidés et les calyptréidés présentent une évolution similaire à celle de 1999, avec des densités estivales plus faibles qu'en 1999 (KW, $p<5\%$) et un pic plus précoce (en juin, sauf pour *C. chinensis*). Les densités observées à l'automne (proches des valeurs estivales ; KW, $p>5\%$) sont similaires à celles observées en 1999 (KW, $p>5\%$). Les serpulidés sont relativement peu abondants jusqu'en juin, mais leurs densités deviennent très fortes de juillet à novembre (supérieures à celles de 1999 à partir d'août ; KW, $p<5\%$). Les spirorbidés, relativement peu abondants jusqu'en août, présentent de fortes densités à l'automne (significativement supérieures à celles de 1999 en novembre ; KW, $p<5\%$).

Tableau III-3 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution des taxons dominants (D, en %) de la macrofaune.

Année	Taxons	mars	avril	mai	juin	juill	août	sept	oct	nov
	Bryozoa			18,7	19,1	**43,6**	**60,1**	24,1	**67,9**	**46,7**
	Porifera			16,5	**46,1**	21,7	18,5	1,6	15,4	21,0
1	*Serpulidae*					5,9	3,3		5,8	10,4
9	*Spirorbidae*							**71,9**	3,2	7,5
9	*Syllidae*			**26,2**	3,9			0,4	1,8	
9	*Calyptraeidae*				6,0	6,1	3,1			2,4
	Anomiidae				5,4	7,2				
	Prosobranchia ind.						2,8			
	Pelecypoda ind.			10,5						
	Nudibranchia									
	Aphroditidae			7,3						
	Somme			79,1	80,6	84,6	87,8	98,3	94,1	88,0
	Bryozoa	23,6		11,7	**37,1**	**58,5**	**56,0**		**86,0**	**82,4**
	Porifera	**41,3**		**43,8**	25,4	13,0	17,9		1,7	3,0
2	*Serpulidae*					10,9	13,9		5,3	6,0
0	*Spirorbidae*								3,2	4,1
0	*Syllidae*	25,3		7,7	19,5		2,9		0,8	1,2
0	*Calyptraeidae*				5,3	2,5				
	Anomiidae				4,4		2,0			
	Prosobranchia ind.	1,0				7,0				
	Pelecypoda ind.			9,5						
	Nudibranchia	6,4		8,4						
	Aphroditidae									
	Somme	97,5		81,2	91,6	91,8	92,7		97,0	96,7

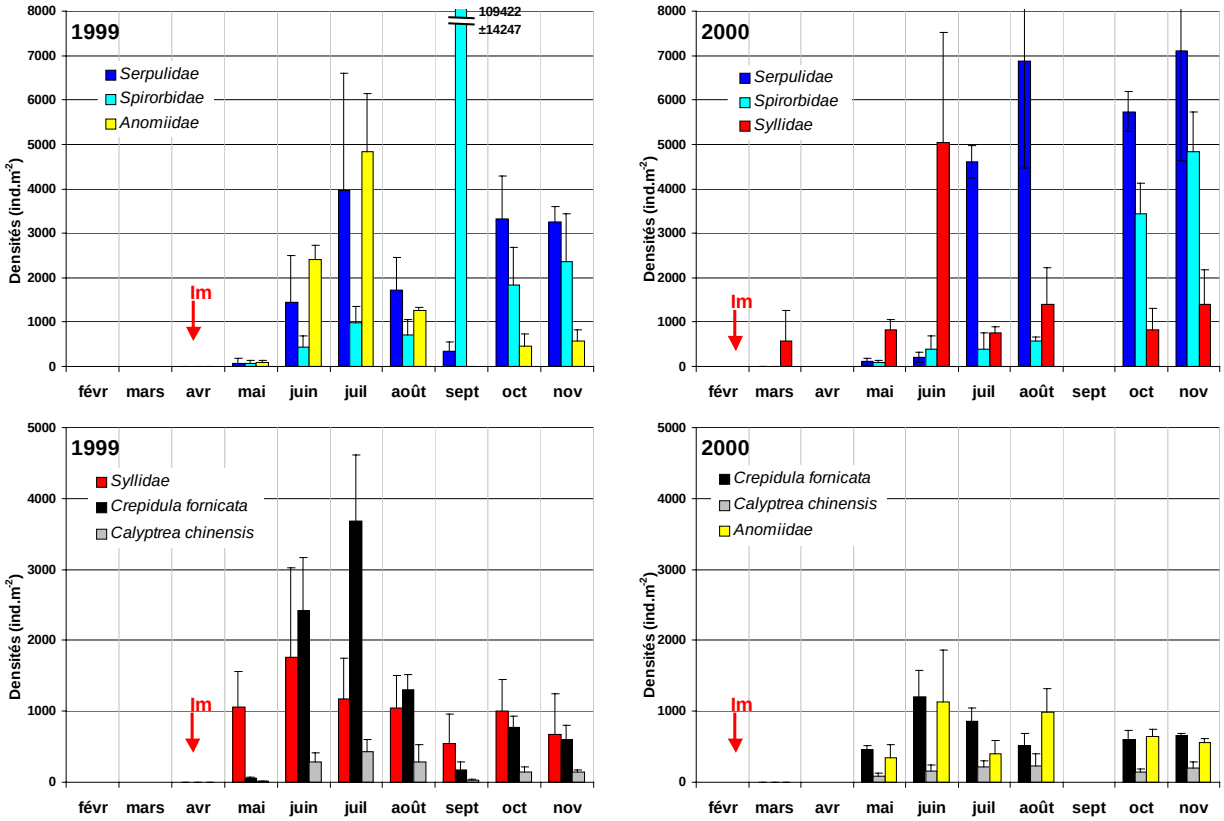


Figure III-6 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la densité de taxons dominants de la macrofaune.

III.2.2.2. Dynamiques de colonisation

Les analyses statistiques multivariées (CAH, MDS) des densités de tous les taxons en fonction des dates échantillonnées permettent de caractériser la dynamique de colonisation pour chaque année (Figure III-7). En 1999, l'été (juin à août) se distingue de l'automne (octobre et novembre). L'état du peuplement sur les collecteurs en septembre diffère encore plus fortement de ces deux saisons. Le mois de mai, début de la colonisation (34ème jour d'immersion) présente l'état le plus différent. La colonisation post-larvaire de cette année ne présente donc pas une dynamique linéaire dans le temps, notamment à cause du stade observé en septembre. En 2000, le mois de mars (39ème jour d'immersion) est très différent du reste de l'année. Ensuite, les états du peuplement observés à chaque date sont de plus en plus semblables au fur et à mesure du temps. Ainsi, l'automne (octobre, novembre) est plus proche de l'été (juillet, août) que ne le sont les mois de mai-juin pour ces deux périodes. La colonisation post-larvaire de cette année présente donc une dynamique linéaire dans le temps, avec une "convergeance" du peuplement vers l'état automnal.

L'analyse multivariée globale des stades de colonisation observés lors des deux années de suivi permet leur comparaison (Figure III-8). Les dynamiques propres à chaque année sont conservées, mais on peut observer des similitudes entre les stades des deux années. Les premiers stades (mars 2000 et mai 1999, soit les 34ème et 39ème jours d'immersion) se distinguent nettement des autres. Le mois de septembre 1999 présente toujours une composition taxonomique particulière qui le singularise. Le printemps 2000 (mai et juin) présente ensuite un état du peuplement distinct, mais plus proche de l'été-automne 1999-2000. La structure taxonomique à l'automne 1999 (octobre, novembre) est plus similaire à l'été-automne 2000 (juillet à novembre, sans distinction) qu'à l'été 1999 (juin, juillet et août). Ces deux années, bien que très différentes dans leurs premiers stades de colonisation, ont donc une structure taxonomique convergente entre elles au fur et à mesure du temps d'immersion (à l'exception du mois de septembre 1999).

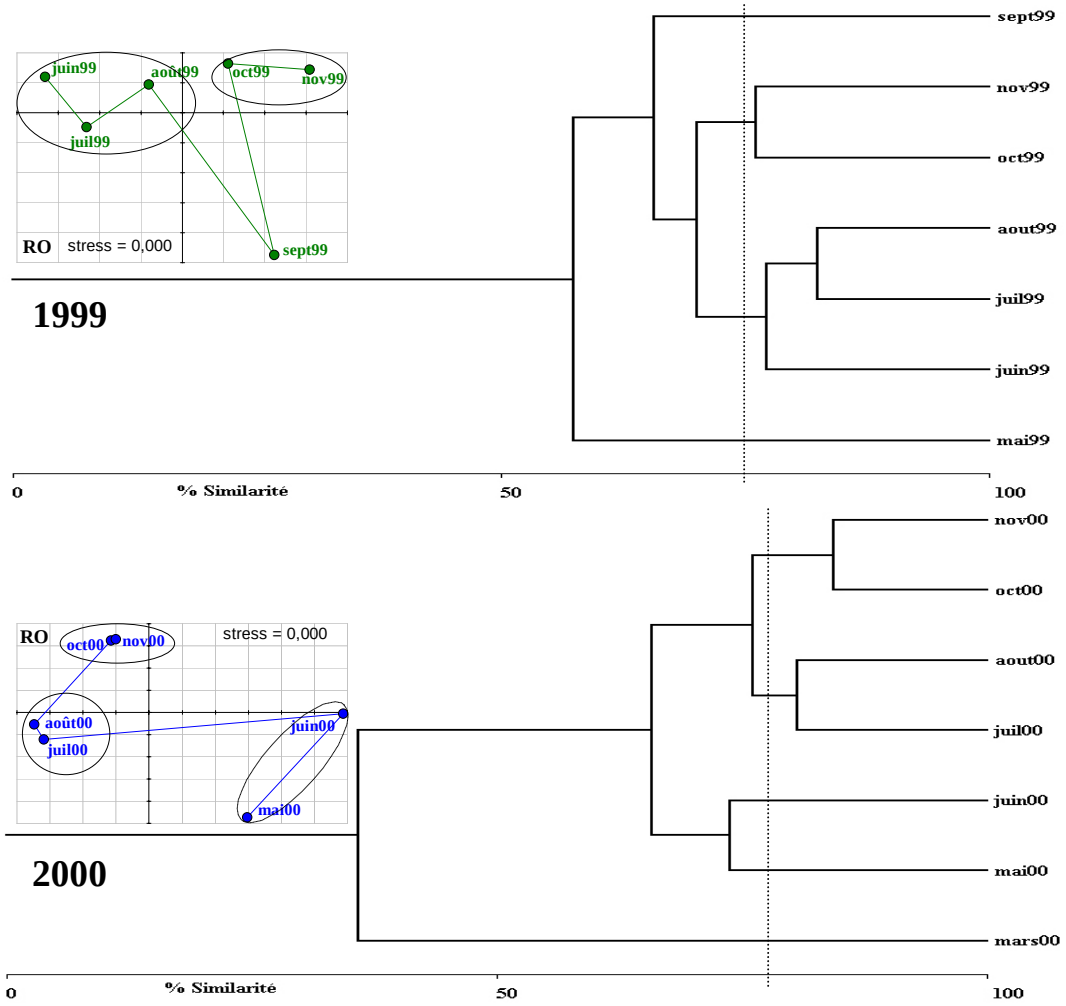


Figure III-7 : RO, collecteurs plans : CAH et MDS des stades de colonisation (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999 et en 2000 (analyse par année). Les mois de mai 1999 et mars 2000 ont été exclus des MDS compte-tenu de leurs fortes inerties.

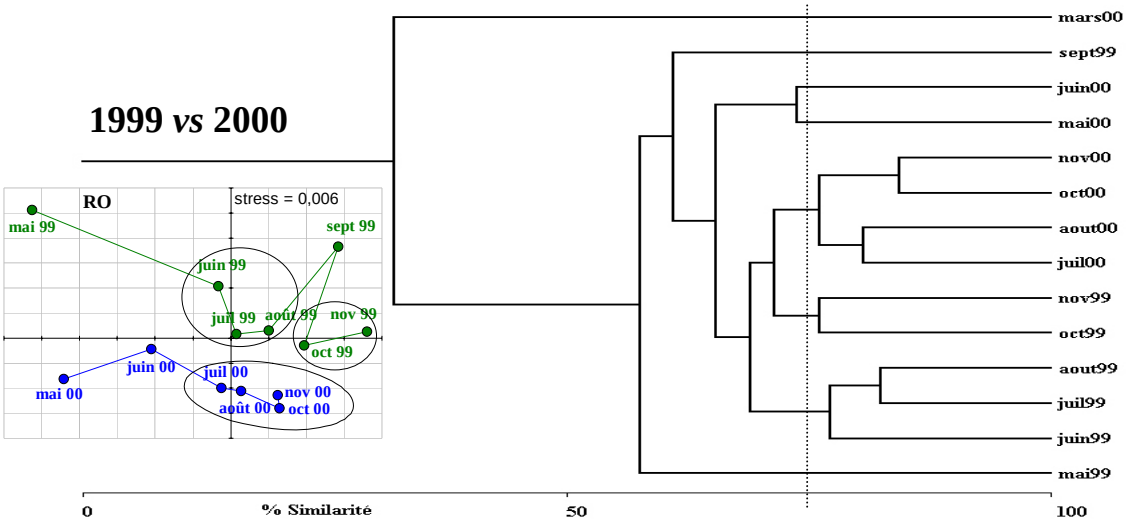


Figure III-8 : RO, collecteurs plans : CAH et MDS des stades de colonisation (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999 et en 2000 (analyse globale). Le mois de mars 2000 a été exclu de la MDS compte-tenu de sa forte inertie.

III.2.2.3. Evolution de la structure trophique

La structure trophique de la macrofaune sur les collecteurs en 1999 et 2000 (Tableau III-4 ; Figure III-9) est presque entièrement composée (> 99% de l'abondance totale) d'individus appartenant à 4 groupes trophiques (en réunissant les déposivores sélectifs et non sélectifs). Le groupe des suspensivores domine largement tous les stades de colonisation (58 à 98%). En 1999, leur abondance présente un premier pic en juillet, puis un pic majeur en septembre avant de diminuer jusqu'en novembre. En 2000, leur densité augmente régulièrement pour atteindre un maximum en octobre-novembre, très supérieur aux valeurs observées en 1999 à la même période (KW). Les prédateurs ont une contribution importante surtout dans les premiers stades de colonisation (17 à 35% de la faune totale au printemps). Leurs densités sont similaires en 1999 et 2000 (KW) et présentent des maxima en juin. Les microbrouteurs et les déposivores sont présents en proportions moindres toute l'année (0,1 à 7,5%). Pour les deux années, les microbrouteurs présentent un pic maximal en juillet et un autre, plus faible, en novembre. En 1999, les déposivores ont une densité maximale en juin et en octobre (équivalentes ; KW). En 2000, le pic de juin est faible et inférieur à celui de novembre (bien que non significatif, KW) et à celui de juin 1999 (KW). Les densités automnales en 2000 sont similaires à celles de 1999 (KW).

Tableau III-4 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution de la dominance (%) des groupes trophiques de la macrofaune.

Année	Groupe trophique	mars	avril	mai	juin	juill	août	sept	oct	nov
1999	Suspensivores			57,8	85,2	92,2	90,8	98,1	95,3	93,0
	Prédateurs			35,4	9,9	3,0	4,2	1,2	2,0	2,9
	Microbrouteurs			1,0	1,6	3,1	3,8	0,3	0,4	1,6
	Déposivores			5,3	3,0	1,5	0,8	0,2	1,8	1,5
	autres			0,5	0,3	0,2	0,3	0,3	0,6	1,0
2000	Suspensivores	64,9		78,8	75,0	89,4	93,9		97,9	96,9
	Prédateurs	32,7		16,7	22,9	2,5	3,3		0,9	1,3
	Microbrouteurs	1,2		3,4	0,5	7,5	2,1		0,7	0,9
	Déposivores	1,2		0,5	1,2	0,1	0,2		0,5	0,5
	autres	0,0		0,7	0,4	0,4	0,4		0,1	0,3

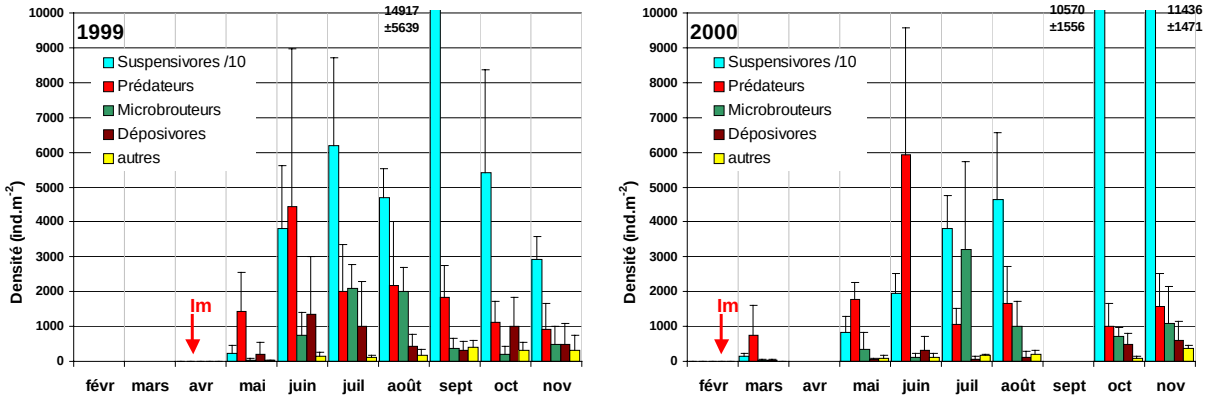


Figure III-9 : RO 1999-2000, collecteurs plans : Evolution des densités par groupe trophique de la macrofaune.

III.2.3. Discussion

III.2.3.1. Représentativité et efficacité de la méthode

L'utilisation de collecteurs plans artificiels est la seule technique permettant de quantifier (abondances par unité de surface) la colonisation post-larvaire. Cette méthode présente néanmoins l'inconvénient d'être sélective. En effet, la présence d'un substrat dur et initialement vierge (hormis le film bactérien issu du trempage préalable des carreaux) ne reflète pas la réalité du biotope (sédiment meuble et peuplement associé) du site étudié. Chauvaud (1998) observait de fortes différences dans la composition et l'abondance des groupes taxonomiques et trophiques entre les différents types de collecteurs post-larvaires à RO en 1994-95. Il notait une forte dominance des suspensivores dans les collecteurs plans par rapport aux collecteurs japonais (sacs maillés en suspension dans la colonne d'eau). Nos résultats en 1999-2000 sont en accord avec cette observation (dominances des suspensivores de 58 à 98%). Chauvaud (1998) et Thouzeau (1989, 1991b ; en baie de Saint-Brieuc) montrent une sélectivité induite par le type de collecteur sur le recrutement et/ou la survie de certaines espèces : les collecteurs plans semblent plus favorables au captage de *Crepidula fornicata* et *Anomia ephippium* que les collecteurs japonais alors que l'inverse est observé pour les pectinidés. Nos résultats confirment ces observations, avec notamment un rendement de captage très faible des pectinidés (respectivement 21 et 32 individus, dont 9 *Pecten maximus*, en 1999 et 2000). Cependant, cette famille de bivalves est naturellement très sensible aux conditions environnementales lors de la fixation post-larvaire, avec de fortes mortalités observées à ce stade quand les concentrations en MES sont fortes (Yamamoto, 1964 ; Gruffydd et Beaumont, 1972 ; Gruffydd *et al*., 1975 ; Naidu et Scaplen, 1979 ; Brand *et al*., 1980 ; Thouzeau, 1991a, b, c). Le site de Roscanvel, fortement colonisé par la crépidule (*cf*. chapitre 2) induisant une modification du substrat, peut donc limiter naturellement le recrutement post-larvaire des pectinidés. Par ailleurs, la population de *Pecten maximus*, en quantité non négligeable à RO (*cf*. III.4.2.5.1), serait maintenue en grande partie par les activités de semis de juvéniles issus de l'écloserie du Tinduff (Comité Local des Pêches, comm. pers.). Hormis les caractéristiques physico-chimiques du substrat artificiel, la colonisation progressive des collecteurs et les états successifs du peuplement résultent également des conditions hydrodynamiques, de l'hydroclimat, des interactions biotiques et de l'influence des peuplements benthiques environnants. Les paragraphes suivants permettront de conclure sur la représentativité et l'efficacité de cette méthode.

III.2.3.2. Dynamiques de colonisation – influence des paramètres environnementaux

La comparaison inter-annuelle des rendements de captage, selon la même méthode, permet d'étudier l'influence des conditions environnementales propres à chaque année sur les dynamiques de colonisation en 1999 et 2000. Les différences observées résultent alors de ces conditions, modulées par les interactions biotiques (sensibilité des espèces, compétitions intra et inter-spécifiques, prédations). La période d'immersion d'un substrat vierge peut également avoir une influence sur les interactions biotiques (Newell, 1979). Bien que l'immersion des collecteurs soit plus précoce en 2000 (février contre avril en 1999), la richesse taxonomique, la densité totale de macrofaune et les taxons dominants sont assez proches en mai pour ces deux années. Seuls les hydrozoaires ont colonisé massivement les collecteurs dès le mois de mars 2000, accompagnés de quelques espèces de la méiofaune (copépodes, nématodes et foraminifères) et de la macrofaune (spongiaires, bryozoaires, syllidés et nudibranches) mais toutes en densités relativement faibles (<1000 ind.m^{-2} et 3533 ind.m^{-2} pour les copépodes). Cependant, les densités de ces taxons de la macrofaune n'étant pas très différentes en mai 1999 et 2000 (à l'exception des nudibranches), cette immersion plus précoce ne semble pas leur avoir conféré un avantage compétitif décisif. En terme de biodiversité, la richesse taxonomique est forte : les 86 taxons simplifiés retenus pour la classification de la macrofaune représentent 16 embranchements. Dès le mois de mai, elle représente pour ces deux années respectivement 33 et 40 taxons et se maintient entre 37 et 52 taxons jusqu'à la fin de l'expérimentation. Une baisse notable (19 taxons non retrouvés par rapport à août contre 5 nouveaux) en septembre 1999 entraîne une biodiversité finale (novembre) un peu plus faible par rapport à 2000 (contrairement à l'été pour ces deux années). Par ailleurs, si l'évolution de la structure taxonomique et trophique comporte des similitudes entre ces deux années (72% des taxons de 2000 ont été observés en 1999), des différences importantes sont notées sur les densités. Globalement, les hydrozoaires et la méiofaune colonisent très rapidement et massivement les collecteurs peu après l'immersion. Les syllidés et les spongiaires voient leur densité augmenter en mai et culminer en juin. En été (juin à août), le recrutement massif de bryozoaires, polychètes sédentaires, prosobranches et bivalves et le développement d'algues et de méiofaune complexifient le peuplement. A cette saison, de fortes différences inter-annuelles apparaissent entre les abondances des mollusques, des spongiaires et des algues. A l'automne, ce sont les densités de bryozoaires et de polychètes sédentaires qui différencient ces deux années, notamment par leurs fortes contributions sur la densité totale de macrofaune. Malgré ces différences sur l'abondance des taxons dominants, les structures taxonomiques des

peuplements observés en 1999 et 2000 convergent du printemps à l'automne (à l'exception du mois de septembre 1999 qui présente un état ponctuel particulier ; Figure III-8).

L'analyse des facteurs environnementaux peut permettre d'expliquer en partie les différences observées. Le suivi hydrologique (*cf*. chapitre 1) ne met pas en évidence de différences majeures de salinité pouvant avoir un impact important sur la macrofaune pendant la période de production primaire. L'année 1999 est globalement plus chaude que 2000 (+0,45 à +0,9°C pour l'eau de fond à RO du printemps à l'automne). Si ce paramètre entraîne rarement de fortes mortalités, il pourrait expliquer les plus forts recrutements de prosobranches et bivalves observés en été 1999 par rapport à l'été 2000. En effet, des températures plus froides peuvent agir sur la maturation gonadique des adultes (et donc la période et l'intensité d'émission des gamètes) et sur le développement des post-larves (croissance, survie). En outre, le bloom majeur du 1er mai 2000, dominé par *Skeletonema costatum* (>7 millions de cellules.l^{-1}) et rapidement sédimenté (baisse rapide de la teneur en chlorophylle *a* et pic important de MES, MOP) a pu également avoir un impact sur le recrutement dans cette phase précoce de colonisation des collecteurs. La sédimentation massive de diatomées (non toxiques) peut en effet être source de perturbations sur le benthos ; Lorrain (2002) observe d'ailleurs à RO un ralentissement de croissance coquillière de *Pecten maximus* (classe 1) associé à ce bloom de mai 2000. L'été 1999 se caractérise par la succession de blooms à *Gymnodinium chlorophorum*, dinoflagellé sans toxicité direct mais formant des agglutinas importants (observés à l'œil nu en plongée et sur la surface des collecteurs). L'importance des teneurs en MES et du ratio MOP/MES pendant cette période, par rapport à 2000, témoigne également de l'impact de cette sédimentation massive et continue. Ces événements pourraient expliquer en partie les changements de la biodiversité (pertes croissantes de taxons d'un mois à l'autre) et la chute importante des effectifs de spongiaires, prosobranches, bivalves, serpulidés jusqu'en septembre où leurs densités deviennent très faibles (ainsi que pour les hydrozoaires, algues et foraminifères ce mois-ci). L'"étouffement" provoqué par les sédimentations massives a pu engendrer de fortes mortalités de ces taxons essentiellement suspensivores et un retour vers un état initial du peuplement. Cependant, les copépodes et surtout les spirorbes voient leur densité considérablement augmenter en septembre. Ces taxons, à fort *turn-over* (stratégie reproductive de type r ; *cf.* Frontier et Pichod-Viale, 1991) ont pu ainsi profiter de l'espace laissé vacant en colonisant rapidement et massivement les collecteurs dès le retour de conditions trophiques normales : la densité totale de macrofaune en septembre 1999, constitué à 72% par les spirorbidés, est la plus forte observée sur les collecteurs pendant les deux années de suivi. Néanmoins, la

population de spirorbidés retrouve des effectifs automnaux normaux (et même plus faibles que ceux observés en 2000) dès le mois d'octobre, sans qu'il soit possible d'interpréter clairement ce déclin rapide ; les fortes relations de densités-dépendance chez ces espèces de polychètes (Wisely, 1960) pourraient expliquer en partie ces brusques variations.

III.2.3.3. Interactions biotiques au stade post-larvaire

Si l'évolution de l'intensité des recrutements dépend directement des cycles biologiques (périodes de reproduction, pontes, recrutement propres à chaque espèce) modulés par les conditions environnementales (production, survie et croissance des larves), la variabilité mensuelle et inter-annuelle des rendements de captage dépend également, et de façon accrue au fur et à mesure de la colonisation, des interactions biotiques intra et inter-spécifiques (compétitions spatiales et trophiques, favorisation, prédation). La comparaison des deux années de suivi permet d'appréhender ces relations. La colonisation précoce (dès le premier mois d'immersion des collecteurs) par les hydrozoaires et la méiofaune est associée à une augmentation des densités de prédateurs et notamment de syllidés (essentiellement représentés par des *Exogoninae*, prédateurs des hydrozoaires). L'immersion plus précoce des collecteurs en 2000 a pu favoriser la prolifération des hydrozoaires et ainsi celle des syllidés dont les densités maximales en juin sont supérieures à celles observées en 1999. Par ailleurs, les densités de spongiaires globalement plus faibles au printemps 2000 par rapport à 1999, malgré une immersion plus précoce et donc une compétition spatiale interspécifique faible, peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs : 1) la température plus froide de l'eau de fond en 2000 pourrait avoir limité l'expansion de ce taxon ; 2) la forte sédimentation du bloom à *Skeletonema costatum* du 1er mai 2000 a pu provoquer de fortes mortalités chez ce suspensivore (dont les densités déclinent également pendant les sédimentations des blooms à *Gymnodinium chlorophorum* de l'été 1999) ; 3) la prédation par les nudibranches, dont les densités sont fortes de mars à juin 2000, pourrait également avoir eu un impact important. Les densités des spongiaires n'augmentent plus à partir de l'été (et déclinent même en 1999), témoignant de leur faible compétitivité par rapport à la prolifération de nombreux nouveaux taxons. Les bryozoaires semblent profiter directement de cette compétition spatiale (la compétition trophique, pour les suspensivores, ne semble pas ou peu exister en rade de Brest, où la production primaire pélagique est importante et étalée du printemps à l'automne ; *cf.* chapitre 1 et Chauvaud *et al.*, 2001) car leurs densités augmentent fortement à partir de l'été (même en 1999, témoignant d'une relative résistance aux sédimentations des blooms à *G. chlorophorum*) et atteignent des valeurs records à l'automne 2000. La stagnation au début

de l'automne 1999, puis le déclin en novembre de leurs effectifs peuvent être liés à la forte compétition spatiale induite par la prolifération des spirorbidés (polychètes tubicoles) en septembre. En effet, même si l'effectif de ces derniers diminue considérablement en octobre-novembre, la présence de nombreux tubes vides et une recolonisation forte (> 97%) et rapide par les hydrozoaires et, dans une moindre mesure, des spongiaires pourraient limiter (ou fragiliser) la surface disponible pour les bryozoaires. Au contraire, à l'automne 2000, les fortes densités de bryozoaires, serpulidés, spirorbidés et foraminifères limitent le recouvrement par les hydrozoaires (< 70%) et les spongiaires. Les recrutements automnaux de prosobranches et bivalves sont équivalents à l'automne de ces deux années.

La variabilité inter-annuelle du recrutement des crépidules sur les collecteurs plans, en rapport avec les facteurs environnementaux, a été étudiée dans le chapitre 2. La présence des calyptréidés (majoritairement représentés par *Crepidula fornicata*) dans les taxons dominants l'été (juin à août) de ces deux années montre le fort potentiel de colonisation de la crépidule sur ce type de substrat. Les recrutements de cette espèce sont d'autant plus facilités que les post-larves ont un comportement grégaire en présence d'individus conspécifiques (influence des adultes abondants autour de la table?) entraînant une distribution contagieuse (Hoagland, 1978 ; Peterson, 1983 ; Lima et Pechenik, 1985 ; Mac Gee et Target, 1989). La variabilité mensuelle semble être due principalement aux cycles biologiques de cette espèce (pics de recrutements estivaux et automnaux liés aux périodes de pontes) et la variabilité inter-annuelle est modulée principalement par les facteurs environnementaux (impacts de la température et surtout des efflorescences phytoplanctoniques). La compétition spatiale intra et inter-spécifique semble limitée : les fortes abondances de polychètes tubicoles (serpulidés et spirorbidés, compétiteurs spatio-trophiques des bivalves ; Burnell *et al.*, 1995) à partir d'août 2000 (supérieures à celles de 1999) ne peuvent expliquer entièrement les faibles densités de crépidules observées cette année (déjà inférieures à celles de 1999 depuis juin et équivalentes en automne à celle de 1999). En outre, les prédateurs de la crépidule (notamment *Asterias rubens* et *Ocenebra erinacea*, dont l'activité d'alimentation a été observée in situ sur cette espèce) étaient très peu abondants sur les collecteurs (seulement 9 astéridés et 36 buccinidés, essentiellement *Hinia incrassata*, dénombrés au total en 1999-2000) et aucun n'a été observé sur les tables lors des rotations.

III.3. PLACE DE LA CREPIDULE DANS LES HABITATS DES SITES ATELIERS ET INTERACTIONS BIOTIQUES AVEC LES AUTRES ESPECES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE

III.3.1. Matériel et méthode

III.3.1.1. Echantillonnage

Le protocole utilisé a été détaillé au chapitre 2 (*cf*. II.3.1.1.1). Les échantillons ont été dépouillés pour chaque saison, du printemps 1999 à l'automne 2000 à RO (Tableau II-5). Les données du printemps 2000 à CA ne sont pas présentées en raison d'une mauvaise conservation de ces prélèvements (sous-estimation globale des abondances et de la diversité). L'absence de certains réplicats et d'échantillons au printemps 1999 à KE et à l'automne 2000 à CA et KE est due à des impératifs techniques (plongée, bouées coupées).

Tableau III-5 : Dates et nombres de réplicats des échantillons de macrofaune collectés à RO, CA et KE en 1999 et 2000.

	1999					2000			
Dates	11 – 12 mai	4 – 5 août	4 – 5 octobre	1er - 14 décembre	25 février	28 avril	12 mai	10 - 27 juillet	13 octobre
Saisons	Printemps	Eté	Automne	Hiver		Printemps		Eté	Automne
RO	2	3	3	2	-	-	3	3	3
CA	3	3	3	3	-	-	-	3	-
KE	-	1	2		2	2	-	2	-

III.3.1.2. Acquisition des données biologiques

Les individus de la macrofaune (> 1 mm) récoltés pour chaque échantillon sont identifiés sous loupe binoculaire au plus bas niveau taxonomique possible et comptés. La richesse taxonomique (S) par saison correspond au nombre total de taxons observés sur les réplicats. Les densités de chaque taxon sont calculées en rapportant l'abondance totale à la surface collectée (0,125 m²). Les densités moyennes par saison sont calculées sur les réplicats à chaque date. La classification taxonomique utilisée pour la détermination correspond à celle donnée dans le *Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas* (Howson et Picton, 1999). Les groupes trophiques sont définis selon la classification de Grall (2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999 ; Tableau III-2).

III.3.1.3. Indices et traitements statistiques

L'indice de diversité H' (Shannon et Weaver, 1963) et l'indice d'équitabilité J (Pielou, 1966) ont été calculés sur les densités (*cf*. III.2.1.3).

La dominance (D) d'une espèce i dans un peuplement est le rapport de l'abondance de cette espèce (n_i) sur l'abondance totale (N) des individus du peuplement : $D_i = n_i / N$. Il permet de relativiser la densité absolue d'une espèce et de comparer la place de cette espèce entre plusieurs dates ou habitats.

Compte-tenu du faible nombre de réplicats, le test de Kruskal-Wallis (abrégé KW, au seuil de 5%) est utilisé pour comparer les densités moyennes d'une saison à l'autre. La corrélation entre deux séries de données est décrite par un coefficient de corrélation (r^2) et un coefficient de Pearson (abrégé P, au seuil de 5%).

L'étude des dynamiques d'évolution des structures taxo-trophiques des peuplements nécessite des analyses statistiques multivariées de l'ensemble des échantillons (*cf*. III.2.1.3). La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est effectuée selon l'indice de similarité de Bray-Curtis et un regroupement agglomératif moyen. Les densités ont été transformées par leur double racine carrée ($\sqrt{\sqrt{d}}$) afin de stabiliser les variances et donner de l'importance aux espèces rares (Clarke et Warwick, 1994). Le MultiDimensional Scaling (MDS) ordinal utilise une matrice de dissimilarité (calculée d'après la matrice de similarité issue de la CAH).

III.3.2. Résultats

III.3.2.1. Evolution de la richesse taxonomique et de la densité totale

Un total de 45226 individus appartenant à près de 290 taxons a été identifié sur l'ensemble des trois sites ateliers en 1999 et 2000. L'ensemble des bases de données a été standardisé et certains niveaux taxonomiques ont été réduits pour assurer une homogénéité lors de l'analyse. Ainsi, 252 taxons ont été retenus pour décrire les peuplements observés : les hexacoralliaires, platyhelminthes, némertes, nématodes, calliopiidés, caprellidés, paguridés, leptonidés et les phoronidiens constituent chacun un niveau taxonomique. Les polychètes sont décrits au niveau du genre ou de l'espèce pour RO et CA, mais seulement au niveau de la famille pour KE (faute de temps pour approfondir la détermination), ce qui entraîne une sous-estimation de la richesse taxonomique pour ce site. Les crustacés sont décrits au niveau du genre ou de l'espèce pour les trois sites, mais les mélitidés n'ont pas pu être déterminés jusqu'à ce niveau pour KE en 2000. Tous les autres taxons (sipunculiens, chélicérates, mollusques, échinodermes et chordés) sont décrits au niveau du genre ou de l'espèce.

A RO, la densité totale de la macrofaune est maximale à l'été 1999 avec 7195 ± 3652 ind.m^{-2} et minimale à l'été 2000 avec 2309 ± 1922 ind.m^{-2} (Figure III-10a). Seules les densités entre le printemps et l'été 2000 présentent une différence significative (KW, p<5%) indiquant une abondance plus faible de la macrofaune à partir de cette saison. La densité de crépidules contribue fortement (16 à 50%) à la densité totale de la macrofaune et lui est proportionnelle à chaque saison (r^2=0,80 ; P, p<1%). La richesse taxonomique augmente de 88 à 113 du printemps à l'automne 1999, puis oscille entre 85 et 104 et chute à 76 à l'automne 2000. Sur l'ensemble du suivi, 175 taxons ont été identifiés. La représentation graphique des indices de diversité (Figure III-10b) permet d'affiner l'analyse. L'indice H' est relativement faible au printemps 1999 (3,5), mais il oscille entre 4,1 et 4,9 à partir de l'automne 1999. L'équitabilité (J) augmente globalement du printemps 1999 à l'automne 2000 (de 54 à 70%). Des indices théoriques ont été recalculés en omettant *Crepidula fornicata*. Ces indices ne représentent pas l'état hypothétique du peuplement sans les crépidules mais servent uniquement à mettre en évidence la place de la crépidule dont les fortes densités dominent le peuplement : les indices théoriques H' et J sont alors plus forts et plus stables (respectivement 4,9 à 5,2 et 73 à 79%).

A CA, la densité totale de la macrofaune est minimale à l'automne 1999 avec 5653 ± 2432 ind.m^{-2} et maximale à l'hiver 1999 avec 11168± 3055 ind.m^{-2} (Figure III-10a). Seules les densités à l'automne 1999 présentent une différence significative (KW, p<5%) avec l'été et l'hiver 1999, indiquant une abondance plus faible de la macrofaune à cette saison. La densité moyenne à CA est globalement supérieure à celle de RO (KW, p<5%). Les densités de *Elminius modestus* et des crépidules contribuent fortement (respectivement 29 à 60% et 17 à 25%) à la densité totale de la macrofaune, cette dernière étant proportionnelle aux densités de *E. modestus* (r^2 =0,89 ; P, p<5%). La richesse taxonomique oscille de 72 à 95 du printemps à l'hiver 1999 (maximum), puis présente un minimum (67) à l'été 2000. Ces valeurs sont toujours nettement inférieures à celles de RO (sauf pendant l'hiver). Sur l'ensemble du suivi, 139 taxons ont été identifiés. La représentation graphique des indices de diversité (Figure III-10b) permet d'affiner l'analyse. L'indice H' est toujours relativement faible (2,5 à 3,9) avec un maximum à l'été-automne 1999. L'équitabilité (J) augmente du printemps à l'automne 1999 (de 41à 60%) puis redevient faible en 2000 (41 à 43%). Pour étudier l'influence de la crépidule et d'*Elminius modestus*, dont les fortes densités dominent le peuplement, ces indices ont été recalculés en omettant ces espèces : les indices théoriques H' et J sont alors plus forts et plus stables (respectivement 4,5 à 5,1 et 76 à 81%).

A KE, la densité totale de la macrofaune est maximale à l'automne 1999 avec 23568± 12434 ind.m^{-2} et minimale au printemps 2000 avec 6744± 3994 ind.m^{-2} (Figure III-10a). La densité moyenne à KE est globalement supérieure à celle de RO (KW, p<5%) alors que celle de CA n'est pas significativement différente (KW, p>5%). Les crépidules ne représentent que 0 à 0,4% des densités totales de macrofaune. La richesse taxonomique varie de 76 à 60 de l'été 1999 à l'été 2000, avec un maximum à l'automne 1999 (79) et un minimum au printemps 2000 (54). Ces valeurs ne sont pas directement comparables avec celles de CA et RO car le niveau taxonomique des polychètes, comptant de nombreuses espèces dans le maërl (Grall, 2002), est différent. Sur l'ensemble du suivi, 106 taxons ont été identifiés. La représentation graphique des indices de diversité (Figure III-10b) permet d'affiner l'analyse. L'indice H' est stable (4,7 à 4,4), à l'exception de l'été 2000 (3,6). L'équitabilité (J) est forte et oscille de 78% (maximum au printemps 2000) à 62% (minimum à l'été 2000).

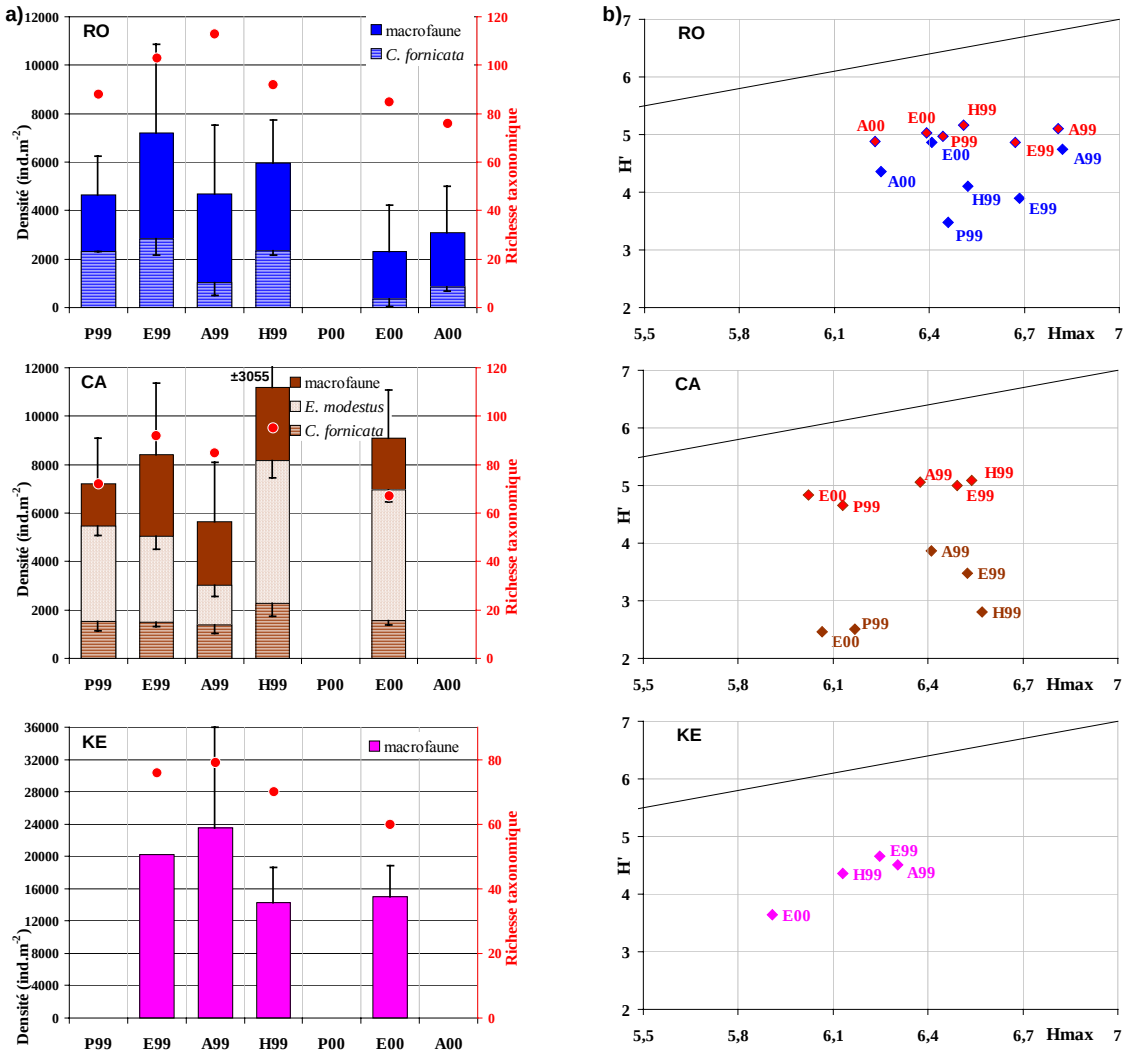


Figure III-10 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité totale de la macrofaune (la part de certaines espèces remarquablement abondantes est indiquée à RO et CA) et de la richesse taxonomique (a) et de H' en fonction de Hmax (b ; en rouge, les indices théoriques ont été recalculés en omettant *Crepidula fornicata* pour RO, *Crepidula fornicata* et *Elminius modestus* pour CA).

III.3.2.2. Caractérisation et dynamique de la structure taxonomique

Le Tableau III-6 et la Figure III-11 détaillent l'évolution de la richesse taxonomique et des densités de la macrofaune des sites ateliers pour les principaux groupes taxonomiques.

A RO, les polychètes sédentaires constituent le groupe le plus diversifié (39 taxons au total), quelle que soit la saison. Les mollusques prosobranches (27 taxons) et les bivalves (28 taxons) viennent ensuite, bien que leurs richesses taxonomiques aient notablement diminué à l'automne 2000. Les crustacés et les polychètes errantes, également bien diversifiés, présentent un maximum de diversité fin 1999 - début 2000. L'évolution des densités des groupes taxonomiques sur ce site montre une dominance des prosobranches pendant tout le suivi, avec de fortes fluctuations saisonnières et des valeurs plus faibles à l'été-automne 2000 (KW, $p<5\%$). Les polychètes sédentaires, puis les polychètes errantes dominent ensuite globalement puis, dans une moindre mesure, les bivalves (dont les effectifs semblent inférieurs au printemps-été 2000 ; non-significatif : KW, $p>5\%$) et les chitons (avec un pic significatif de densité au printemps 2000 ; KW, $p<5\%$).

Tableau III-6 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la richesse taxonomique de la macrofaune par groupes taxonomiques. *N.B.* : Les polychètes ont été déterminés au niveau du genre ou de l'espèce à RO et CA mais seulement au niveau de la famille à KE.

Site	Groupe taxonomique	P 1999	E 1999	A 1999	H 1999	P 2000	E 2000	A 2000	Total
	Crustacés	8	14	18	16	14	11	13	**25**
	Prosobranches	16	19	17	17	11	14	7	**27**
	Polychètes sédentaires	21	23	21	18	24	19	16	**39**
R	Polychètes errantes	10	14	15	13	19	13	10	**23**
O	Bivalves	17	14	20	11	16	11	8	**28**
	Chitons	3	3	3	3	3	2	2	**4**
	Echinodermes	7	6	7	7	6	5	7	**10**
	autres	6	10	12	7	11	10	13	**19**
	Total	**88**	**103**	**113**	**92**	**104**	**85**	**76**	**175**
	Crustacés	16	23	22	18		16		**34**
	Prosobranches	8	6	5	15		3		**18**
	Polychètes sédentaires	21	29	23	23		20		**34**
C	Polychètes errantes	13	15	14	16		10		**21**
A	Bivalves	7	8	8	7		6		**12**
	Chitons	1	1	1	1		2		**2**
	Echinodermes	1	3	3	3		3		**4**
	autres	5	7	9	12		7		**14**
	Total	**72**	**92**	**85**	**95**		**67**		**139**
	Crustacés		26	25	21	18	22		**33**
	Prosobranches		13	17	18	6	7		**21**
	Polychètes sédentaires		*9*	*9*	*8*	*8*	*10*		***10***
K	*Polychètes errantes*		*9*	*9*	*8*	*7*	*6*		***10***
E	Bivalves		8	6	6	5	5		**12**
	Chitons		5	4	3	5	4		**5**
	Echinodermes		2	4	2	2	2		**5**
	autres		4	5	4	3	4		**10**
	Total		**76**	**79**	**70**	**54**	**60**		**106**

A CA, les groupes les plus diversifiés sont les polychètes sédentaires et les crustacés (34 taxons chacun) avec des richesses taxonomiques supérieures, quelle que soit la saison, à celles de RO (le nombre total de taxons de polychètes sédentaires est cependant légèrement inférieur à celui de RO). Ensuite, les polychètes errantes (21 taxons) et les prosobranches (18 espèces) présentent des diversités notables, respectivement équivalentes et inférieures à celles de RO. Les bivalves (12 taxons au total) comptent, globalement et à chaque saison, beaucoup moins de taxons qu'à RO. Les crustacés, puis les prosobranches et les polychètes sédentaires présentent les plus fortes contributions aux densités à toute saison, sans qu'aucune tendance nette ne puisse être observée sur leur évolution (les crustacés sont globalement plus abondants qu'à RO ; KW, $p<5\%$). Les polychètes errantes et les bivalves ne montrent pas d'évolution nette de leurs densités, globalement et respectivement équivalentes et inférieures aux densités observées à RO.

A KE, hormis les polychètes dont le niveau de détermination ne permet pas la comparaison, les crustacés puis les prosobranches (dont le nombre de taxons diminue beaucoup en 2000) présentent les plus fortes diversités (globalement et respectivement supérieures et inférieures à celles de RO et toutes deux équivalentes à celles de CA). Les bivalves ont une richesse taxonomique moindre qu'à RO (équivalente à celle de CA) et le petit groupe des chitons compte 5 taxons. Les densités des crustacés dominent largement le peuplement en été-automne, mais baissent fortement (et significativement ; KW, $p<5\%$) à l'hiver 1999 et au printemps 2000, devenant à cette période équivalentes aux densités des polychètes sédentaires. Les crustacés sont toujours significativement (KW, $p<5\%$) plus abondants qu'à RO et CA (sauf à l'hiver 1999 et au printemps 2000 pour ce dernier site). Les polychètes sédentaires et errantes sont globalement plus abondants (KW, $p<5\%$) à KE qu'à RO et CA. Les bivalves, chitons et échinodermes présentent des densités globales équivalentes à celles de RO (KW, $p>5\%$) et supérieures à celles de CA (KW, $p<5\%$). Le pic de densité de bivalves (constitué à 91% de leptonidés) observé sur ce site au printemps 2000 (1176 ± 747 ind.m^{-2}) n'est pas retrouvé l'été suivant (KW, $p<5\%$).

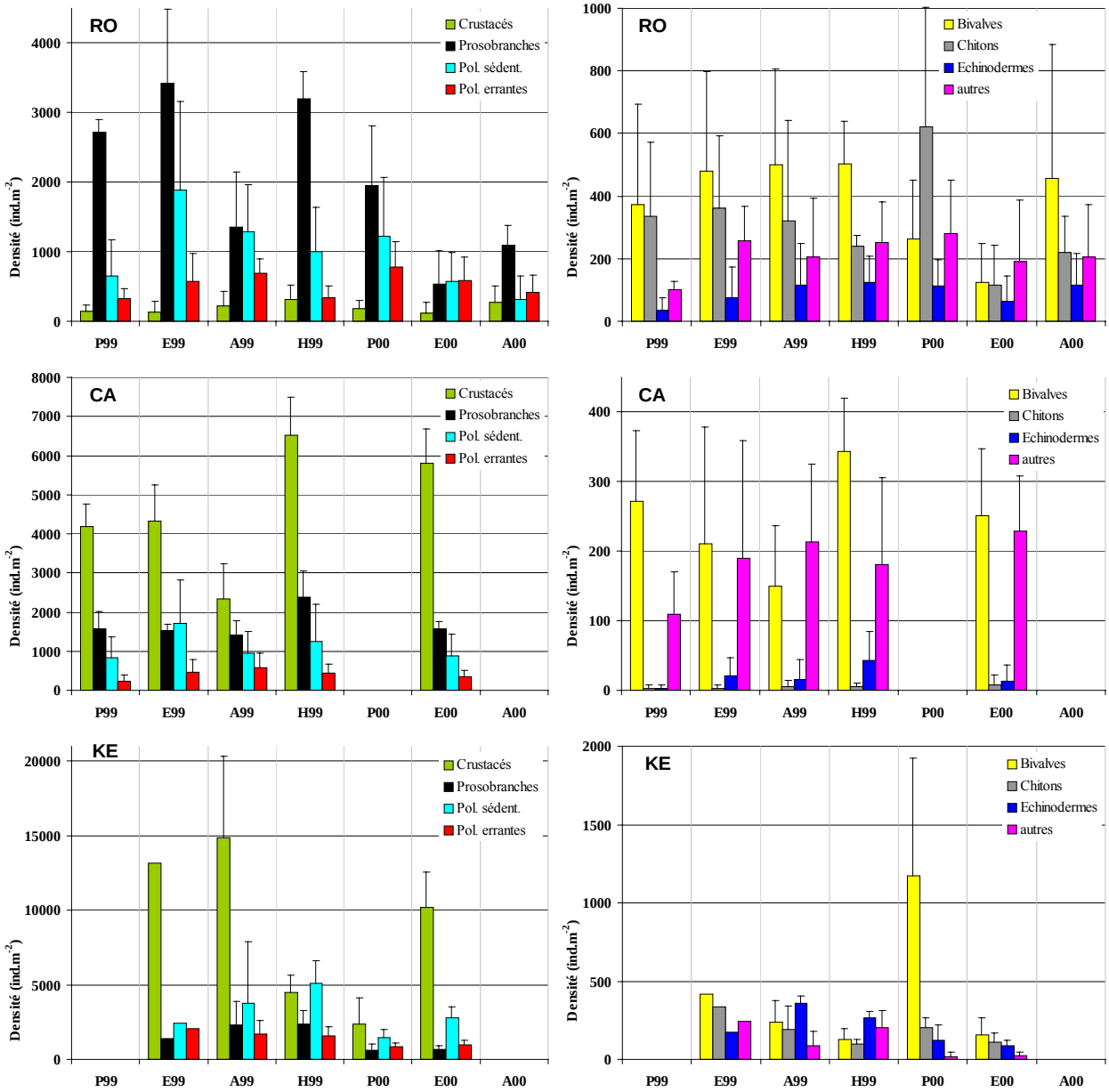


Figure III-11 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité des groupes taxonomiques de la macrofaune.

Le grand nombre de taxons et la complexité des évolutions de leurs densités sur chaque site nécessitent de procéder à des analyses statistiques multivariées pour appréhender la dynamique des structures taxonomiques (Figure III-12). La CAH réalisée sur toute la base de données (analyse globale des densités des 252 taxons collectés à chaque date, sur chaque site) montre en premier lieu que chaque site possède, quelle que soit la saison, une structure taxonomique qui le distingue des autres. De plus, KE se distingue nettement de RO et CA dans la CAH. Au sein de chaque site, les regroupements temporels s'opèrent différemment : l'été et l'automne 2000 se différencient des autres prélèvements à RO, alors que le printemps 1999 apparaît isolé à CA. A KE, l'année 1999 se distingue de l'année 2000. Des MDS ont été réalisées indépendamment pour chaque site afin d'affiner l'analyse (Figure III-12).

Pour KE, l'année 1999 se distingue toujours de l'année 2000 mais les différentes dates se répartissent, dans l'ordre chronologique, autour d'un barycentre situé au centre du graphique. Le cycle annuel n'est cependant pas complètement bouclé (l'été 2000 ne recouvre pas l'été 1999) et une légère dérive est observée dans la saisonnalité du peuplement. La dynamique est très différente à CA : le printemps 1999 se distingue du reste de l'année (été-automne-hiver, dont les structures sont proches). L'été 2000 présente un peuplement différent de l'été 1999. Une dynamique similaire est observée à RO, avec un printemps 1999 distinct des trimestres suivants (de l'été 1999 au printemps 2000, dont les structures taxonomiques sont proches). L'été et l'automne 2000 présentent ensuite des structures de plus en plus différentes des stades précédents. L'évolution observée sur ce site est similaire à CA.

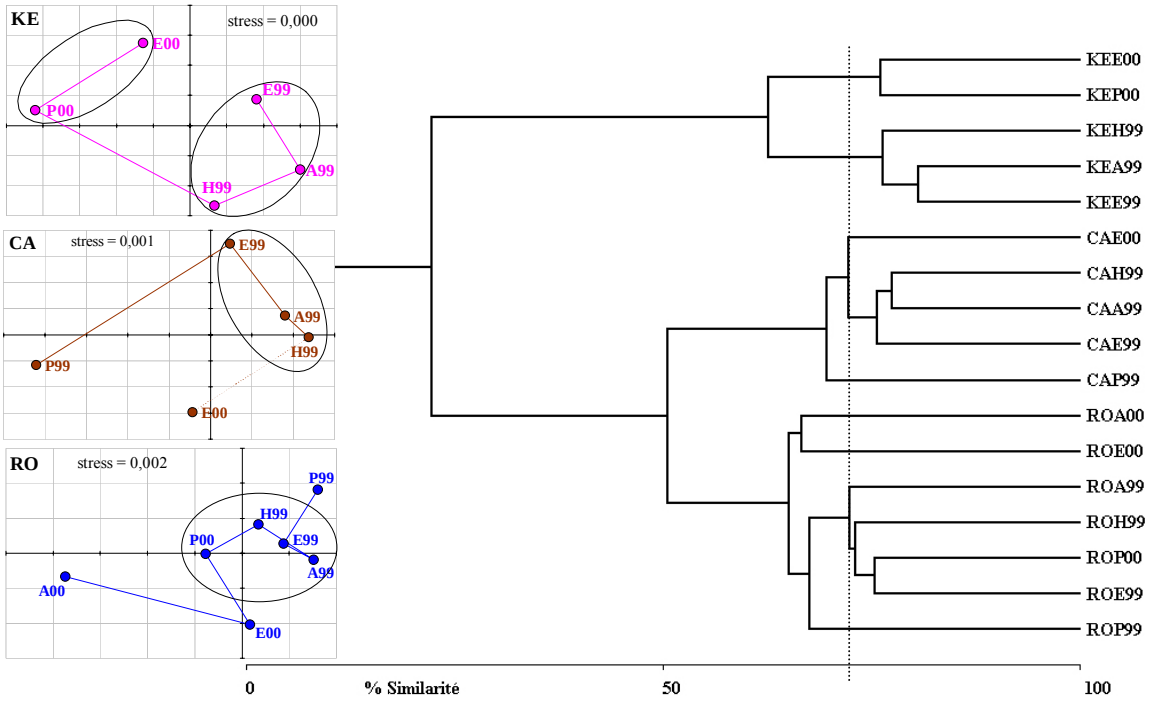


Figure III-12 : RO, CA, KE, 1999-2000 : CAH et MDS des structures taxonomiques de la macrofaune (densités moyennes des taxons composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999-2000 (analyse globale).

L'évolution des dominances (Tableau III-7) et des densités par taxon (non représentées) sur chaque site permet d'identifier les structures taxonomiques propres à chaque site. Malgré de fortes richesses taxonomiques, seuls 10 à 14 taxons contribuent de 69 à 91% aux densités totales de macrofaune à RO et CA. Pour KE, 19 taxons aux dominances très variables dans le temps représentent 66 à 78% des densités totales (équitabilité supérieure).

A RO, 5 espèces sont présentes en fortes densités en 1999-2000 : la crépidule domine largement même si son abondance diminue à l'été-automne 2000 (*cf.* chapitre 2). *Pomatoceros triqueter,* polychète tubicole, présente la même évolution que la crépidule mais avec des

densités moindres. *Leptochiton cancellatus*, *Anomia ephippium* et *Calyptraea chinensis* sont les autres espèces *leaders* du peuplement. *Styela coriacea* et *Chaetozone setosa* sont surtout abondants de l'été 1999 au printemps 2000. *Caulleriella* spp. apparaît dans les espèces dominantes à partir de l'automne 2000. Enfin, l'été-automne 2000 se caractérise par l'augmentation des dominances des polychètes *Eunice* spp. et *Notomastus latericeus*. Parmi les espèces non dominantes, *Elminius modestus*, *Abra alba* et les leptonidés disparaissent en 2000 alors que les densités de *Amaeana trilobata* et *Maera othonis* augmentent et que les némertes apparaissent dans le peuplement cette année-là.

A CA, 2 espèces dominent en permanence le peuplement : *Elminius modestus* et *Crepidula fornicata*. *Cauleriella* spp., *Anomia ephippium*, *Notomastus latericeus*, *Eunice* spp., *Styela coriacea* et *Pomatoceros triqueter* dont les densités ne montrent pas d'évolution nette caractérisent également ce site, avec *Apseudes talpa* (qui est parmi les 5 espèces dominantes de l'été à l'hiver 1999) et *Chaetozone setosa* (dont les densités chutent à l'été 2000). Il est remarquable que 8 espèces dominantes soient communes à CA et RO. Parmi les espèces non dominantes, *Hinia incrassata* et *Amphipholis squamata* ne sont plus échantillonnées en 2000, alors que les densités de *Lumbrineris* spp., *Paraonis* spp. et des leptonidés ont diminué. Au printemps 1999, plusieurs polychètes (*Harmothoe* spp., *Nephtys* spp., *Notomastus latericeus*, *Eunice* spp., *Pomatoceros triqueter*, *Serpula vermicularis*) ont de faibles densités. La période de l'été à l'hiver 1999 est caractérisée par l'augmentation des densités de certains crustacés : *Lysianassa ceratina*, *Maera grossimana*, *Ischyrocerus anguipes*, *Gnathia maxillaris* et *Janira maculosa*. L'hiver, l'abondance de gastéropodes prosobranches (*Brachystomia eulimoides*, *Rissoa parva*, *Alvania* spp.) augmente. L'été (1999 et 2000) se caractérise par de fortes abondances de *Pisidia longicornis* et l'été 2000 voit apparaître en fortes densités *Semibalanus balanoides* (144 ind.m^{-2}).

A KE, aucun taxon ne domine le peuplement pendant toute la période de suivi et seuls les cirratulidés et les melitidés sont toujours très abondants. La saisonnalité est marquée par des minima et des maxima d'abondances de certains taxons en hiver et en été, le printemps et l'automne étant des stades transitoires. Ainsi, l'été (1999 et 2000) est marqué par l'augmentation des densités de spionidés, de *Janira maculosa* et de *Thoralus cranchii*. L'hiver est caractérisé par de plus fortes densités de cirratulidés, chlorohaemidés, hesionidés, syllidés, *Jujubinus* spp., *Athanas nitescens* et *Ophiothrix fragilis* mais aussi par la baisse des densités de terebellidés, nereididés, *Leptochiton cancellatus* et *Tapes* spp. L'année 1999 se distingue de 2000 par l'absence ou la rareté de certains taxons, dont de nombreux gastéropodes prosobranches (*Rissoa* spp., *Alvania* spp., *Manzonia crassa*, *Onoba semicostata*, *Pusillina*

sarsi, *Hinia reticulata*), des amphipodes (*Corophium* spp., *Leucothoe spinicarpa*), des némertes, des sphaerodoridés, de *Tectura virginea* et *Anomia ephippium*. Enfin, les densités de *Pisidia longicornis* augmentent jusqu'à l'été 2000, alors que *Lucinoma borealis* apparaît dans le peuplement en 2000.

Tableau III-7 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution des taxons dominants (D, en %) de la macrofaune. Les valeurs en gras sont celles des 5 taxons principaux.

Site	Taxons	P 1999	E 1999	A 1999	H 1999	P 2000	E 2000	A 2000
	Crepidula fornicata	**49,7**	**39,4**	**21,8**	**39,0**	**30,0**	**15,8**	**27,9**
	Leptochiton cancellatus	**7,0**	**4,8**	**6,6**	3,9	**11,2**	**4,7**	**6,7**
	Pomatoceros triqueter	**5,4**	**10,8**	**11,0**	**4,4**	**6,4**	**6,4**	
	Calyptraea chinensis	**5,1**	**4,4**	3,5	**4,1**	3,7	3,3	**4,9**
	Anomia ephippium	**5,0**	3,8	**7,8**	**6,3**	2,4	3,0	**13,0**
	Lumbrineris spp.	2,5	2,9	4,6		3,5	**6,1**	3,5
R	*Eunice* spp.	2,0	2,1	**5,4**		**4,1**	**13,4**	**6,6**
O	*Chaetozone setosa*	1,5	**4,4**	2,6	3,9	2,7	3,0	
	Styela coriacea	1,5	2,5		3,0	3,3		3,2
	Caulleriella spp.			4,0	2,3	**5,2**	**4,7**	2,0
	Pista spp.			2,1				
	Brachystomia eulimoides				**4,2**			
	Jujubinus spp.				2,2			
	Notomastus latericeus						3,9	2,2
	Somme	79,5	75,3	69,2	73,4	72,5	64,4	69,9
	Elminius modestus	**54,9**	**42,1**	**29,1**	**52,7**		**59,6**	
	Crepidula fornicata	**21,3**	**17,6**	**24,5**	**20,3**		**17,1**	
	Caulleriella spp.	**4,7**	**6,6**	**5,3**	**4,1**		**3,3**	
	Anomia ephippium	**3,2**		2,1	**2,7**		**2,1**	
C	*Chaetozone setosa*	**1,7**	**3,3**		1,4			
A	*Apseudes talpa*	1,5	**3,5**	**5,2**	**2,4**		0,7	
	Notomastus latericeus	1,1	1,6	2,4	1,3		1,4	
	Eunice spp.	1,0	1,9	2,1	1,0		1,6	
	Styela coriacea	0,8	1,7	2,1			**1,8**	
	Pomatoceros triqueter	0,7		**2,7**	0,9		1,4	
	Somme	91,0	78,2	75,4	86,8		88,9	
	Janira maculosa		**21,7**	**5,9**	3,1		**28,3**	
	Gammarella fucicola		**10,5**	**20,0**	**8,1**			
	Abludomelita gladiosa		**9,8**	**11,4**	2,5	**9,9**	**22,6**	
	Ceradocus semiserratus		3,4					
	Aora gracilis		**5,1**	**6,4**				
	Aphroditidae spp.		**5,0**	3,2		**6,0**		
	Spionidae spp.		3,3			4,2	2,7	
	Thoralus cranchii		3,0				1,9	
	Cirratulidae spp.		2,9	**10,7**	**27,4**	**6,5**	**8,5**	
K	*Pisidia longicornis*		2,3		**5,3**	**10,1**	**9,0**	
E	*Maera grossimana*			5,2				
	Athanas nitescens			2,8	**5,0**	5,3		
	Jujubinus spp.			2,7	**9,5**	4,1	2,3	
	Rissoa parva			2,6				
	Syllidae spp.				4,0			
	Capitellidae spp.				3,8		**2,9**	
	Hesionidae spp.				2,3			
	Leptonidae spp.					**16,0**		
	Serpulidae spp.					4,3		
	Somme		67,1	70,9	71,0	66,4	78,2	

III.3.2.3. Caractérisation et dynamique de la structure trophique

Le Tableau III-8, le Tableau III-9 et la Figure III-13 détaillent respectivement l'évolution de la richesse taxonomique, de la dominance et des densités des groupes trophiques de la macrofaune sur les trois sites ateliers.

A RO, les suspensivores sont le groupe le plus diversifié en 1999 (avec une baisse notable à l'automne 2000), puis les prédateurs en 2000 (dont la diversité globale est la plus forte : 53 taxons observés en 1999-2000). Ensuite, les déposivores (surtout sélectifs) puis les micro-brouteurs sont bien représentés. En terme de densités, les suspensivores dominent (40 à 71%) le peuplement pendant tout le suivi (même en omettant la crépidule, espèce dominante). Les déposivores et les prédateurs, puis les micro-brouteurs, sont ensuite les groupes les plus abondants, surtout de l'été 1999 au printemps 2000 (hausse non significative ; KW $p>5\%$).

A CA, les groupes les plus diversifiés sont les déposivores (sélectifs et non sélectifs réunis) puis, alternativement selon la saison, les prédateurs ou les suspensivores. Les minima de diversité pour ces trois groupes sont observés au printemps 1999 et à l'été 2000. Tous les groupes trophiques sont globalement moins diversifiés qu'à RO. Les suspensivores dominent fortement les densités de macrofaune (64 à 85%), notamment en raison des fortes contributions de *Elminius modestus* et *Crepidula fornicata*, avec des abondances maximales à l'hiver 1999 et l'été 2000 (hausse significative par rapport à l'automne 1999 ; KW, $p<5\%$). Les déposivores (sélectifs et non sélectifs confondus) puis les prédateurs ont de fortes densités (dont les évolutions ne présentent pas de différences significatives en 1999-2000 ; KW, $p>5\%$). Tous les autres groupes sont beaucoup moins abondants, à l'exception d'un pic de détritivores (équivalent à celui des prédateurs) à l'automne 1999. Les suspensivores sont significativement plus abondants à CA qu'à RO à l'hiver 1999 et l'été 2000 (KW, $p<5\%$). Globalement, les seuls autres groupes présentant des différences significatives d'abondance par rapport à RO sont les nécrophages, les herbivores et les micro-brouteurs (tous moins abondants ; KW, $p<5\%$).

A KE, la répartition de la richesse taxonomique doit être relativisée compte-tenu du niveau taxonomique de détermination des polychètes. La forte diversité des détritivores et des micro-brouteurs (par rapport à RO et CA) est néanmoins remarquable. Le peuplement est largement dominé en densité (56 à 59%) par les détritivores en été-automne, alors que les densités chutent significativement (KW, $p<5\%$) en hiver et au printemps, périodes où les déposivores deviennent dominants (35 à 38% de la densité totale, mais sans évolution significative de leurs densités au cours du suivi ; KW, $p>5\%$). Les prédateurs, les

suspensivores et les micro-brouteurs (dont la densité totale baisse significativement à partir du printemps 2000 ; KW, p<5%) co-dominent alternativement, selon la saison, au troisième rang. Globalement, les prédateurs, détritivores, déposivores et micro-brouteurs sont plus abondants à KE qu'à RO et CA (KW, p<5%) contrairement aux suspensivores (KW, p<5%). Les nécrophages et les herbivores présentent des densités globales équivalentes (KW, p>5%) respectivement à celles de RO et celles de CA.

Tableau III-8 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la richesse taxonomique par groupe trophique de la macrofaune. *N.B.* : Les polychètes ont été déterminés au niveau du genre ou de l'espèce à RO et CA mais seulement au niveau de la famille à KE.

Site	Groupe trophique	P 1999	E 1999	A 1999	H 1999	P 2000	E 2000	A 2000	Total
	Prédateurs	20	25	29	22	30	25	21	**53**
	Nécrophages	4	5	4	4	4	5	3	**5**
	Herbivores	2	2	2	2	2	2	1	**2**
R	Détritivores	3	4	5	7	6	2	5	**9**
O	Suspensivores	28	32	35	25	28	25	18	**49**
	Déposivores sélectifs	16	17	16	14	19	12	15	**30**
	Déposivores non-sélectifs	6	9	12	9	10	9	9	**14**
	Micro-brouteurs	9	9	10	9	5	5	4	**13**
	Total	**88**	**103**	**113**	**92**	**104**	**85**	**76**	**175**
	Prédateurs	20	20	23	31		12		**42**
	Nécrophages	3	3	3	2		2		**4**
	Herbivores	0	0	0	1		1		**1**
C	Détritivores	4	7	7	6		5		**10**
A	Suspensivores	15	25	23	20		17		**33**
	Déposivores sélectifs	18	23	18	19		17		**28**
	Déposivores non-sélectifs	9	10	8	10		9		**12**
	Micro-brouteurs	3	4	3	6		4		**9**
	Total	**72**	**92**	**85**	**95**		**67**		**139**
	Prédateurs		17	16	15	13	13		**30**
	Nécrophages		3	3	3	2	3		**3**
	Herbivores		1	2	0	0	0		**2**
K	Détritivores		14	15	13	9	11		**16**
E	Suspensivores		15	16	15	10	12		**22**
	Déposivores sélectifs		8	7	6	6	9		**10**
	Déposivores non-sélectifs		5	5	4	4	5		**6**
	Micro-brouteurs		13	15	14	10	7		**17**
	Total		**76**	**79**	**70**	**54**	**60**		**106**

Tableau III-9 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la dominance (%) des groupes trophiques de la macrofaune.

Site	Groupe trophique	P 1999	E 1999	A 1999	H 1999	P 2000	E 2000	A 2000
	Prédateurs	6,0	6,4	12,4	9,5	12,9	21,9	13,5
	Nécrophages	2,1	1,0	1,6	2,6	1,4	1,5	1,4
	Herbivores	0,2	0,3	0,5	0,4	0,1	0,3	0,6
R	Détritivores	0,5	0,6	1,6	2,5	1,5	2,3	3,5
O	Suspensivores	**70,8**	**64,3**	**51,6**	**61,3**	**50,2**	**39,7**	**56,6**
	Déposivores sélectifs	7,0	11,6	14,7	10,5	13,6	14,0	7,3
	Déposivores non-sélectifs	4,5	8,6	8,5	5,5	8,1	12,9	8,3
	Micro-brouteurs	8,8	7,2	8,9	7,7	12,1	7,3	8,7
	Prédateurs	2,9	5,3	7,3	4,6		3,7	
	Nécrophages	0,4	0,7	0,5	0,4		0,2	
	Herbivores	0,0	0,0	0,0	< 0,1		< 0,1	
C	Détritivores	1,1	1,9	7,2	2,6		1,2	
A	Suspensivores	**81,9**	**68,4**	**64,1**	**79,4**		**85,1**	
	Déposivores sélectifs	10,7	19,5	15,3	9,9		6,7	
	Déposivores non-sélectifs	2,7	3,9	5,2	2,8		2,7	
	Micro-brouteurs	0,3	0,3	0,4	0,3		0,3	
	Prédateurs		11,6	7,9	11,5	13,5	7,0	
	Nécrophages		0,5	0,5	0,7	1,8	0,4	
	Herbivores		< 0,1	< 0,1	0,0	0,0	0,0	
K	Détritivores		**59,3**	**58,4**	22,4	21,4	**56,3**	
E	Suspensivores		9,2	7,5	12,1	19,9	13,5	
	Déposivores sélectifs		9,3	14,2	**31,6**	**32,0**	14,4	
	Déposivores non-sélectifs		4,0	2,6	6,6	2,9	4,3	
	Micro-brouteurs		6,2	8,9	15,0	8,5	4,0	

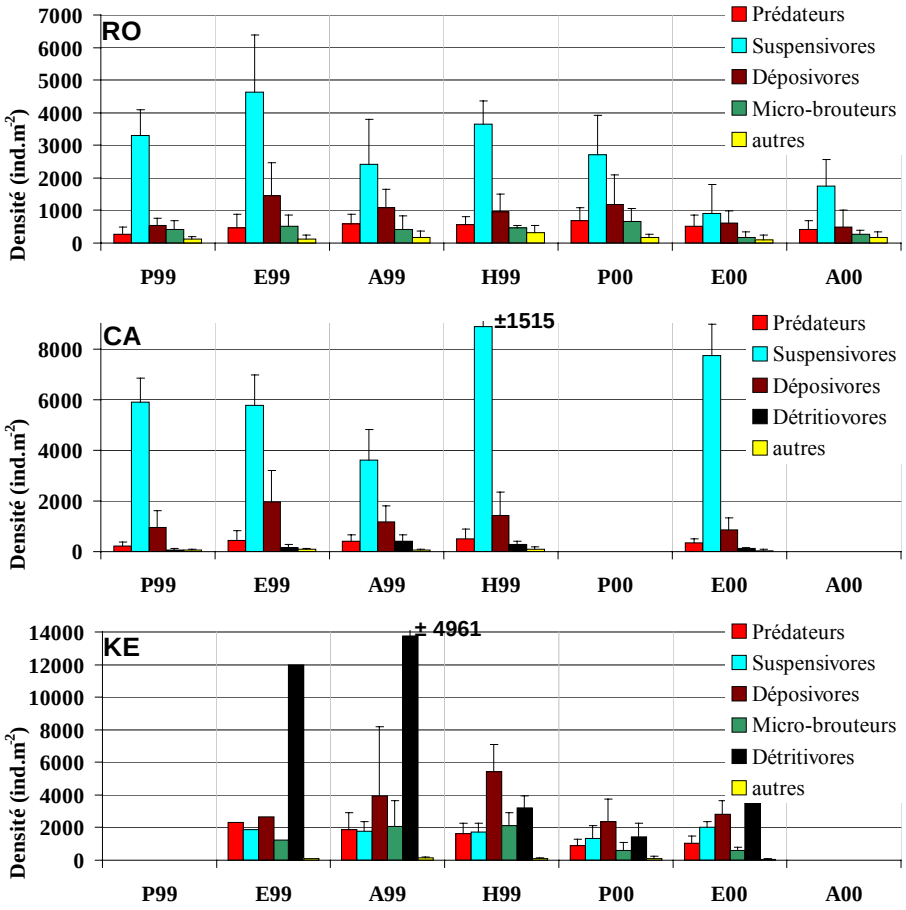


Figure III-13 : RO, CA, KE, 1999-2000 : Evolution de la densité des groupes trophiques de la macrofaune.

Les analyses statistiques multivariées des structures trophiques permettent d'en étudier la dynamique sur chaque site (Figure III-14). La CAH réalisée sur toute la base de données (analyse globale des densités des groupes trophiques à chaque date, sur chaque site) montre en premier lieu que chaque site possède, quelle que soit la saison, une structure trophique qui le distingue des autres. De plus, KE se distingue nettement de RO et CA dans la CAH. Au sein de chaque site, les regroupements temporels sont analysés indépendamment par des MDS (Figure III-14).

Pour KE, la répartition des différentes dates dans l'ordre chronologique, autour d'un barycentre situé au centre du graphique, est similaire à celle observée sur les structures taxonomiques. Par contre, l'été 1999 est cette fois plus proche de l'été 2000 (CAH et MDS) que du reste de l'année 1999, indiquant une faible dérive inter-annuelle de la structure trophique par rapport à la saisonnalité. Par comparaison, la dynamique des groupes trophiques à CA diffère de celle de sa structure taxonomique : l'hiver 1999 et l'été 2000 se distinguent cette fois du reste de l'année 1999 (printemps, été et automne, dont les structures sont proches). L'été 2000 présente toujours un peuplement différent de l'été 1999. La dynamique de la structure trophique à RO est très similaire à celle de sa structure taxonomique : la période de l'été 1999 au printemps 2000 se distingue du printemps 1999 d'une part et de l'été-automne 2000 d'autre part.

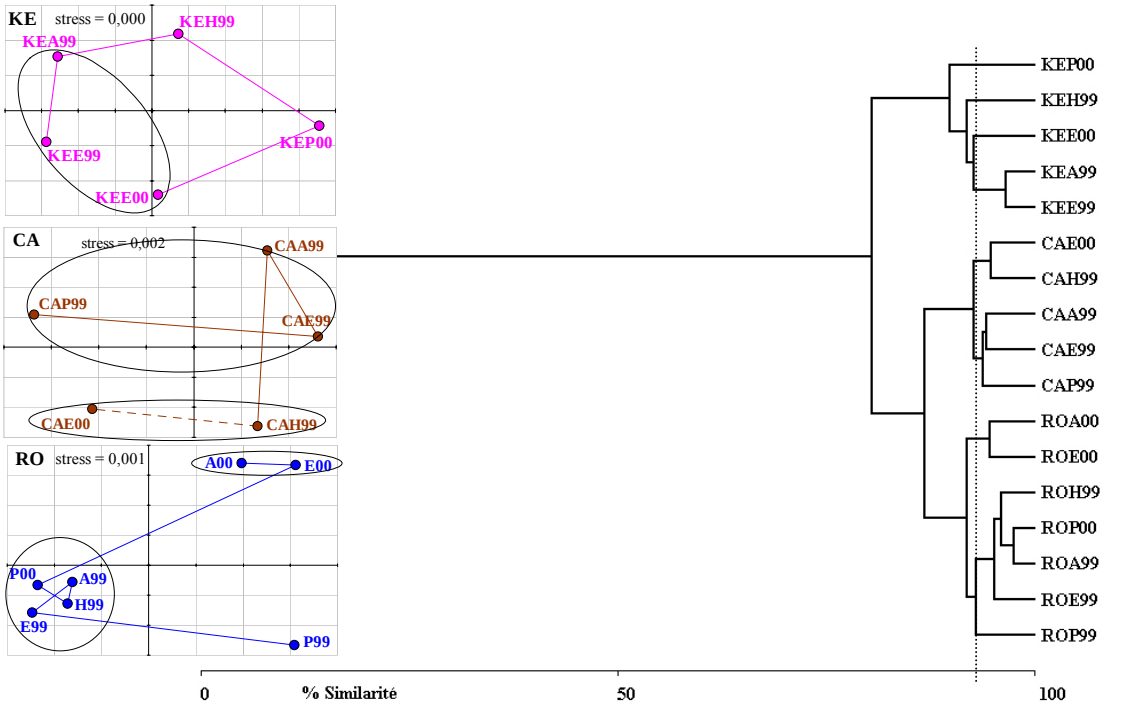


Figure III-14 : RO, CA, KE, 1999-2000 : CAH et MDS des structures trophiques de la macrofaune (densités moyennes des groupes trophiques composant le peuplement à chaque date échantillonnée) en 1999-2000 (analyse globale).

III.3.3. Discussion

La composition taxonomique, l'abondance et la biomasse de la macrofaune sont fortement influencées par l'environnement biotique et abiotique. A cette échelle biologique, les espèces forment des communautés très inféodées à un domaine spatial relativement restreint et l'évolution des structures reflète celle de l'écosystème (hydroclimat, habitat, interactions biotiques ; Menge et Sutherland, 1976). L'étude structurale d'une communauté est d'autant plus délicate qu'elle nécessite une analyse la plus détaillée possible de sa diversité ; chaque espèce, même moyennement abondante, peut avoir un rôle fonctionnel potentiellement important. L'étude comparée de plusieurs structures (évolution temporelle intra-communauté et/ou comparaison inter-communautés) nécessite de plus une standardisation des méthodes (et fréquences) d'échantillonnage et des niveaux de détermination. La précision de la mesure de la diversité dépend essentiellement des connaissances et de l'expérience de l'observateur, ainsi que du temps et des moyens conditionnant l'obtention des données. Il est alors rare de pouvoir détailler toute la composition taxonomique jusqu'à l'espèce, surtout dans les habitats complexes. Néanmoins, une précision adaptée à chaque groupe taxonomique et l'homogénéité des bases de données permettent de caractériser une communauté et, par l'évolution de sa structure taxo-trophique et des paramètres environnementaux, le fonctionnement écosystémique (Somerfield et Clarke, 1995 ; Clarke et Warwick, 1998 ; Glémarec et Grall, 2000 ; Ives *et al*., 2000). Si la richesse taxonomique est un paramètre dépendant fortement de l'observateur et du protocole d'échantillonnage, les indices de diversité (Shannon-Weaver, Piélou), les taxons dominants et les groupes trophiques sont des paramètres plus synthétiques permettant (dans certaines limites de précision de la détermination) la comparaison avec d'autres études.

III.3.3.1. Variabilité spatiale des structures taxo-trophiques des peuplements – Influence des paramètres environnementaux et interactions biotiques

La nature sédimentaire est un facteur déterminant dans la structuration d'une communauté benthique, en particulier pour l'endofaune (Sanders, 1958 ; Glémarec, 1965 ; Gray, 1974), et plusieurs groupes fonctionnels ont été définis en association avec différents types de substrats (Fauchald et Jumars, 1979 ; Bonsdorff et Pearson, 1999). Les impacts de l'eutrophisation (se traduisant par un enrichissement en matière organique du sédiment) sur la composition spécifique des peuplements sont perceptibles dès les premiers stades de perturbation (Grall et Glémarec, 1997 ; Grall et Chauvaud, 2002). D'autre part, l'importance

relative de la compétition ou de la prédation sur la diversité d'une communauté benthique varie selon le niveau de complexité de sa structure taxo-trophique (Menge et Sutherland, 1976).

Le Tableau III-10 permet de caractériser l'environnement physico-chimique et biologique des sites ateliers en 1999-2000. Chacun des sites est localisé dans un des trois sous-bassins de la rade (sous leurs influences hydrologiques respectives associées). La station KE se distingue d'abord par sa plus faible profondeur. Les gammes de variations des température, salinité, MES/MOP, fréquence et amplitude des blooms sont similaires. Ceci s'explique par les conditions hydrodynamiques régnant en rade (homogénéisation rapide des masses d'eau ; *cf*. I.1.3). La biomasse chlorophyllienne de l'eau de fond intégrée sur l'année en 1999 est plus importante (+37 à +52%) à KE, en raison probablement de la faible profondeur du site. L'hypothèse évoquée au chapitres précédents (*cf*. I.4.3.2) suppose également un déficit du matériel issu de la production primaire (chlorophylle *a* + phéophytine *a*) dans l'eau de fond à RO et CA. Les plus fortes densités de suspensivores (*cf*. Figure III-13 ; avec une forte contribution des crépidules) observées sur ces deux derniers sites, pourraient en être la cause, en raison de l'activité de filtration des individus.

La nature sédimentaire des fonds, variable d'un site à l'autre (Tableau III-10), conditionne fortement la structure des peuplements observés sur chacun d'entre eux. La granulométrie, la densité et le contenu en matière organique du sédiment caractérisent l'environnement physique propre à chaque site et potentiellement favorable ou défavorable à l'installation de certaines espèces.

La structure tridimensionnelle du maërl confère une particularité au substrat de KE : l'enchevêtrement des brins calcaires assure une forte hétérogénéité de l'habitat (au sens de Mac Coy et Bell, 1991). La pénétration de l'eau (oxygénation, particules alimentaires) en profondeur y est favorisée. Les thalles constituent un support favorable au développement de nombreuses algues épiphytes micro et macrobenthiques[1] : le développement du microphytobenthos pourrait notamment expliquer en partie les fortes concentrations en chlorophylle *a* (matière fraîche) relevées dans les trois premiers centimètres du sédiment à KE, tandis que les interstices fournissent de nombreux microhabitats et une protection efficace contre les super-prédateurs (favorisant les petits prédateurs mobiles ; Witman, 1985).

[1] diversification de la ressource trophique primaire.

Tableau III-10 : Synthèse des paramètres environnementaux et biologiques caractéristiques de chaque site atelier en 1999-2000. La matière organique de l'eau de fond correspond à l'intégration de la concentration en M.O.P. du 18/02 au 01/02. Les pigments de l'eau de fond correspondent à l'intégration de leurs concentrations du 15/02 au 03/11 (période de production primaire).

	Paramètre		**RO**	**CA**	**KE**
Topographie	Bassin hydrologique		centre rade	bassin sud	bassin nord
	Influence hydrologique dominante		Iroise/rivières	Rade/Aulne	Rade/Elorn
	Profondeur moyenne (m)		25	30	6
Hydrologie Eau de fond (1999)	Température (°C)		9,1 à 17,6	8,7 à 18,2	9,1 à 18,1
	Salinité		33,5 à 35,3	33,3 à 35,2	32,2 à 35,2
	[MES] ($mg.l^{-1}$)		2,0 à 13,8	2,3 à 15,0	2,7 à 14,1
	M.O. intégrée ($g.l^{-1}$)		0,514	0,494	0,556
	Chl. *a* intégrée ($mg.l^{-1}$)		0,504	0,454	0,690
	Phéo. *a* intégrée ($mg.l^{-1}$)		0,360	0,245	0,393
Sédiment	Catégorie		Sable hétérogène envasé	Sable envasé à débris coquilliers	maërl sur vase
	Grain moyen (µm)		580	155	1600
	% pélites		12,9 ± 1,9 %	34,7 ±3,7%	31,3 ±3,4%
	% sables		66,2	52,9	23,4
	% graviers		20,9	12,4	45,3
	Densité ($g.PS.l^{-1}$)		854 ± 160	416 ± 76	643 ± 121
	% M.O.		4,3 ± 1,3 %	9,5 ± 1,2 %	6,0 ± 1,1 %
	[Chl. *a*] ($\mu g.g^{-1}$)		1,5 ± 0,8	1,8 ± 1,2	5,5 ± 2,7
	coeff. [Sédiment]/[eau fond]		2,12	1,34	5,03
	[Phéo. *a*] ($\mu g.g^{-1}$)		3,7 ± 1,6	10,4 ± 1,5	3,2 ± 1,5
	coeff. [Sédiment]/[eau fond]		8,28	18,78	5,09
Macrofaune	Richesse taxonomique (totale)		76 à 113 (175)	67 à 95 (139)	*54 à 79 (106)*
	H' (Shannon et Weaver, 1963)		3,5 à 4,9	2,5 à 3,9	3,6 à 4,7
	J (Pielou, 1966)		54 à 76%	41 à 60%	62 à 78%
	Densité totale ($ind.m^{-2}$)		2309 à 7195	5653 à 11168	6744 à 23568
	Taxons dominants (Dominances en % de la densité totale)	1	*C. fornicata* (16 à 50%)	*E. modestus* (29 à 60%)	Alternances des : Mélitidés (10 à 31%) Cirratulidés (3 à 27%) *J. maculosa* (0 à 22%)
		2	*P. triqueter* (4 à 11%)	*C. fornicata* (17 à 25%)	
		3	*L. cancellatus* (4 à 11%)	*Cauleriella* spp. (3 à 7%)	
		4	*A. ephippium* (2 à 13%)		
		5	*C. chinensis* (3 à 5%)		
	Diversités maximales des groupes trophiques	1	suspensivores et prédateurs	déposivores et prédateurs	-
		2	déposivores	suspensivores	-
		3	micro-brouteurs	(détritivores)	-
	Groupes trophiques Dominants	1	suspensivores	suspensivores	détritivores
		2	déposivores	déposivores	déposivores
		3	prédateurs et micro-brouteurs	prédateurs	suspensivores, prédateurs et micro-brouteurs
Crépidules	Recrutement annuel moyen ($ind.m^{-2}$ et % densité totale)		370 à 940 15 à 40%	200 à 360 9 à 15%	-
	Densité moyenne ($ind.m^{-2}$)		2234 ± 602 (1999) 1374 ± 413 (2000)	1501 ± 340 (1999-2000)	50 ± 22 (1999-2000)
	Biomasse moyenne ($kg.PS.m^{-2}$)		4,0 ± 1,5 (1999) 2,5 ± 0,9 (2000)	3,1 ± 0,6 (1999-2000)	< 0,2 (1999-2000)

Grall (2002) observe sur les bancs de maërl en rade de Brest une forte biodiversité (60 à 120 espèces échantillonnées à la benne Smith-Mac Intyre) et une structure trophique complexe (6 groupes trophiques à fortes contributions). Sur BK (une station proche de KE), Grall relève de 1996 à 1997 des paramètres proches de ceux observés à KE en 1999-2000, soit 3000 à 17000 ind.m^{-2}, 58 à 76 taxons par date et 65 à 80% pour, respectivement, l'abondance totale, la richesse taxonomique et l'équitabilité (J, Piélou). L'indice de Shannon-Weaver (H') est supérieur à nos observations (respectivement 4,3 à 5,3 contre 3,6 à 4,7), ce qui peut être attribué en partie aux niveaux taxonomiques différents utilisés (polychètes déterminés au niveau de l'espèce). Pendant cette période, le peuplement de la station BK est dominé par les crustacés en automne et par les polychètes au printemps, ce qui est conforme à nos observations en 1999-2000. Une forte alternance inter-annuelle des espèces dominantes est également observée à BK avec, de 1996 à 1998 : *Chaetozone setosa*, *Gammarella fucicola*, *Aonides oxycephala*, *Capitella capitata*, *Abludomelita gladiosa*, *Cirriformia tentaculata*, *Nematonereis unicornis*, *Maera grossimana*, *Janiropsis breviremis*, *Apseudes latreilli*. Toutes ces espèces, à l'exception de *Nematonereis unicornis*, appartiennent à des familles qui sont parmi les taxons dominants de KE en 1999-2000. Les groupes trophiques les plus diversifiés à BK en 1996-1998 sont les détritivores, les déposivores (essentiellement sélectifs), puis les prédateurs. Les suspensivores et les micro-brouteurs présentent une diversité moindre. Comme à KE en 1999-2000, les groupes dominant le peuplement en densité sont les détritivores et les déposivores (surtout sélectifs). La structure taxo-trophique du peuplement à KE (1999-2000) présente donc globalement de fortes similitudes avec celle de BK (1996-1998). Grall (2002) identifie les principaux facteurs environnementaux structurant les communautés de macrofaune du maërl, en comparant plusieurs bancs de la rade de Brest : ce sont, par ordre d'importance, l'épaisseur de maërl "libre", la profondeur, le taux de pélites et dans une moindre mesure, le taux de matière organique du sédiment et la MES de l'eau de fond. La structure physique (granulométrie tridimensionnelle) du substrat a donc un rôle plus important que la pollution dans la structuration des peuplements benthiques du maërl en rade de Brest. D'un point de vue fonctionnel, la dominance des détritivores (petits crustacés et polychètes) s'explique par l'abondance des algues épiphytes, et donc des débris phytogènes, mais aussi par l'abri que constitue les brins de maërl contre plusieurs de leurs prédateurs naturels. L'abondance des déposivores sélectifs sur le banc de maërl de Keraliou est liée aux forts taux de matières organiques et de pélites de ce sédiment (au détriment des suspensivores). Enfin, sur ce site, la crépidule est une espèce très accessoire dont le rôle

fonctionnel semble négligeable à l'échelle de la communauté et de l'habitat ; cette espèce n'a donc, dans les densités actuelles, aucun impact sur le peuplement ou l'habitat.

La gamme granulométrique du substrat "sable hétérogène envasé" à RO est favorable à la présence de beaucoup d'espèces de l'endofaune. L'hydrodynamisme local (courants de marée relativement forts à proximité du vortex du centre rade) et l'envasement limité (taux de pélites et de matière organique) sont *a priori* favorables aux suspensivores sensibles à la charge particulaire des eaux de fond. Cependant, la caractérisation du sédiment ne tient pas compte des crépidules, en fortes densités sur ce site, qui peuvent former des "taches" plus ou moins étendues et recouvrir partiellement le sédiment. Les crépidules en chaînes et les débris biogènes (coquilliers, maërl mort) offrent ainsi de nombreux supports à l'épifaune mais peuvent cloisonner par endroits l'interface eau/sédiment. La densité totale de la macrofaune est inférieure à celle observée à KE, en raison probablement d'une plus faible hétérogénéité de l'habitat et d'une plus forte pression par les super-prédateurs. Cependant, la richesse taxonomique est forte (globalement et à chaque saison). Les indices de diversité (H' et J) présentent des valeurs inférieures ou égales à celles de KE en raison de l'abondance des crépidules. Cette dernière constitue la source majeure interne de déséquilibre du peuplement. La forte diversité taxonomique des prosobranches, bivalves et échinodermes reflète l'hydrodynamisme, le faible envasement et une ressource trophique abondante (production primaire pélagique ou benthique) tandis que les faibles diversités et abondances des crustacés traduisent la forte pression des super-prédateurs (Grall, 2002). Les 5 espèces dominantes appartiennent à l'épifaune et la structure trophique est complexe : 5 groupes présentent de fortes diversités, surtout les suspensivores et les prédateurs (dont les niveaux trophiques sont aux deux extrémités de la chaîne alimentaire). La dominance des suspensivores témoigne d'un peuplement dépendant d'une production primaire microphytique abondante. La sous-dominance des déposivores témoigne de la présence d'une fraction organique non négligeable dans le sédiment. Le site de Roscanvel étant peu soumis à l'influence directe de rejets urbains ou à la proliférations de macro-algues (d'où la faible diversité et abondance des détritivores), la présence des crépidules en fortes densités expliquerait en grande partie l'enrichissement en matière organique du sédiment via la production de biodépôts. Enfin, les prédateurs, relativement abondants, exercent un effet direct sur la structuration de la communauté car, en affectant plusieurs niveaux trophiques, ils régulent (en fonction des espèces proies) l'utilisation de la ressource par les autres groupes trophiques (Gause, 1934 ; Trush *et al.*, 1994 ; Gaston *et al.*, 1998).

Le substrat à CA correspond à une matrice d'accumulation de débris coquilliers (essentiellement de crépidules mortes) liée par une vase fine (issue principalement des biodépôts et donc très enrichie en matière organique) superposée à un sédiment originel sablo-vaseux. Le taux de recouvrement par les crépidules vivantes et mortes est proche de 100% et peut atteindre une dizaine de centimètres d'épaisseur. Dans ces conditions, les espèces de l'endofaune doivent être tolérantes à l'envasement tandis que les chaînes de crépidules créent à l'interface eau/sédiment un support physique disponible pour l'épifaune et le suprabenthos (Vallet et Dauvin, 2001 ; Crooks, 2002). Les coquilles de crépidules mortes et l'enchevêtrement des chaînes en surface complexifient la structure physique de l'habitat (à un degré moindre que le maërl mais plus qu'un sable) et peuvent servir d'abris à plusieurs espèces. Les faibles indices de diversité et la forte densité totale de la macrofaune (supérieure à celle de RO et proche de celle de KE) sont dus essentiellement aux fortes abondances de deux espèces : *Elminius modestus* et *Crepidula fornicata*. Si la richesse taxonomique à CA est inférieure à celle de RO (globalement et à chaque saison, sauf en hiver), elle reste toutefois élevée pour un sédiment envasé. La structure taxonomique est cependant différente et moins complexe qu'à RO : les fortes diversités et abondances des polychètes sédentaires et des crustacés reflètent la structure particulière de l'habitat (sable envasé enrichi en matière organique et nombreuses coquilles servant de supports et d'abris). Les trois taxons dominants résument l'organisation du peuplement : *Cauleriella* spp., polychète très tolérante à l'enrichissement en matière organique, domine l'endofaune alors que les coquilles de *Crepidula fornicata* recouvrent le sédiment et offrent un substrat favorable à la prolifération de *Elminius modestus*, crustacé cirripède suspensivore dominant largement l'épifaune. La dominance des suspensivores témoigne, comme à RO, de la dépendance à la production primaire microphytique. La diversité de ce groupe (ainsi que celle des bivalves et prosobranches) est cependant plus faible qu'à RO, probablement en raison du taux de matière organique dans le sédiment). Les déposivores sont ensuite le groupe le plus abondant et leur diversité est supérieure à celle des suspensivores : l'apport et l'accumulation dans le sédiment de matière organique, issue de la production de biodépôts par les filtreurs, constituent une ressource abondante pour ce groupe. Enfin, les prédateurs sont relativement abondants et présentent la diversité la plus forte. Essentiellement représentés par des polychètes errantes et des prosobranches, ils assurent une régulation à tous les niveaux du peuplement. L'abondance des consommateurs primaires, abrités des super-prédateurs dans les mattes de crépidules (suspensivores) et le sédiment (déposivores), pourrait expliquer la présence importante de ces petits prédateurs.

III.3.3.2. Dynamique des structures taxo-trophiques des peuplements

La fréquence et l'intensité des perturbations naturelles et anthropiques (hydroclimat, modification de l'habitat, etc.) et les interactions biotiques sont les forces structurantes principales de l'évolution des communautés benthiques (Thorson, 1966 ; Menge et Sutherland, 1976 ; Gray et Christie, 1983 ; Grall et Glémarec, 1997 ; Grall et Chauvaud, 2002). Ainsi, alors que les peuplements des trois sites ateliers sont distincts et caractéristiques de chaque habitat, leur composition n'est figée pour aucun d'entre-eux : les structures taxo-trophiques évoluent de 1999 à 2000.

La macrofaune du banc de maërl de Keraliou (KE) connaît de fortes variations saisonnières d'abondance et la structure taxo-trophique évolue rapidement à l'échelle de quelques mois. L'hiver et l'été sont caractérisés par des structures très différentes ; le printemps et l'automne présentent respectivement, les minima et les maxima d'abondance totale et de diversité taxonomique. Plusieurs facteurs environnementaux varient fortement à l'échelle saisonnière et agissent probablement en synergie. L'augmentation rapide au printemps et la baisse rapide à l'automne de la température de l'eau de fond induisent une saisonnalité marquée. La production primaire phytoplanctonique est forte au printemps-été mais la concentration en chlorophylle *a* du sédiment est maximale en hiver (production primaire microphytobenthique?). Les teneurs en MES de l'eau de fond sont fortes en hiver (avec un ratio MOP/MES minimal) alors que les macroalgues épiphytes sont abondantes en été. Grall (2002) a établi une corrélation à BK entre la biomasse des détritivores et celle des macroalgues épiphytes (avec un mois de décalage). La dominance de ce groupe trophique (principalement représenté par des petits crustacés et quelques polychètes) en été-automne traduit une structure fonctionnelle du peuplement orientée vers l'exploitation de cette ressource abondante (et non limitante, la production macrophytique sur ce site étant largement supérieure à sa consommation par la macrofaune et les oursins de la mégafaune ; Grall, 2002 ; Guillou *et al.*, 2002). Les déposivores (principalement représentés par des polychètes sédentaires) sont abondants toute l'année et dominent le peuplement en hiver et au printemps. La structure fonctionnelle mais aussi taxonomique (espèces dominantes) à cette période est donc différente et s'oriente vers l'exploitation de la matière organique sédimentée. La biomasse des déposivores sélectifs est corrélée avec les teneurs en pélites et en matières organiques du sédiment (Grall, 2002). Cette forte saisonnalité (observée aussi par Grall à BK) est liée à la faible profondeur du site, permettant la prolifération estivale de macroalgues bénéficiant d'eaux riches en sels nutritifs (particulièrement dans le bassin nord soumis aux rejets urbains). L'eutrophisation de ce site se traduit par l'abondance de plusieurs espèces

tolérantes (comme *Gammarella fucicola*, *Abludomelita gladiosa* ou les syllidés) ou opportunistes (cirratulidés, certains spionidés), dont la sensibilité au gradient d'enrichissement en matière organique a été définie par Grall et Glémarec (1997) en rade de Brest. La présence significative de ces espèces reflète donc un déséquilibre, mais de nombreuses espèces sensibles (comme *Janira maculosa*, *Aora gracilis*, *Pisidia longicornis* ou *Athanas nitescens*) sont encore abondantes en 1999-2000, relativisant l'impact de l'eutrophisation sur ce site. D'autre part, la variabilité inter-annuelle est plus marquée au niveau de l'évolution de la structure taxonomique que de celle de la structure trophique (Figure III-12 et Figure III-14). La raréfaction de plusieurs espèces (plusieurs gastéropodes prosobranches, amphipodes, némertes, *Tectura virginea*, *Anomia ephippium*) s'oppose à l'augmentation de l'abondance de *Pisidia longicornis* entre début 1999 et fin 2000. La période d'étude est cependant trop courte pour conclure à l'existence d'une évolution à moyen terme du peuplement.

La macrofaune des sables hétérogènes envasés à RO présente des variations saisonnières de densités et de diversité moins marquée qu'à KE. La structure taxo-trophique du peuplement évolue cependant. La plus faible saisonnalité peut être liée à la profondeur de ce site, limitant fortement la production macrophytique et "tamponnant" les variations de l'hydroclimat (température, salinité et influence des rivières). Les abondances plus faibles (pour la plupart des groupes taxonomiques) au printemps 1999 peuvent s'expliquer par le fait que cette période précède la plupart des recrutements de nouveaux individus (juvéniles) dans la macrofaune. L'année 2000 (particulièrement l'été-automne ; Figure III-12 et Figure III-14) se distingue de 1999 par une baisse d'abondance et de diversité des suspensivores (certains polychètes sédentaires, bivalves et prosobranches, dont la crépidule). Les déposivores et les prédateurs prennent alors en 2000 une place plus importante dans la structure trophique du peuplement bien que leurs densités et diversités aient peu évolué. L'augmentation globale du taux de pélite (significative) et de matière organique (non significative) dans le sédiment entre 1999 et 2000 pourrait expliquer en partie le relatif déclin des suspensivores en général, et l'augmentation de l'abondance d'espèces tolérantes et opportunistes (*Eunice* spp., *Notomastus latericeus*, *Cauleriella* spp.). Ces trois polychètes (avec *Chaetozone setosa*) sont d'ailleurs les espèces dominantes de l'endofaune des vases très enrichies en matières organiques à CA. La présence significative de ces espèces reflète donc un déséquilibre, mais tous les taxons dominants à RO (sauf la crépidule qui est tolérante) et de nombreuses espèces accessoires toujours présentes en 2000 (comme *Amaeana trilobata*, *Pista* spp., *Terebellides stroemi*, *Maera oth*onis), sont des espèces sensibles (groupe I ; *cf.* Grall et Glémarec, 1997), ce qui relativise l'impact de l'eutrophisation sur ce site. Les causes possibles de la baisse significative

des densités de crépidules de 1999 à 2000 ont été évoquées au chapitre 2 : dynamique de population "instable" de l'espèce sur ce site (baisse des recrutements depuis 1998 ; *cf*. II.3.2.2.2) ; forte prédation par *Asterias rubens*, étoile de mer de la mégafaune qui a proliféré en 1999 (observations personnelles) ; impact de la pêche intensive à la drague en hiver dans cette zone. Aucun prédateur potentiel (gastéropodes perceurs, étoiles) de la macrofaune n'est présent en fortes densités à RO en 1999-2000. La crépidule est une espèce tolérante (groupe III ; *cf*. Grall et Glémarec, 1997) à l'enrichissement en matières organiques, mais son seuil de densité maximale, pour lequel la compétition intra-spécifique (trophique et spatiale) n'est pas limitante, a pu baisser en réponse aux modifications de l'environnement. Cette hypothèse (qui n'exclut pas l'impact éventuel des autres) nécessiterait d'étudier les relations de densité-dépendance de la crépidule sur ce site en fonction du degré d'eutrophisation pour être validée.

La macrofaune des sables envasés à débris coquilliers de CA connaît de faibles variations saisonnières de densités et de biodiversité, par rapport à KE, mais la structure taxotrophique du peuplement évolue. Les variations saisonnières de l'hydroclimat (température, salinité, MES, production primaire) ont une influence directe, comme à RO, moins marquée qu'à KE. Cette faible saisonnalité peut être liée également à la profondeur de ce site, limitant fortement la production macrophytique. Les minimum (automne 1999) et maximum (hiver 1999-2000) d'abondance totale sont dus essentiellement aux variations d'abondance de *Elminius modestus*, espèce dominant largement le peuplement. Les maxima d'abondance de cette espèce en hiver et à l'été 2000 se répercutent sur les structures trophiques à ces saisons, avec une abondance plus forte des suspensivores (Figure III-14). Par contre, l'abondance des autres groupes trophiques dominants ne connaît pas de fortes variations pendant tout le suivi. La présence de détritivores, en quantités non négligeables en été-automne à CA, paraît surprenante car la production de macro-algues y est très limitée (*cf.* profondeur et turbidité). Un apport de débris phytogènes à cette période, en provenance des bancs de maërl moins profonds entourant ce site (Rozegat, Bindy, Poulmic), pourrait expliquer ce résultat. D'une manière générale, pour tous les groupes trophiques, la richesse taxonomique est plus faible au printemps 1999 et à l'été 2000. Cette tendance se retrouve en terme de dynamique de la structure taxonomique (Figure III-12). Les abondances plus faibles au printemps 1999 (pour la plupart des groupes taxonomiques, exception faite de *E. modestus* et *C. fornicata* dont les densités d'adultes sont très fortes) peuvent s'expliquer par le fait que cette période s'inscrit après les mortalités hivernales et avant la plupart des recrutements estivaux de nouveaux individus (juvéniles) dans la macrofaune. Ainsi, de l'été à l'hiver 1999,

plusieurs petits crustacés (amphipodes et isopodes) et gastéropodes prosobranches prédateurs (en hiver) voient leurs densités augmenter. A l'été 2000, plusieurs espèces (*Chaetozone setosa*, *Paraonis* spp., *Lumbrineris* spp., *Apseudes talpa*, *Hinia incrassata*, *Amphipholis squamata*) se sont raréfiées par rapport à 1999. Les augmentations ou diminutions d'abondance des taxons ne semblent pas liées à leur groupe écologique de polluo-sensibilité (des espèces sensibles, tolérantes et opportunistes connaissent des variations d'abondance conjointes à chaque période). Ce résultat est logique si l'on considère qu'aucune évolution significative des teneurs en pélites, matière organique ou pigments du sédiment n'a été mise en évidence sur ce site pendant la durée du suivi. Les abondances et la diversité taxonomique plus faibles à l'été 2000 pourraient s'expliquer (exclusivement ou conjointement) par :

1) des températures de l'eau plus froides, une salinité plus faible (débits de l'Aulne un peu plus forts, dus aux précipitations) et des blooms de moindres amplitudes au printemps 2000 par rapport au printemps 1999 (*cf.* chapitre 1). Ces facteurs ont pu entraîner un recrutement plus faible et/ou plus tardif pour la plupart des espèces de la macrofaune (comme cela a été observé notamment pour la crépidule ; *cf.* II.3.2.2.2).

2) la prolifération de *Elminius modestus* lors de l'hiver 1999 qui a pu accroître la compétition spatiale (en défaveur des autres espèces de l'épifaune) sur le substrat "coquilles de crépidules" (dont les densités n'ont pas significativement augmenté depuis 1999).

Enfin, les structures de taille des crépidules à CA (*cf.* II.4.2.3) laissent supposer une mortalité plus précoce par rapport à celles de RO ou des individus plus jeunes. Or, les prédateurs potentiels sont rares dans la macrofaune de CA et l'hydroclimat (température, salinité, MES, production primaire pélagique) est relativement proche de celui de RO. La principale différence entre ces deux sites concerne le taux d'envasement du sédiment, 3 fois plus important à CA, qui pourrait limiter la survie pour les individus les plus proches du sédiment *sensus stricto*. D'autre part, le recouvrement important des coquilles de crépidules par *E. modestus* peut avoir perturbé la structuration des chaînes et avoir un impact sur la survie des individus. En particulier, ce facteur pourrait expliquer le recrutement globalement plus faible des juvéniles et le sex-ratio moins favorable aux mâles à CA par rapport à RO.

III.4. PLACE DE LA CREPIDULE DANS L'ECOSYSTEME RADE DE BREST ET INTERACTIONS BIOTIQUES AVEC LES AUTRES ESPECES DE LA MEGAFAUNE BENTHIQUE

III.4.1. Matériel et méthode

III.4.1.1. Echantillonnage

Le protocole d'échantillonnage de la mégafaune benthique (taille supérieure à 10 mm) utilisé en 2000 a été détaillé au chapitre 2 (*cf*. II.2.1.1 et Figure III-2). La compilation et la standardisation des données obtenues en rade selon la même méthode de mars 1995 à mai 1997 (Guérin, 1997b ; Chauvaud, 1998 ; Grall, 2002) permettent la comparaison avec un état antérieur, malgré un échantillonnage spatialement moins régulier et plus étendu dans le temps (Figure II-5). Les stations communes échantillonnées en 1995 et 2000 sont définies comme celles appartenant à une même entité sédimentaire et distante de moins de 360 mètres.

III.4.1.2. Acquisition des données biologiques

Après rinçage pendant 24 heures à l'eau du robinet, sur un tamis de 5 mm, tous les individus de la mégafaune (> 1 cm) récoltés pour chaque échantillon sont identifiés au plus bas niveau taxonomique possible et comptés. L'ensemble des individus de chaque taxon est séché pendant 24 à 48 heures à l'étuve (60°C) et pesé (précision du gramme au centième de gramme, selon le poids considéré). La richesse taxonomique (S) par point correspond au nombre total de taxons observés dans l'échantillon. Les densités et biomasses de chaque taxon sont calculées en rapportant les abondances et poids secs à la surface collectée. La classification taxonomique utilisée pour la détermination correspond à celle donnée dans le *Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas* (Howson et Picton, 1999). Les groupes trophiques sont définis selon la classification de Grall (2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999 ; Tableau III-2).

Les coquilles des bivalves et des gastéropodes ont été mesurées en longueur droite au pied à coulisse (précision ± 1 mm) du sommet au bord opposé (sens de croissance). Celles de *Pecten maximus* et *Venus verrucosa* ont été mesurées en plus dans le sens de la largeur maximale (critère de taille exploitable). La classe d'âge de *Pecten maximus* est déterminée par le nombre de stries hivernales ; la présence d'une strie marquée et une coloration particulière près du sommet permet de savoir si l'individu est issu d'un semis de juvéniles réalisé par le Comité Local des Pêches (CLPM) du Tinduff.

III.4.1.3. Définition des entités sédimentaires

L'observation des types sédimentaires en chacun des points échantillonnés en 2000 présentait des différences notables avec les cartographies établies par Fichaut (1984) et Hily (1989). Ce résultat est dû en partie à l'évolution de l'aire de répartition et des densités de crépidules (et l'envasement induit) et à la généralisation de la strate sédimentaire "maërl" au maërl peu épais sur sables ou sur vases (Grall, 2002). En l'absence de données granulométriques récentes, la nature du substrat pour chacun des points échantillonnés en 2000 a donc été attribuée en tenant compte de la carte sédimentaire synthétique (Guérin, 1997b ; d'après Fichaut, 1984 et Hily, 1989) corrigée par l'observation du sédiment à la vidéo et dans le refus de la drague. Les entités sédimentaires retenues sont (Figure III-15):

- CG : cailloutis et graviers du centre rade.
- GS : sédiment grossier (sables et graviers) et cailloutis.
- GV : sédiment grossier (sables et graviers) envasé et cailloutis.
- SA : sables au sens large (grossiers, moyens, fins, hétérogènes ou envasés)
- MA : maërl au sens large (en banc, sur sable ou sur vase)
- VA : sédiments envasés (sables, maërl, graviers, vases)
- CR : biomasse de crépidules supérieure ou égale à 2500 g PS.m^{-2}.

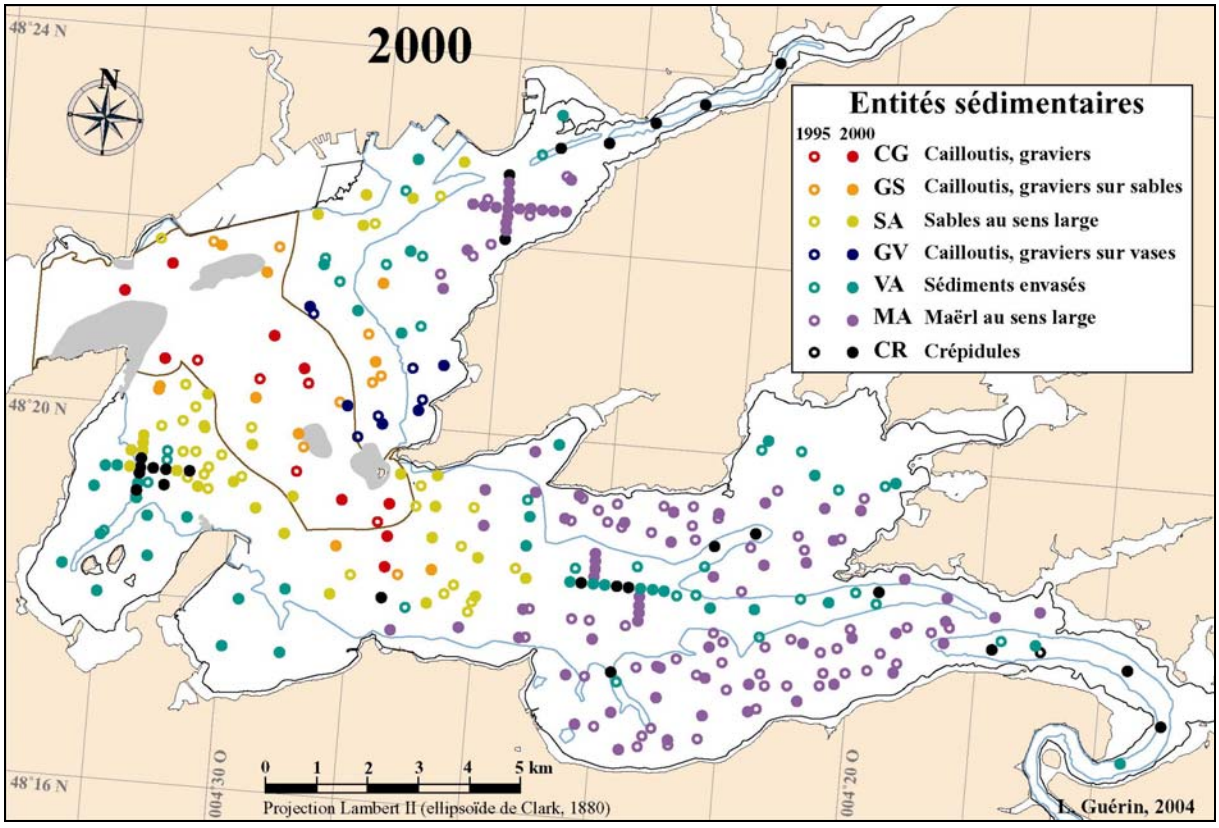


Figure III-15 : Mégafaune, 2000 : Nature du fond (entités sédimentaires) des stations échantillonnées.

III.4.1.4. Indices et traitements statistiques.

L'indice de diversité H' (Shannon et Weaver, 1963) et l'indice d'équitabilité J (Pielou, 1966) ont été calculés sur les densités (*cf*. III.2.1.3). Le modèle *DIMO* est la représentation des indices de diversité dans un plan : la richesse spécifique (log_2 en abscisse), H' (en ordonnée) et l'équitabilité (tangeante de l'angle α de la droite passant par l'origine et le point échantillon et de l'axe des abscisses) et permet de comparer globalement ces paramètres pour plusieurs échantillons (Qinghong, 1995).

Le test de Kruskal-Wallis permet de tester l'homogénéité de plusieurs séries de valeurs (abrégé KW avec un seuil d'acceptation fixé à 5%). Le test de Kolmogorov-Smirnov (abrégé KS, au seuil de 5%) est utilisé pour comparer les moyennes (densités, biomasses, indices) entre les entités sédimentaires.

La corrélation entre les densités de deux espèces sur l'ensemble de la rade est calculée sur les points où les deux espèces sont présentes et est décrite par un coefficient de corrélation de rang de Spearman (r_s, p) (abrégé Sp, au seuil de 5%).

La dominance (D) d'une espèce *i* dans un peuplement est le rapport de l'abondance de cette espèce (n_i) sur l'abondance totale (N) des individus du peuplement : $D_i = n_i / N$. Cet indice permet de relativiser la densité absolue d'une espèce et de comparer la place de cette espèce entre plusieurs dates ou habitats.

Le coefficient de présence (P) d'une espèce *i* dans une entité (E, habitat) E_J correspond au rapport de la fréquence de cette espèce sur la somme de ses fréquences dans chaque entité : $P_i(E) = [NS_i(E_J)/NS(E_J)] / \sum [NS_i(E)/NS(E)]$, avec $NS_i(E_J)$ le nombre de stations de l'entité J où cette espèce est présente. Ce coefficient permet (sous réserve d'un nombre suffisant de points dans chaque entité) de pallier à une hétérogénéité du nombre de stations entre les différentes entités comparées.

Le coefficient de dominance-présence (DxP) est le paramètre le plus approprié pour caractériser les espèces dominantes des habitats (Glémarec, 1963). Il a été souvent utilisé dans la littérature pour caractériser les espèces *leader* de différents écosystèmes côtiers (Le Bris, 1988 ; Thouzeau, 1989 ; Afli, 1999 ; Grall, 2002 ; Raffin, 2003 ; Le Loc'h, 2004). Dans cette partie, la dominance (D) et le coefficient DxP ont été calculés à la fois en densité et en biomasse de la mégafaune pour caractériser les espèces *leader* des entités sédimentaires de la rade de Brest.

III.4.2. Résultats

III.4.2.1. Variabilité spatiale et évolution de la diversité taxonomique

Un total de 331252 individus (dont 268160 crépidules) représentés par 172 taxons a été identifié sur les 187 points échantillonnés avec l'AQUAREVE en 2000. Les niveaux taxonomiques des données de 1995 et 2000 ont été standardisés pour permettre la comparaison. Les 172 taxons observés en 2000 ont ainsi été réduits à 150 taxons pour 139 retenus en 1995 (dont 114 en commun pour ces deux années, 25 non retrouvés en 2000 et 36 nouveaux).

La richesse taxonomique de la mégafaune varie de 4 (point le plus amont de l'Aulne) à 54 (à l'ouest du banc du Corbeau). Les sédiments meubles autour du centre rade (sous l'isobathe des 20 m) regroupent les plus fortes valeurs observées (Figure III-16). L'est du bassin sud (banquettes et chenaux) et du bassin nord (chenal de l'Elorn, est du banc de Keraliou) présente des valeurs globalement plus faibles. Les sites à fortes densités de crépidules peuvent présenter une richesse taxonomique importante (*e.g.* 51 pour une station présentant une densité de 3277 crépidules.m^{-2}).

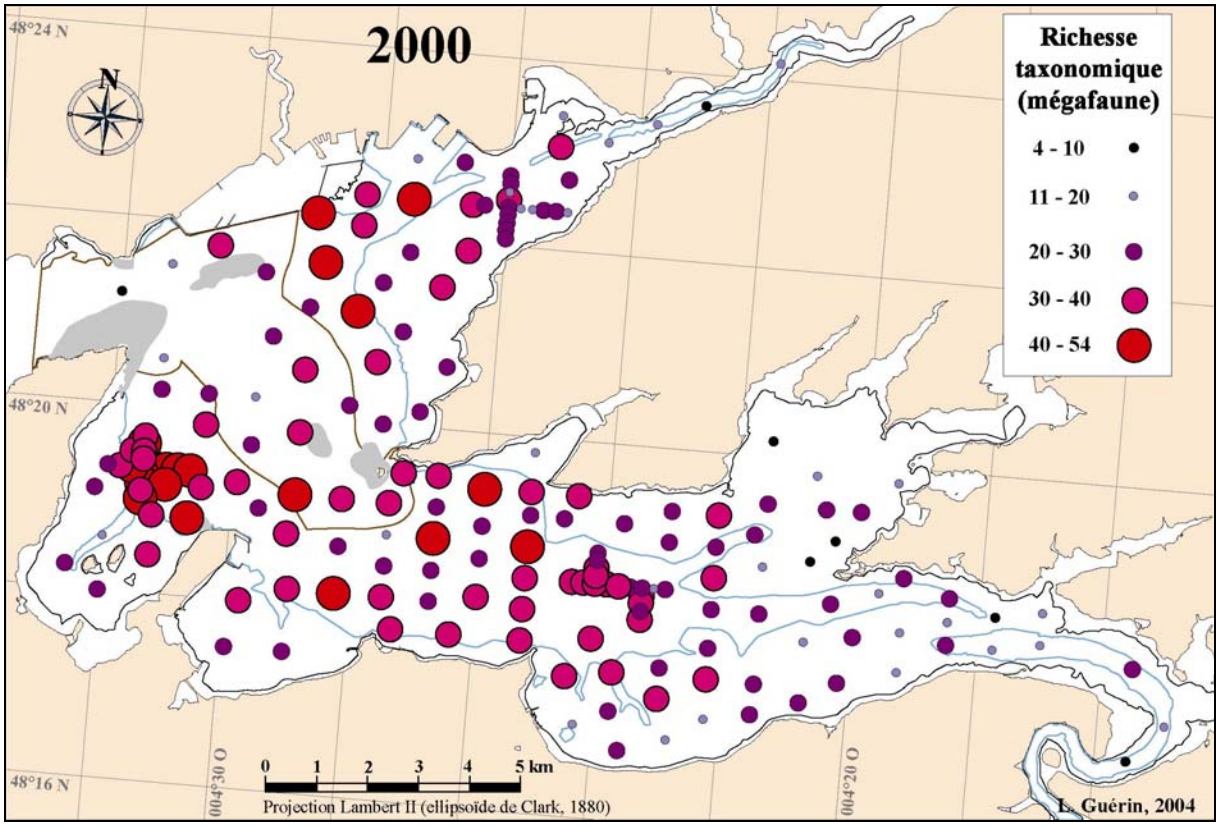


Figure III-16 : Richesse taxonomique de la mégafaune de la rade de Brest échantillonnée avec l'AQUAREVE en 2000.

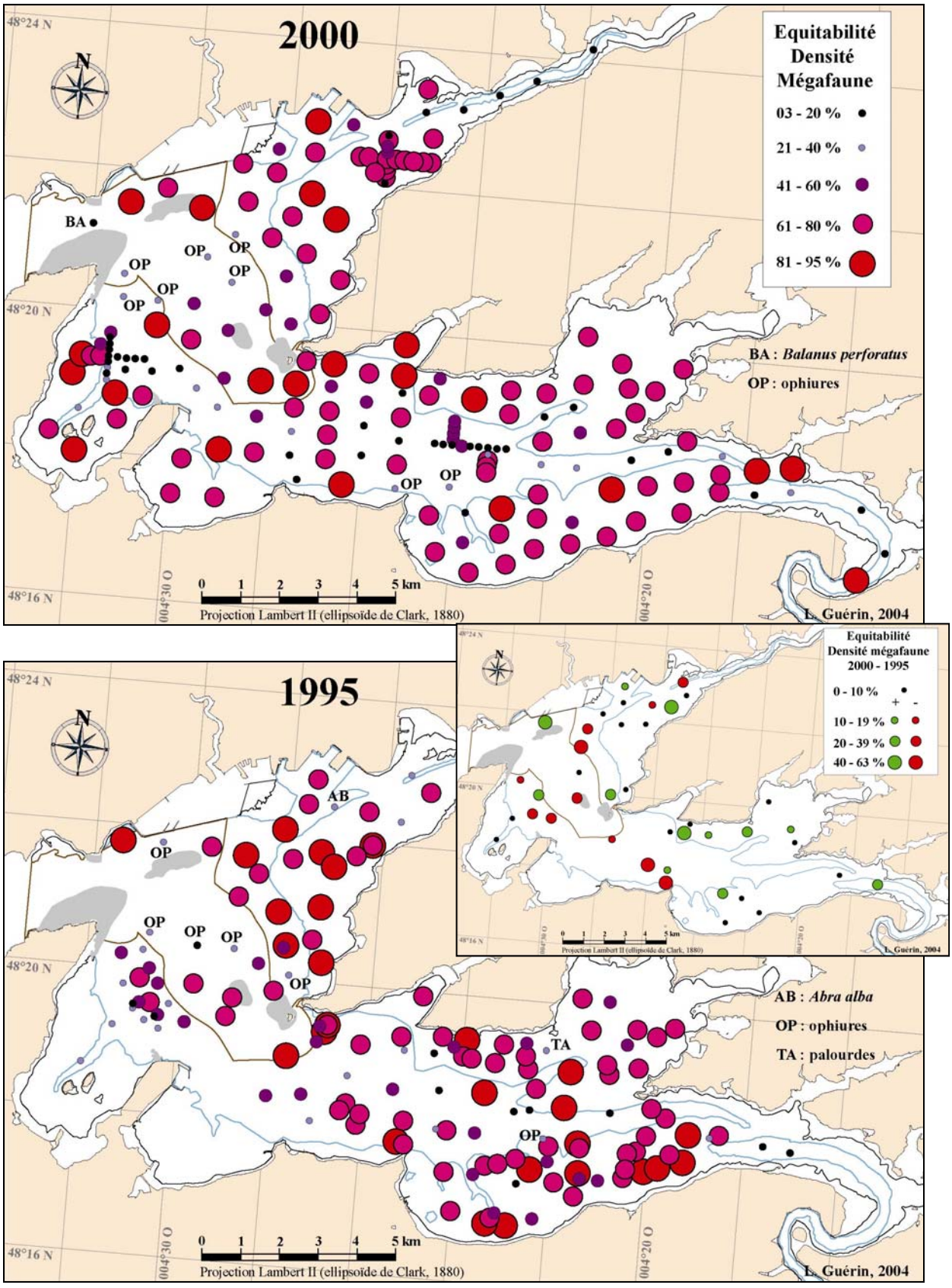


Figure III-17 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de l'équitabilité (des densités ; J ; Pielou, 1966). Le taxon dominant des stations dont le faible indice (≤ 40%) n'est pas dû à la dominance de la crépidule est indiqué en légende.

L'équitabilité en 1995 et en 2000 est globalement forte (respectivement 77 et 62% des points présentent une équitabilité supérieure à 50%) sur l'ensemble de la rade, à l'exception de certaines zones (Figure III-17) : les sites présentant de faibles valeurs (3 à 40%) sont essentiellement ceux présentant de fortes densités de crépidules (anse de Roscanvel, chenaux des rivières et du bassin sud). Seules les ophiures (*Ophiothrix fragilis* et *Ophiocomina nigra*) dans le centre rade, *Balanus perforatus* près du goulet et deux espèces de bivalves en 1995 (*Abra alba* et *Tapes* spp. ; recrutements locaux exceptionnels?) présentent des densités dont l'impact sur l'équitabilité est presque aussi fort.

La richesse taxonomique ne semble pas présenter d'évolution nette le long d'un gradient croissant de densité de crépidules en 1995 et 2000 (Figure III-18). En revanche, l'équitabilité diminue régulièrement et fortement le long de ce gradient. Cette baisse est perceptible à partir de densités de crépidules relativement faibles (15 à 63 ind.m^{-2}) et l'équitabilité est inférieure à 20% à partir de 1000 ind.m^{-2}.

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8	10	12
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255	1023	4095

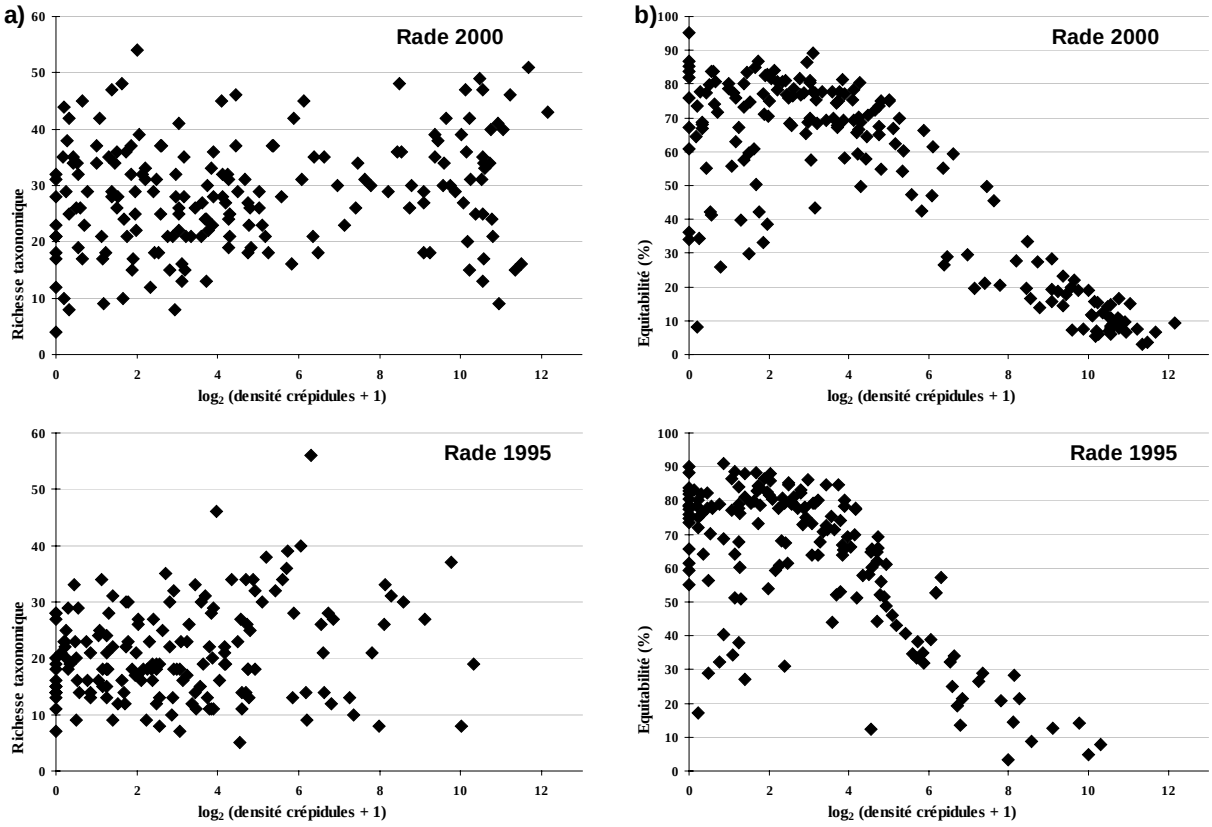


Figure III-18 : Mégafaune : Relations entre la densité de crépidules ($\log_2$ (d+1)) et la richesse taxonomique (a) ou l'équitabilité (b) en 1995 et 2000.

Les entités sédimentaires CG, GS et GV présentent une richesse taxonomique (totale et maximale) globalement plus faible que celle des autres entités (Tableau III-11). Cependant, ce résultat peut être lié à un effort d'échantillonnage moins important sur CG, GS et GV. Seules les entités CG et SA présentent des richesses taxonomiques moyennes significativement différentes (CG < SA ; KW, KS). L'indice de diversité H' de l'entité CR est significativement inférieur à ceux de toutes les autres, alors que l'entité MA possède un indice significativement supérieur à ceux du groupe CG-SA-VA (KW, KS). Les équitabilités des entités CR et MA sont significativement et respectivement inférieure et supérieure à celles des autres entités sédimentaires (KW, KS).

Tableau III-11 : Mégafaune, 2000 : Richesse taxonomique et indices de diversité par entité sédimentaire.

Entité sédimentaire	**CG**	**GS**	**GV**	**SA**	**MA**	**VA**	**CR**	**Rade**
Profondeur (carte marine)	20 à 50	5 à 30	5 à 20	0 à 30	0 à 20	0 à 30	5 à 30	0 à 50
Echantillons (réplicats)	9	9	5	30	71	37	26	152
Surface totale (m²)	61	45	23	177	342	178	107	768
Surface moyenne (m²)	6,7±2,3	5,0±1,6	4,5±1,1	5,9±2,4	4,8±1,8	4,8±1,6	4,1±1,8	5,1±2,0
Richesse taxon. totale (S)	65	80	65	129	128	125	114	172
S moyenne	25,3±8,2	26,6±4,7	25,4±3,4	34,5±7,4	25,6±8,1	29,0±11,5	30,5±12,3	27,3±9,5
(*minimale – maximale*)	*10 - 35*	*19 - 34*	*21 - 29*	*21 - 47*	*8 - 45*	*4 - 54*	*9 - 51*	*4 - 54*
Shannon-Weaver : H'	2,3±1,4	2,8±0,8	2,7±0,8	2,4±1,4	3,1±0,8	2,6±1,3	0,5±0,3	-
(*minimal – maximal*)	*0,3 – 4,2*	*1,7 – 3,9*	*1,9 – 3,8*	*0,3 – 4,3*	*0,3 – 4,5*	*0,6 – 4,3*	*0,1 – 1,0*	
Equitabilité : J (%)	50±30	58±17	58±18	47±27	67±16	56±27	10±5	-
(*minimale – maximale*)	*8 - 84*	*34 - 83*	*39 - 80*	*7 - 83*	*6 - 89*	*12 - 95*	*3 - 19*	
Densité moy. (ind.m^{-2})								
de crépidules	21±56	4,5±6,4	1,6±1,1	259±425	46±164	221±352	1778±833	76±73
(*minimale – maximale*)	*0 - 170*	*0 – 17,8*	*0,4 – 2,9*	*0 - 1462*	*0 - 1211*	*0 - 1314*	*538 - 4547*	*12 - 193*

La richesse taxonomique ne présente pas d'évolution nette le long d'un gradient croissant de densité de crépidules pour toute les entités sédimentaires considérées en 2000 (Figure III-19 et Figure III-20). Les indices de diversité (H' et J) baissent globalement le long du gradient de densité de crépidules, quelle que soit l'entité considérée (à l'exception de CG, GS et GV pour lesquelles les densités de crépidules sont faibles) ; à partir de 200 crépidules.m^{-2}, l'indice H' est inférieur à 2 et l'équitabilité inférieure à 35%. L'entité CR ne présente pas d'indice H' ni d'équitabilité respectivement supérieurs à 1 et 20%.

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255

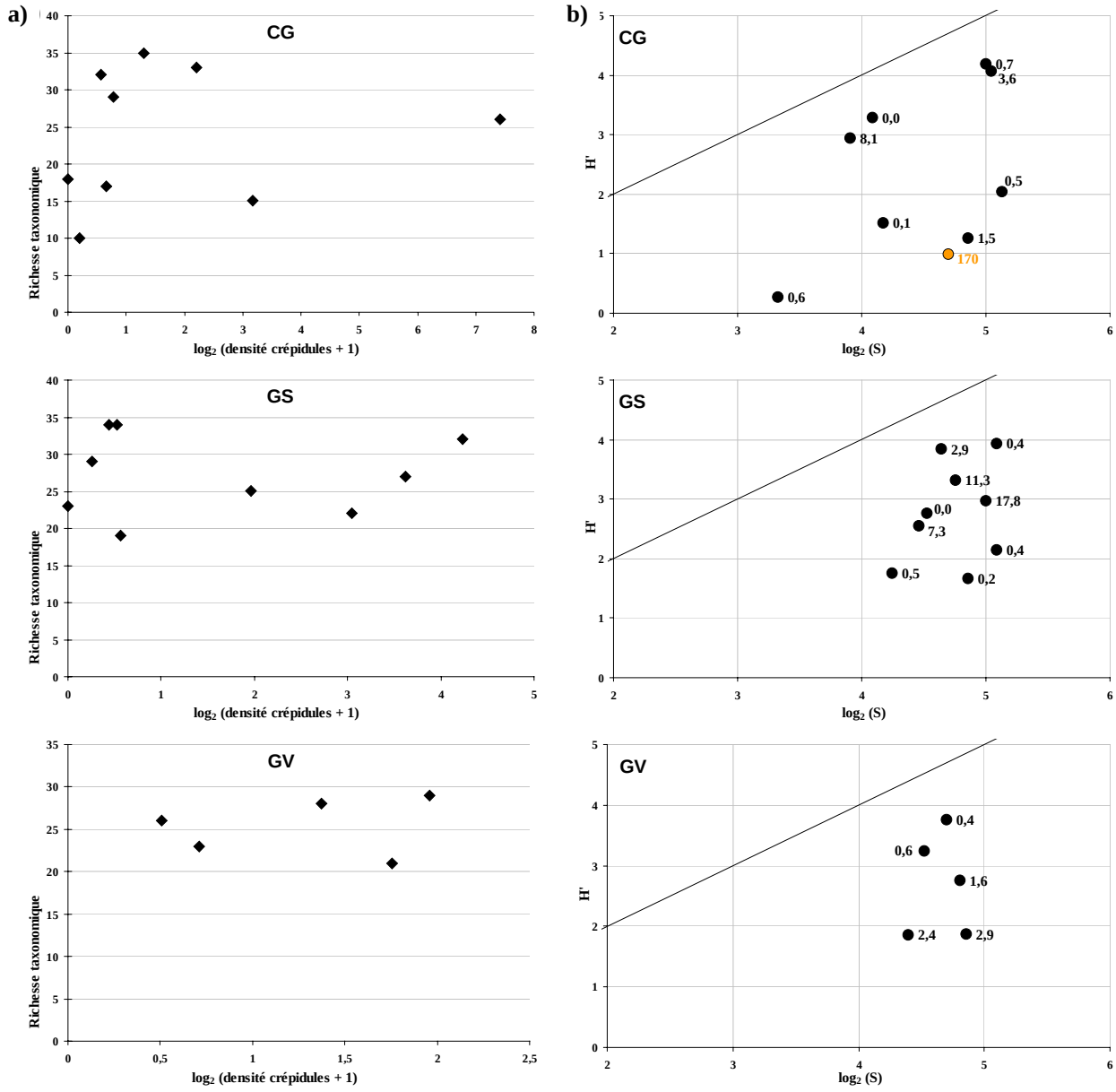


Figure III-19 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et la richesse taxonomique (a) ou le modèle *DIMO* (b) au sein des entités sédimentaires CG, GS et GV. Le point orange correspond à une densité de crépidules supérieure à 100 ind.m^{-2}

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8	10	12
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255	1023	4095

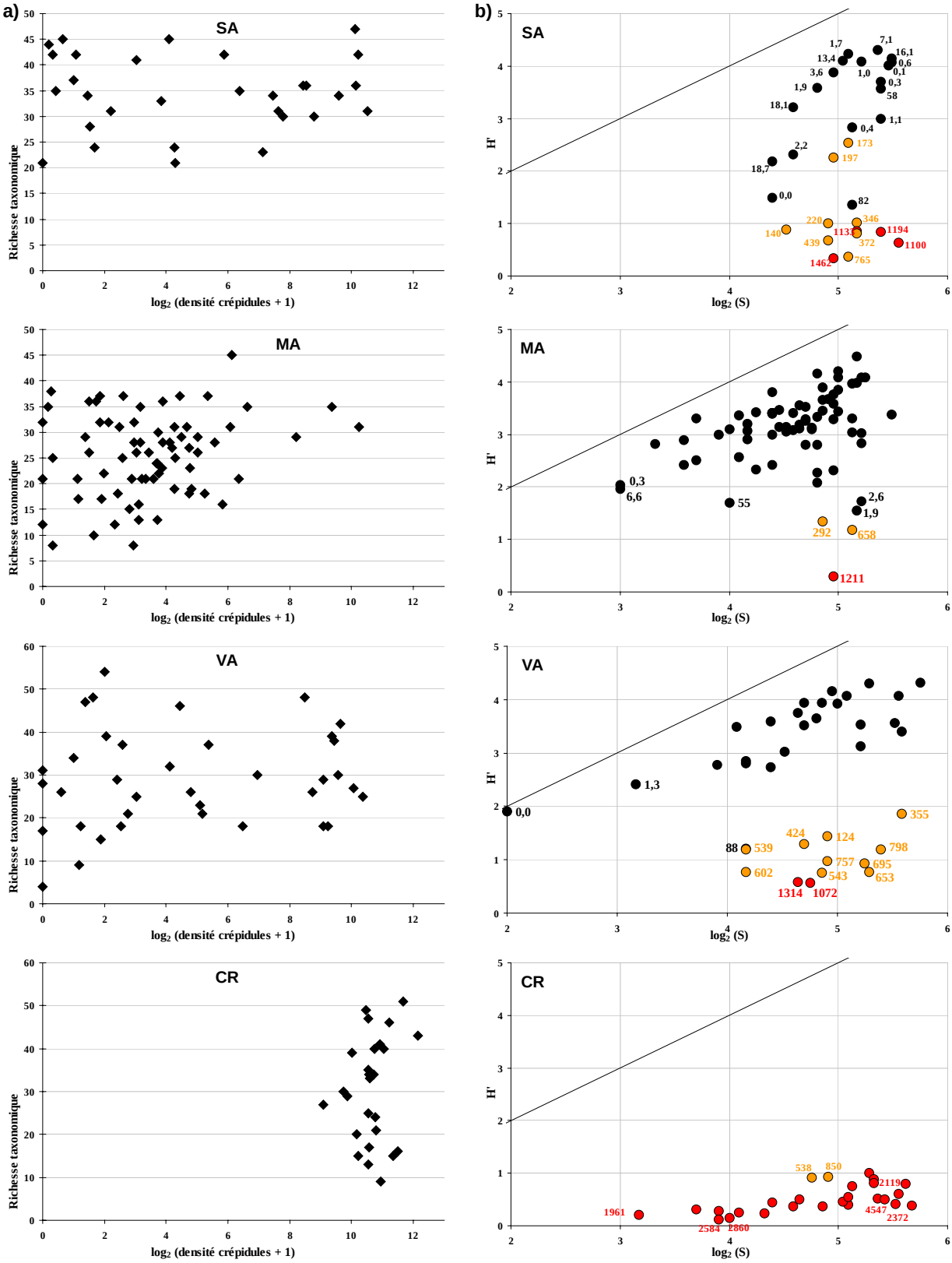


Figure III-20 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et la richesse taxonomique (a) ou le modèle *DIMO* (b) au sein des entités sédimentaires SA, MA, VA et CR. Les points oranges et rouges correspondent à des densités de crépidules respectivement supérieures à 100 et 1000 ind.m^{-2}.

III.4.2.2. Variabilité spatiale et évolution des densités et biomasses de la mégafaune benthique

Sur l'ensemble de la rade, la crépidule domine largement la mégafaune benthique par sa densité et sa biomasse (respectivement et en moyenne, 53 et 92% ; Tableau III-12). Les entités sédimentaires CG, GS et GV présentent les plus faibles densités et biomasses de crépidules (significativement équivalentes en moyenne ; KW, KS). L'entité maërl présente ensuite une densité et une biomasse moyennes significativement inférieures à celles du groupe VA-SA (KW, KS ; seule l'entité SA est significativement différente de MA pour la biomasse). L'entité CR, par définition, présente des densités et biomasses significativement supérieures aux autres entités (KW, KS). Les densités et biomasses de la mégafaune, hors crépidule, sont très variables mais ne présentent pas de différences significatives entre les entités sédimentaires (KW). L'endofaune, dont ont été exclus les bivalves à fortes biomasses individuelles (*Laevicardium crassum*, *Glycymeris glycymeris*, *Venus verrucosa* et *Pecten maximus* ; *cf.* III.4.2.5 pour ces deux dernières espèces), présente des densités et biomasses significativement plus faibles dans l'entité CG par rapport au groupe VA-MA-SA (KW, KS). Ce résultat pourrait être lié à une moins bonne pénétration de la drague dans un sédiment couvert de blocs et de cailloutis. Les densités de l'endofaune dans l'entité CR sont significativement inférieures à celles de l'entité SA, mais pas les biomasses (KW, KS).

Tableau III-12 : Mégafaune, 2000 : Densités et biomasses moyennes de la mégafaune par entité sédimentaire.

Entité sédimentaire	**CG**	**GS**	**GV**	**SA**	**MA**	**VA**	**CR**	**Rade**
Densité moy. (ind.m^{-2})								
Mégafaune hors crépidule	76±73	71±46	107±127	67±53	65±58	66±45	111±74	68±59
(*minimale – maximale*)	*12 - 193*	*14 - 148*	*29 - 328*	*10 - 238*	*7 - 334*	*2 - 189*	*28 - 308*	*2 - 334*
Endofaune	1,5±2,0	3,8±4,7	4,8±7,6	5,8±5,0	7,1±9,1	5,5±4,6	4,1±4,9	5,6±6,8
(*minimale – maximale*)	*0,1 – 7,9*	*0,2 – 18*	*0,2 - 18*	*0,6 - 19*	*0 - 54*	*0 - 16*	*0 - 19*	*0 - 54*
Crépidules	21±56	4,5±6,4	1,6±1,1	259±425	46±164	221±352	1778±833	76±73
(*minimale – maximale*)	*0 - 170*	*0 – 17,8*	*0,4 – 2,9*	*0 - 1462*	*0 - 1211*	*0 - 1314*	*538 - 4547*	*12 - 193*
Biomasse moy. (gPS.m^{-2})								
Mégafaune hors crépidule	75±68	65±63	67±62	78±72	70±43	58±30	85±61	65±49
(*minimale – maximale*)	*7,7 - 212*	*21 - 225*	*22 - 157*	*9,6 - 335*	*10 - 177*	*0,5 - 140*	*15 - 312*	*0,5 - 312*
Endofaune	1,0±1,2	2,5±3,5	3,5±5,8	5,2±7,0	8,8±17,5	4,1±4,3	2,7±2,9	5,6±11,6
(*minimale – maximale*)	*0,0 – 4,5*	*0,1 – 14*	*0,1 – 14*	*0,1 – 36*	*0 – 89*	*0 – 20*	*0 – 9,3*	*0 – 89*
Crépidules	56±161	6,9±9,3	3,8±4,0	615±816	116±300	488±747	4295±1376	716±1436
(*minimale – maximale*)	*0 - 486*	*0 - 26*	*1,8 – 11*	*0 - 2485*	*0 - 2098*	*0 - 2231*	*2912 - 7452*	*0 - 7452*

La répartition et l'évolution à 5 ans des densités et biomasses de crépidules (Figure II-7 et Figure II-8) ont été étudiées au chapitre 2. La répartition de la biomasse totale des autres espèces de la mégafaune benthique (Figure III-21) montre en 1995 et en 2000 une hétérogénéité spatiale importante, à toutes les échelles. Les stations dont la biomasse a augmenté en 2000, par rapport à 1995, sont plus nombreuses que celles dans lesquelles elle a diminué, à l'échelle de la rade. Cependant, la mégafaune regroupe de nombreuses espèces dont l'aire de répartition et l'évolution sont différentes. L'évolution de la structure taxo-trophique de la mégafaune doit être prise en compte pour affiner cette analyse.

Sur l'ensemble de la rade et au sein de chaque entité sédimentaire, la densité et la biomasse de la mégafaune benthique (hors crépidule) ne présentent pas d'évolution nette le long d'un gradient croissant de densité de crépidules en 2000 (Figure III-22 et Figure III-23). Une légère augmentation des densités et biomasses pour des densités de crépidules supérieures à 250 ind.m^{-2} est cependant perceptible sur l'ensemble de la rade (Sp significatifs : $rs=0,237$; $p<0,001$ pour les densités et $rs=0,265$; $p<0,001$ pour les biomasses). Aucune évolution n'est mise en évidence pour l'endofaune le long de ce gradient (Sp non significatif sur l'ensemble de la rade), bien que les densités et biomasses semblent globalement plus faibles pour des densités de crépidules comprises entre 70 et 250 ind.m^{-2} et équivalentes aux sites sans crépidules au-delà. Les pics de densités et biomasses d'endofaune observé à MA pour des densités de crépidules comprises entre 10 et 70 ind.m^{-2} est lié principalement à une forte abondance de tapetinés, notamment *Venerupis senegalensis* (= *Tapes pullastra*).

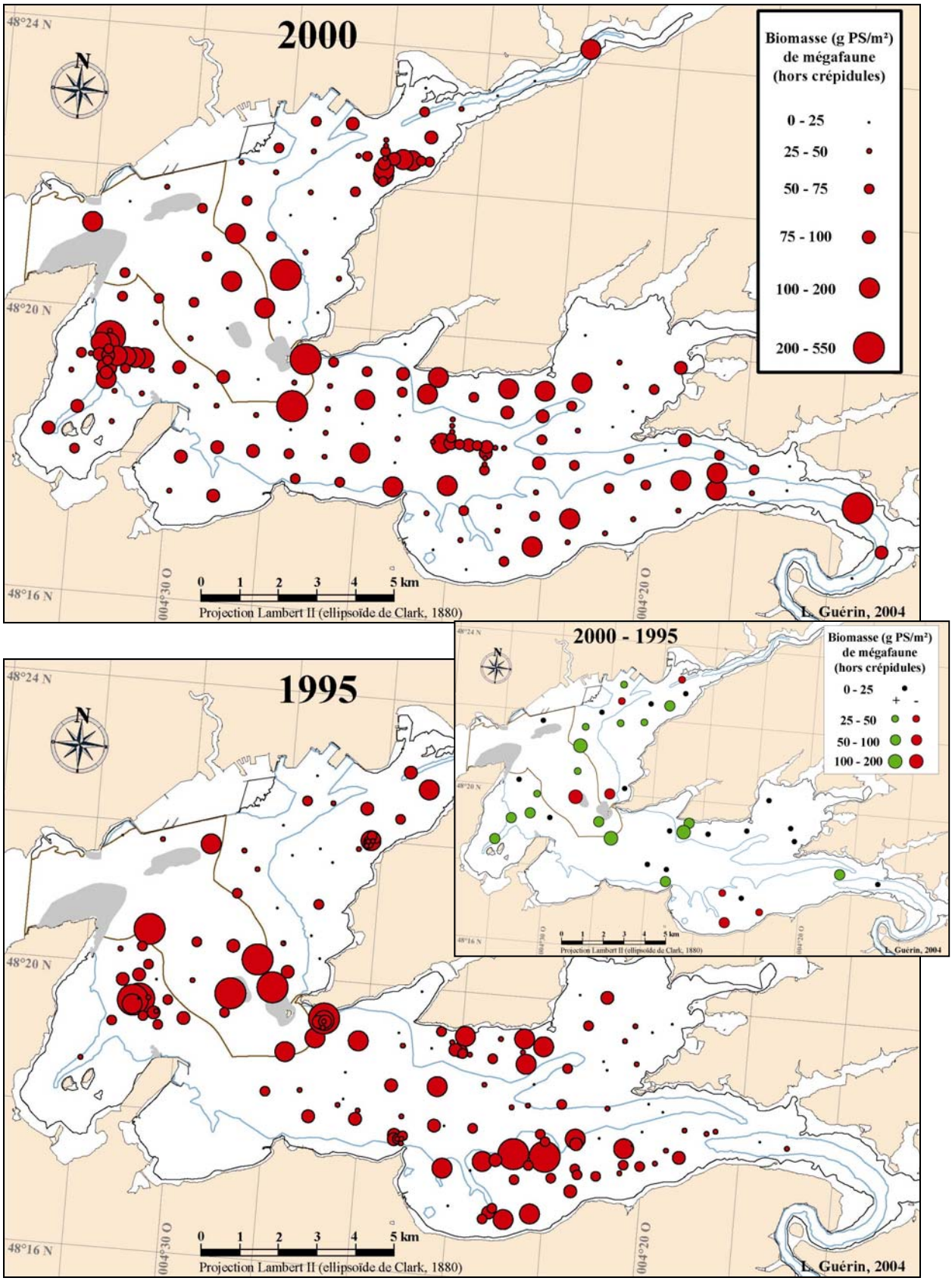


Figure III-21 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse totale (hors crépidules).

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8	10	12
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255	1023	4095

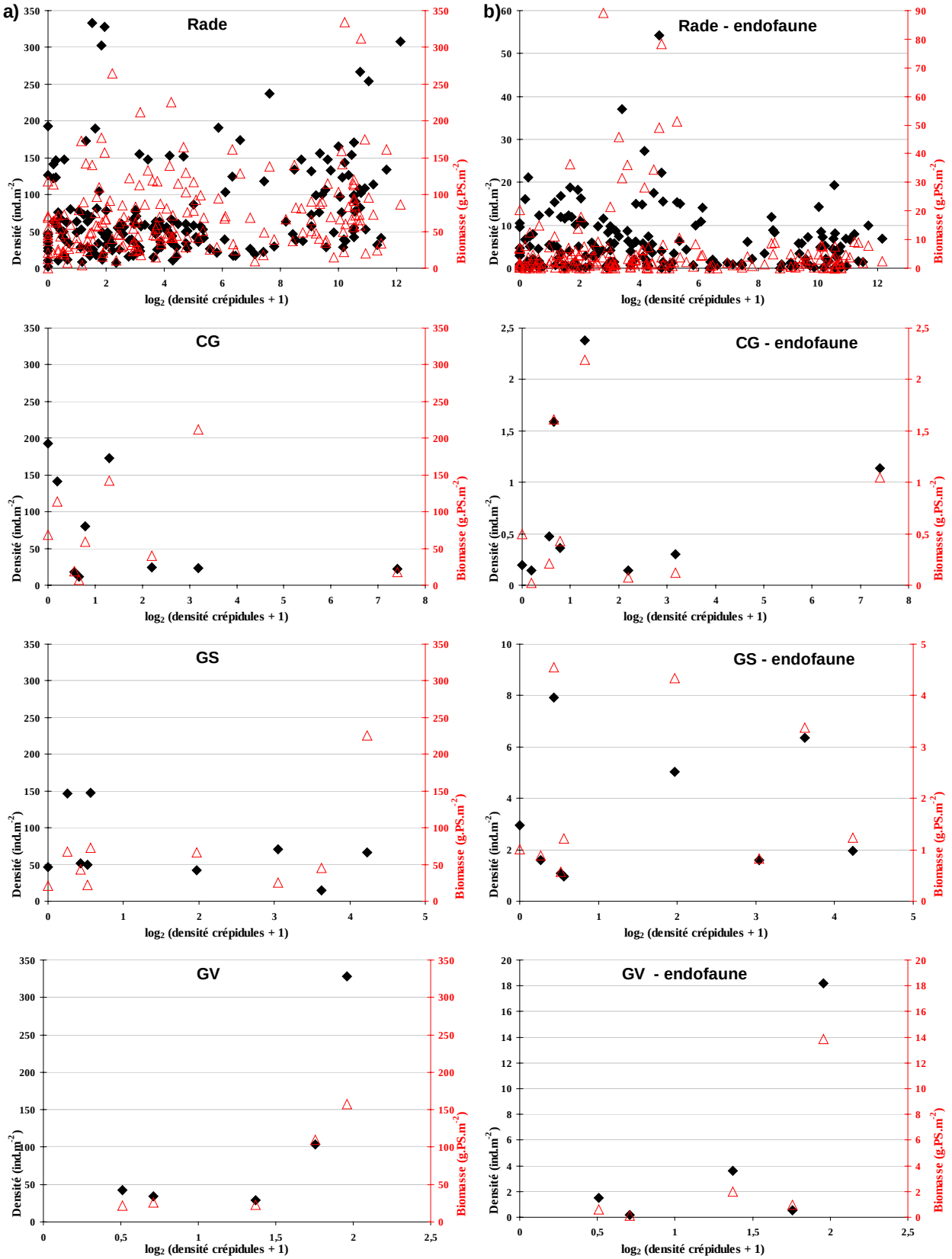


Figure III-22 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et les densités-biomasses de la mégafaune totale (a) ou de l'endofaune (b) sur l'ensemble de la rade et au sein des entités sédimentaires CG, GS et GV.

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8	10	12
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255	1023	4095

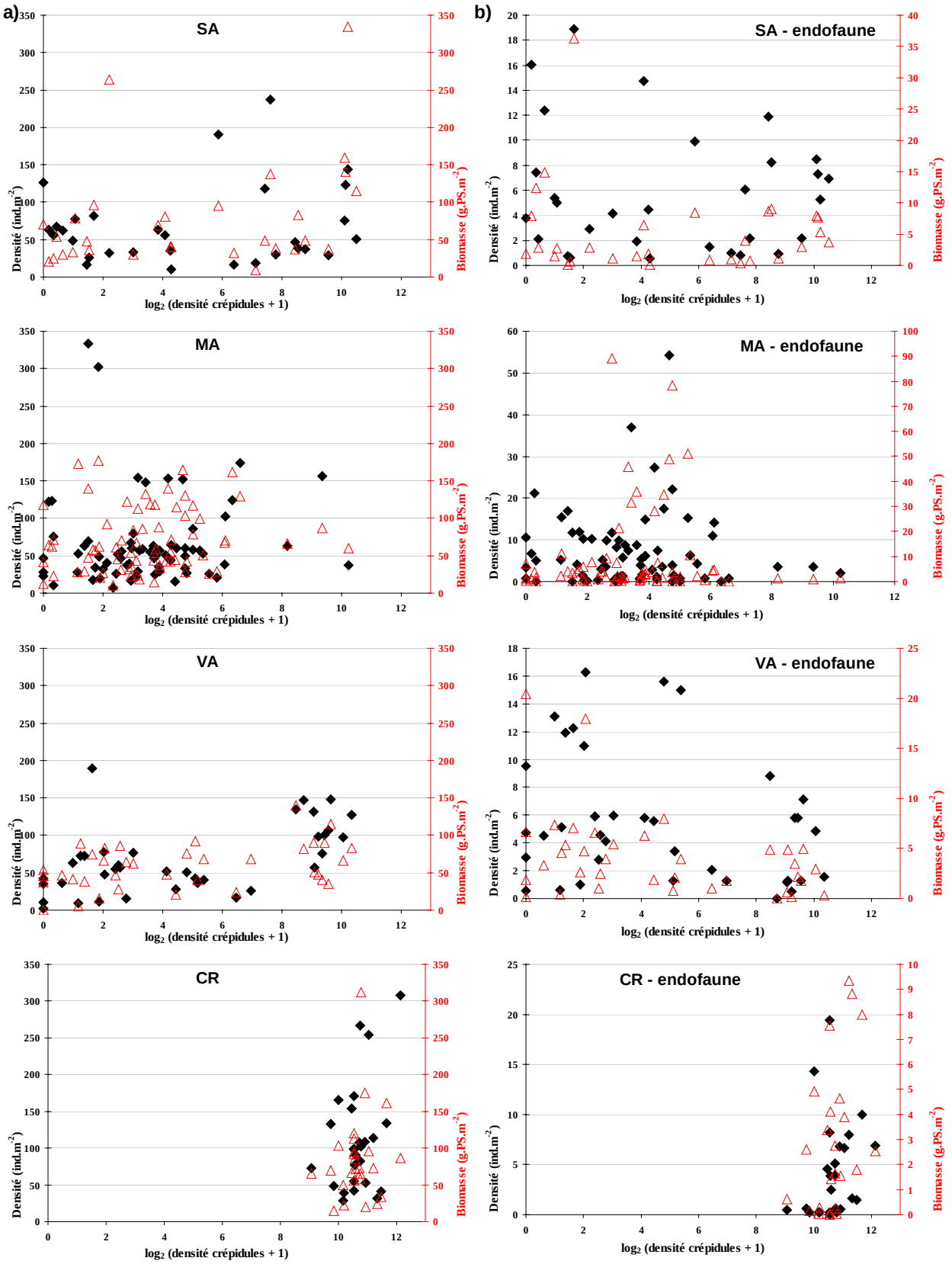


Figure III-23 : Mégafaune, 2000 : Relations entre la densité de crépidules (échelle logarithmique) et les densités-biomasses de la mégafaune totale (a) ou de l'endofaune (b) au sein des entités sédimentaires SA, MA, VA et CR.

III.4.2.3. Structures trophiques

Les suspensivores, puis les prédateurs, présentent les richesses taxonomiques les plus fortes sur l'ensemble de la rade et au sein de chaque strate sédimentaire (Tableau III-13). Les autres groupes trophiques ne sont représentés que par quelques taxons et ne contribuent à eux tous qu'à 20% de la richesse taxonomique totale de la mégafaune de la rade.

Les suspensivores dominent largement les densités et les biomasses de la mégafaune benthique à l'échelle de la rade et des entités sédimentaires (Figure III-24 et Figure III-25), grâce notamment à la forte contribution de la crépidule (à l'exception du centre rade ; Tableau III-14). Les prédateurs présentent ensuite les densités et les biomasses les plus fortes (sauf au sein des entités CG et MA). La structure trophique moyenne diffère ensuite selon l'entité sédimentaire considérée. Les structures trophiques des peuplements de mégafaune au sein des entités CG et GS sont complétées par des herbivores (*Echinus esculentus* et *Psammechinus miliaris*) et des nécrophages (paguridés, *Buccinum undatum* et *Hinia* spp.). L'entité GV se distingue des précédentes par une proportion de micro-brouteurs non-négligeable (surtout représentés par *Gibbula magus*). Les entités SA et CR présentent des structures globalement proches, avec de fortes proportions (en densités et biomasses) de nécrophages (essentiellement *Hinia reticulata*). L'entité MA se distingue par de fortes densités et biomasses de microbrouteurs (dominés par *Gibbula magus*) en proportion supérieure à celle des nécrophages (*Hinia reticulata*). L'entité VA présente une structure intermédiaire entre MA et SA-CR, avec des proportions équilibrées de prédateurs, micro-brouteurs et nécrophages (avec des taxons dominants similaires à ceux de MA-SA-CR pour chacun de ces groupes).

Tableau III-13 : Mégafaune, 2000 : Richesse taxonomique totale des groupes taxonomiques sur l'ensemble de la rade et au sein de chaque entité sédimentaire.

Strate	CG	GS	GV	SA	MA	VA	CR	Rade
Prédateurs	25	24	21	43	50	45	38	67
Nécrophages	4	3	2	4	4	4	4	4
Herbivores	2	2	2	5	5	5	6	6
Détritivores	0	1	1	1	3	2	2	3
Suspensivores	29	42	31	62	53	54	50	70
Déposivores sélectifs	0	1	2	4	3	5	5	8
Déposivores non-sélectifs	0	2	0	4	2	3	2	5
Micro-brouteurs	5	5	6	6	8	7	7	9
Total	65	80	65	129	128	125	114	172

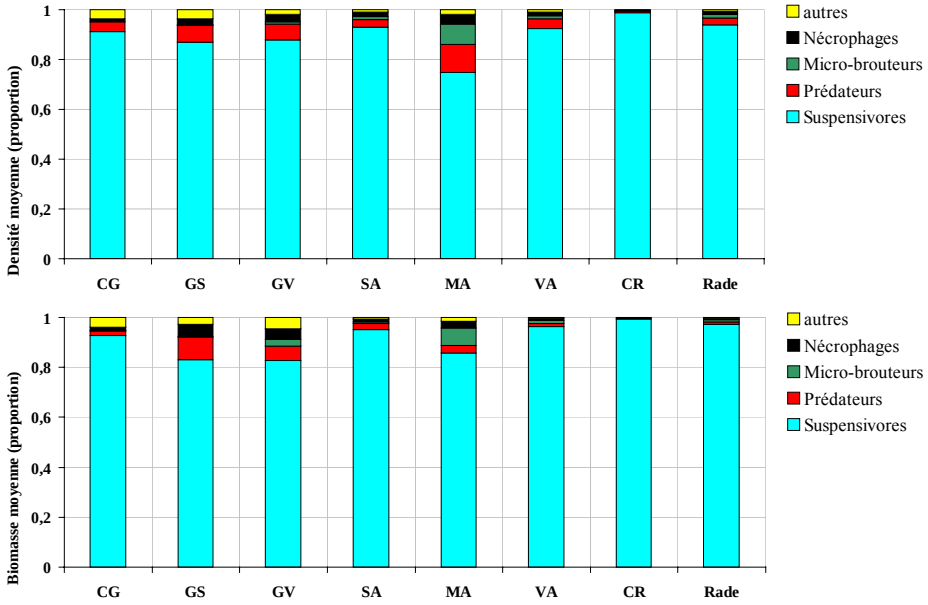


Figure III-24 : Mégafaune, 2000 : Proportions en densités et en biomasses moyennes (avec crépidules) des groupes trophiques au sein de chaque entité sédimentaire.

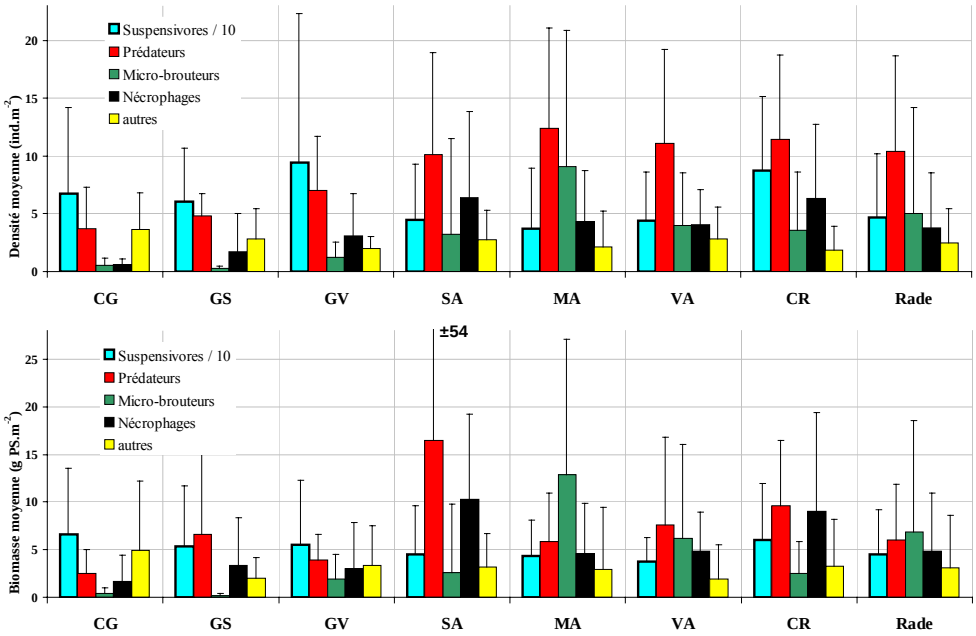


Figure III-25 : Mégafaune, 2000 : Densités et biomasses moyennes (hors crépidules) des groupes trophiques au sein de chaque entité sédimentaire. Les valeurs absolues pour les suspensivores ont été divisées par 10 pour les besoins de la représentation graphique.

Tableau III-14 : Mégafaune, 2000 : Contributions (D, en %) au sein de chaque entité sédimentaire et sur l'ensemble de la rade des densités et biomasses moyennes de crépidules aux densités et biomasses moyennes des suspensivores.

Dominance des crépidules	**CG**	**GS**	**GV**	**SA**	**MA**	**VA**	**CR**	**Rade**
Densité (%)	23,23	6,92	1,65	85,31	55,16	83,30	95,32	85,73
Biomasse (%)	45,77	11,46	6,45	93,14	72,77	92,80	98,62	91,80

La répartition en rade des biomasses des groupes trophiques principaux de la mégafaune benthique en 2000, et leur évolution depuis 1995, sont illustrées par les Figure III-26, Figure III-27, Figure III-28 et Figure III-29.

Les suspensivores (hors crépidules) sont bien représentés sur l'ensemble de la rade. Certaines zones présentent cependant des biomasses localement plus importantes. Le point en amont du chenal de l'Elorn présente une forte abondance de *Venerupis senegalensis*. Les points à fortes biomasses au sud du banc du Poulmic sont dus à *Ostrea edulis*, *Chlamys varia* et *Modiolus barbatus* et ceux de l'Aulne à ces deux dernières espèces. Ceux du banc du Capelan et de Rozegat sont essentiellement dominés par *Venus verrucosa*. Le sud de la pointe de l'Armorique présente de fortes biomasses de *Glycymeris glycymeris*, *Pecten maximus* et, dans une moindre mesure, de *Venus verrucosa*, tandis que l'ouest du banc du Corbeau est dominé par *Ophiothrix fragilis*, *Aequipecten opercularis* et *Pecten maximus*. L'anse de Roscanvel présente des biomasses de *Pecten maximus* et *Aequipecten opercularis* importantes. Les stations dont la biomasse de suspensivores a augmenté en 2000, par rapport à 1995, sont plus nombreuses que celles pour lesquelles elle a diminué, tant dans le bassin nord que dans le bassin sud.

Les prédateurs sont également bien représentés en rade, avec cependant des biomasses moins importantes que celles des suspensivores et plusieurs zones de moindre abondance. Parmi les espèces responsables des fortes biomasses, *Anemonia viridis* domine ce groupe trophique à l'est du banc de Rozegat et sur le banc du Poulmic (en 1995). *Ocenebra erinacea* présente de fortes biomasses dans le chenal séparant les bancs de Rozegat et du Bindy tandis que *Necora puber* abonde dans le chenal au sud de l'anse du Moulin Blanc. L'étoile de mer *Marthasterias glacialis* domine au sud de l'anse de l'Auberlac'h et autour du banc de Saint-Pierre. L'anse de Roscanvel est dominée par *Asterias rubens* et, dans une moindre mesure, par *Aporrhais pespelicani* et *Ocenebra erinacea*. L'évolution de 1995 à 2000 souligne une augmentation de l'ensemble des prédateurs à Roscanvel alors que *Necora puber* et *Liocarcinus arcuatus* sont devenu très abondants dans le chenal au sud de l'anse du Moulin Blanc.

Les micro-brouteurs sont essentiellement localisés sur les banquettes (maërl ou débris de maërl) du bassin sud et de l'anse de Roscanvel, ainsi qu'au nord-est du banc de Keraliou. Toutes les fortes biomasses sont dues très majoritairement à *Gibbula magus*, à l'exception du sud-ouest de la baie de Daoulas où *Gibbula cineraria* domine ce groupe trophique. Les stations pour lesquelles la biomasse de micro-brouteurs a augmenté en 2000, par rapport à 1995, sont plus nombreuses que celles pour lesquelles elle a diminué, mais il est encore une fois difficile de dégager une tendance à l'échelle de la rade.

Les biomasses de nécrophages sont surtout importantes sur les banquettes du bassin nord (*Hinia reticulata*) et dans l'anse de Roscanvel (*Buccinum undatum* et *H. reticulata*). En 1995, la baie de Daoulas et le banc du Poulmic présentaient aussi, localement, des biomasses importantes (dominées par *Hinia reticulata*). Globalement, de 1995 à 2000, les biomasses de nécrophages semblent avoir diminué à l'est du banc de Keraliou contrairement à l'ouest de ce banc. Le résultat le plus probant pour ce groupe trophique concerne l'anse de Roscanvel qui présente des biomasses de nécrophages globalement plus importantes en 2000 qu'en 1995.

Sur l'ensemble de la rade, la densité et la biomasse des suspensivores (hors crépidules) ne présentent pas d'évolution nette le long d'un gradient croissant de densité de crépidules en 2000 (Figure III-30). Ce groupe trophique semblerait toutefois présenter une légère augmentation d'abondance (Sp significatifs : $rs=0,330$; $p<0,001$ pour les densités et $rs=0,249$; $p<0,001$ pour les biomasses) à partir de 200 crépidules.m^{-2}. Aucune évolution n'est mise en évidence pour les prédateurs et les nécrophages le long de ce gradient (Sp non significatifs, sauf pour les biomasses de prédateurs : $rs=0,345$; $p<0,001$). Les densités et les biomasses maximales des micro-brouteurs ont tendance à être inférieures (Sp significatifs : $rs=0,172$; $p=0,009$ pour les densités et $rs=0,231$; $p<0,001$ pour les biomasses) à partir de 100 crépidules.m^{-2}.

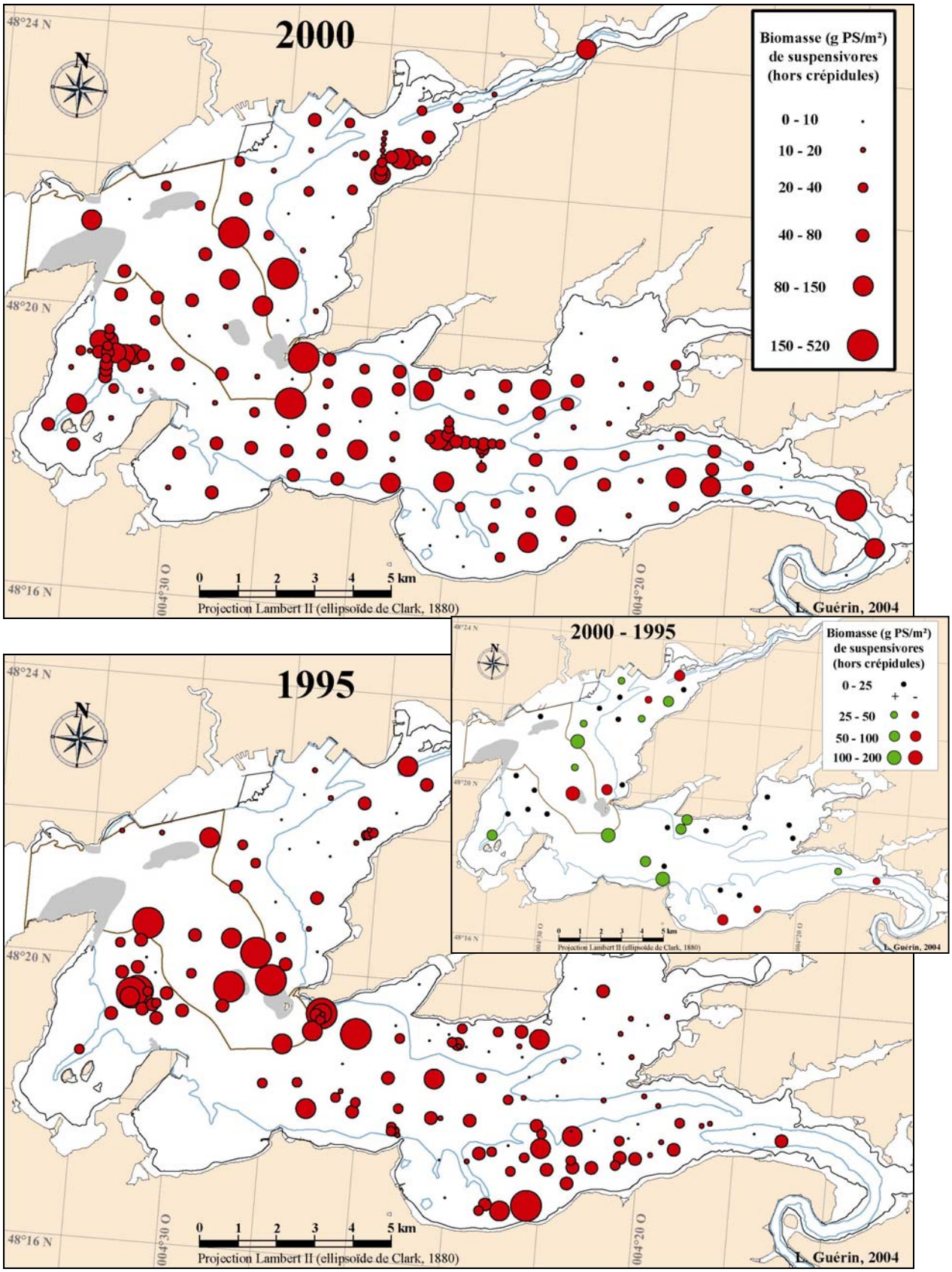


Figure III-26 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de suspensivores (hors crépidules).

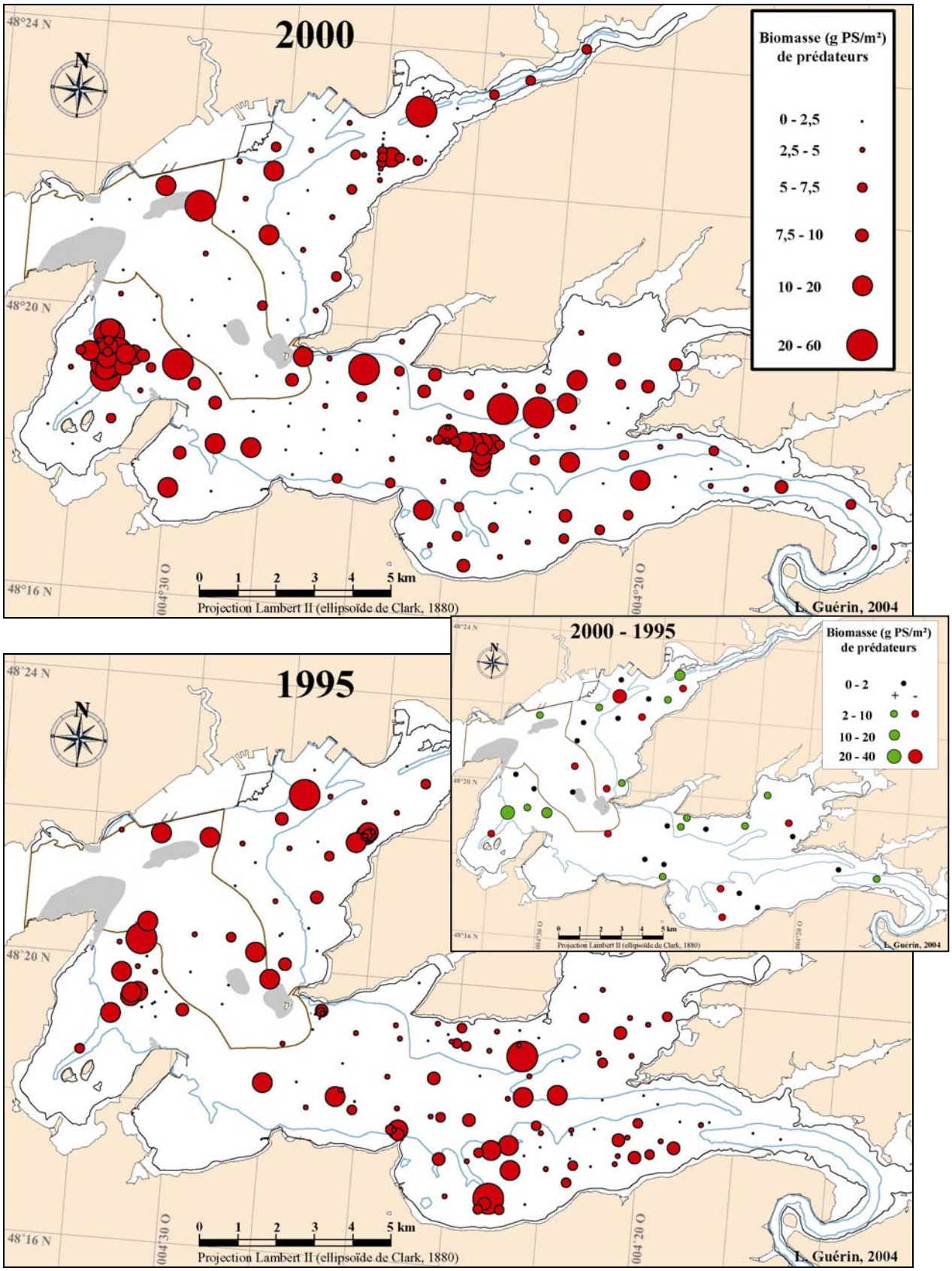


Figure III-27 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de prédateurs.

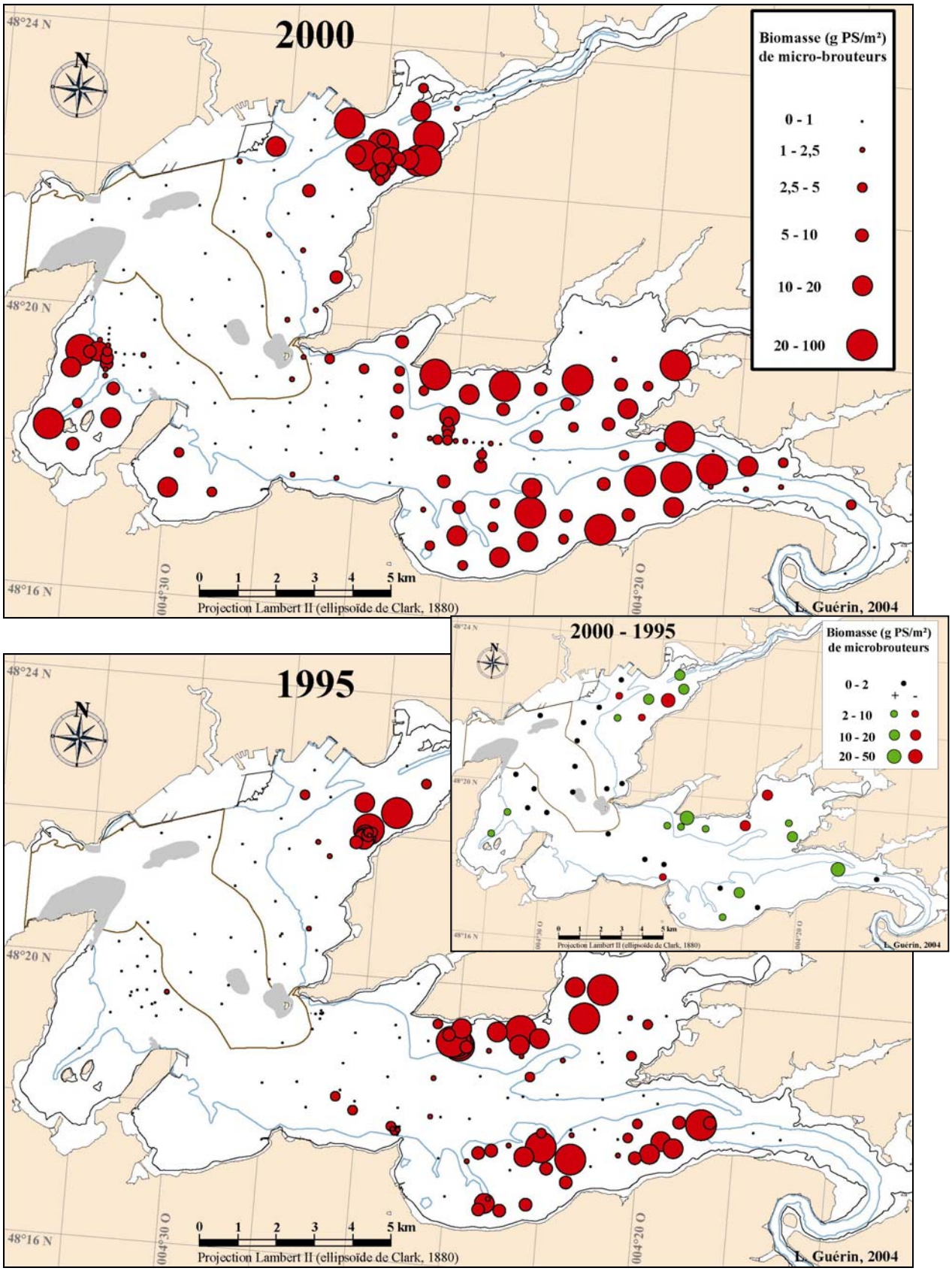


Figure III-28 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de micro-brouteurs.

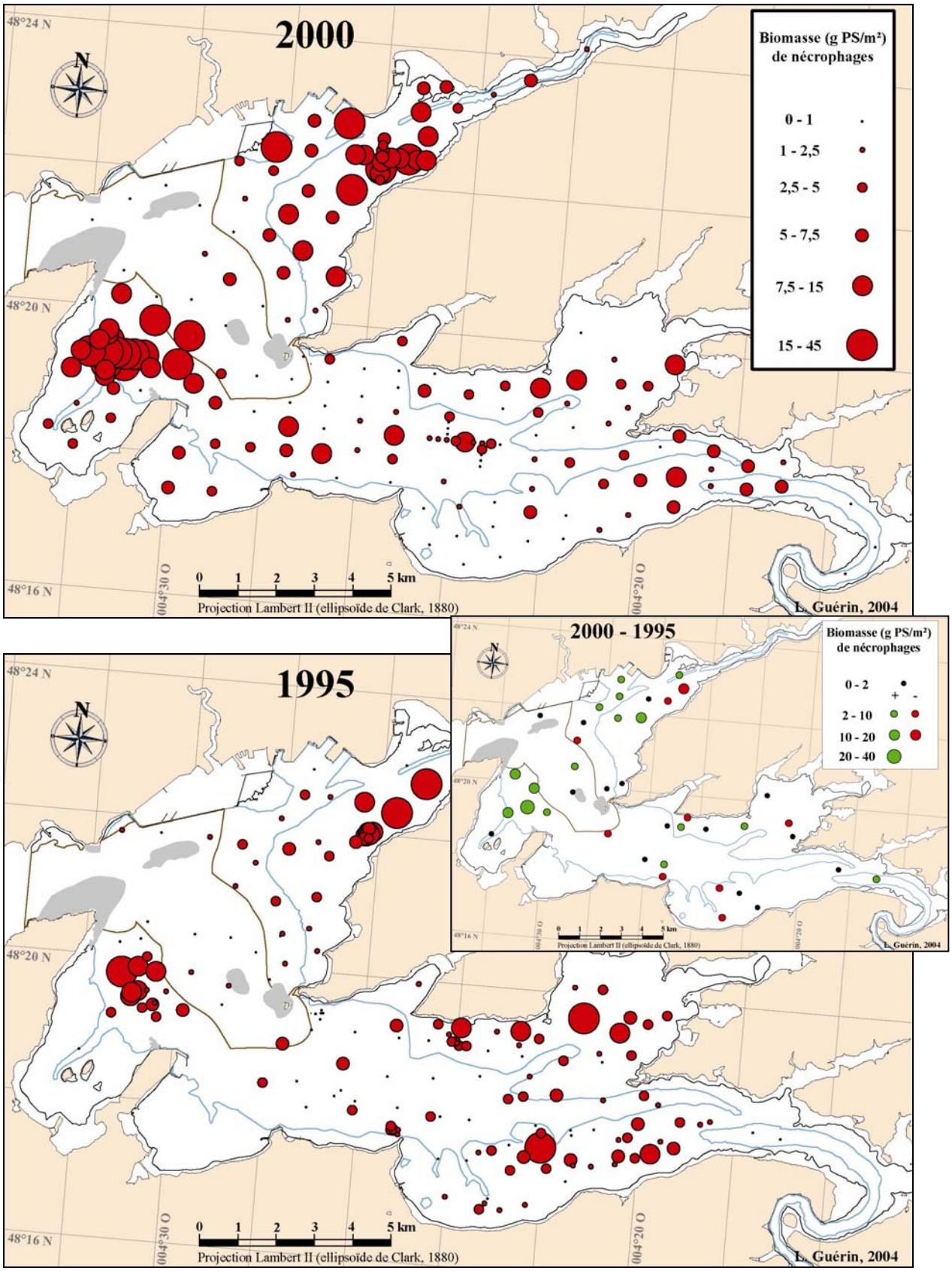


Figure III-29 : Mégafaune, 1995-2000 : Valeurs et différences inter-annuelles (stations communes) de la biomasse de nécrophages.

$\log_2$ (densité crépidules +1)	0	2	4	6	8	10	12
densité crépidules (ind.m^{-2})	0	3	15	63	255	1023	4095

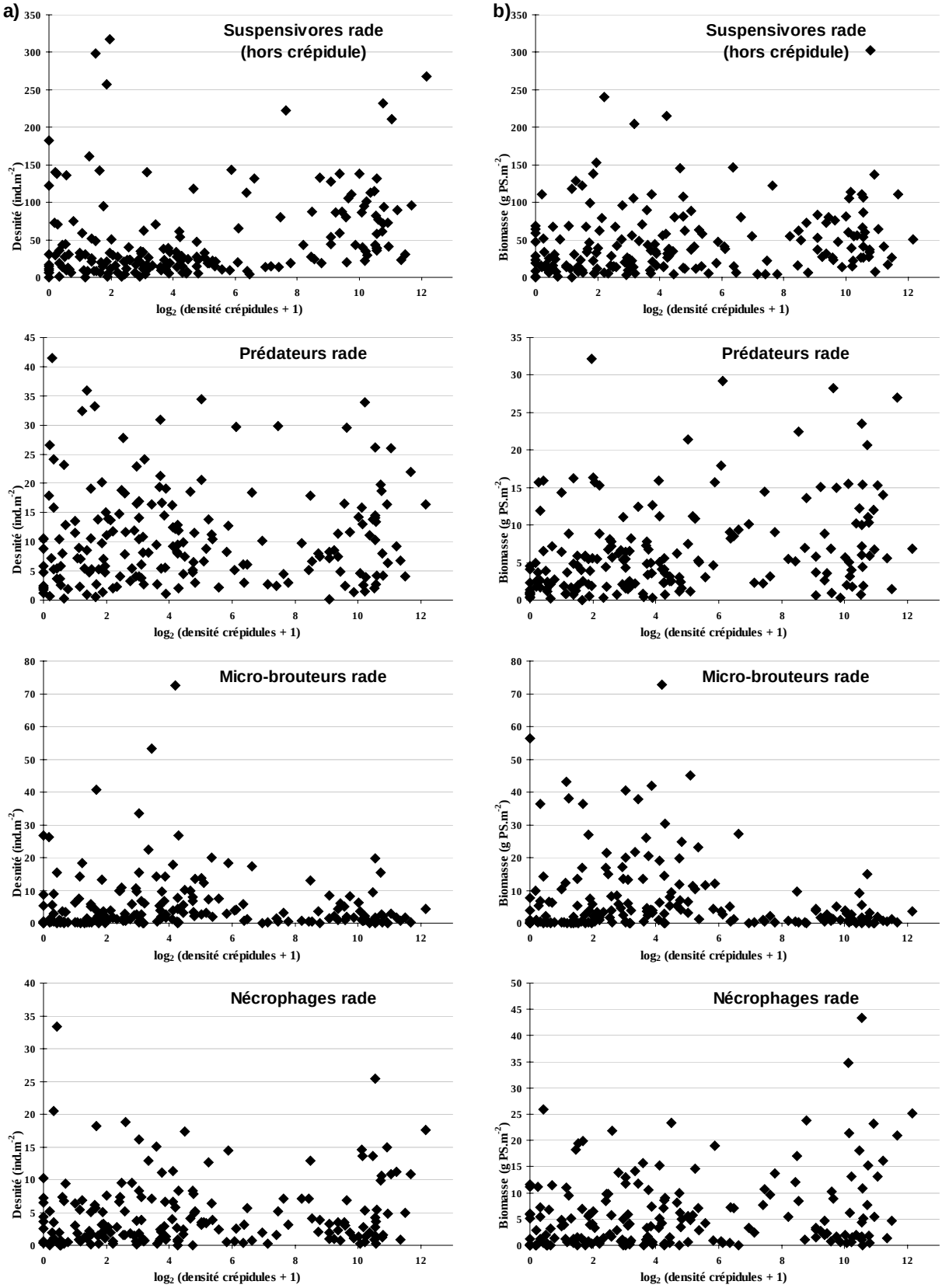


Figure III-30 : Mégafaune, 2000 : Relations entre les densités de crépidules (échelle logarithmique) et les densités (a) et les biomasses (b) des groupes trophiques sur l'ensemble de la rade

III.4.2.4. Taxons dominants

Le classement des espèces caractéristiques de chaque entité sédimentaire est présenté sur le Tableau III-15 (densités) et le Tableau III-16 (biomasses). La crépidule domine, en densité et en biomasse, la plupart des entités sédimentaires à l'exception du centre rade (CG, GS, GV ; cailloutis et graviers) caractérisé d'abord par des ophiures (*Ophiothrix fragilis* et *Ophiocomina nigra*), des pectinidés (*Aequipecten opercularis* et *Pecten maximus*) et *Marthasterias glacialis* (étoile). *Crepidula fornicata* est cependant présente dans les 10 premiers taxons dominants (en densité ou biomasse) de ces entités. L'entité MA (maërl au sens large) présente ensuite les dominances (en densité et biomasse) de crépidules les moins fortes. Ce type sédimentaire est caractérisé par *Gibbula magus* et *Tapes aureus*. Les biomasses de *Venus verrucosa* et les densités de *Styela coriacea* et *Liocarcinus arcuatus* y sont également importantes. L'entité SA (sables au sens large) est caractérisée par des taxons différents en biomasse et en densité. Les densités, hors crépidules, sont dominées par *Styela coriacea*, *Calyptraea chinensis*, *Hinia reticulata* et des ophiures (*Ophiothrix fragilis*, *Ophiocomina nigra* et *Ophiura albida*). Les biomasses sont dominées par des bivalves de grande taille (*Glycymeris glycymeris*, *Pecten maximus*, *Laevicardium crassum* et *Aequipecten opercularis*), par *Asterias rubens* et par des gastéropodes nécrophages (*Buccinum undatum*, *Hinia reticulata*). L'entité VA (sédiments envasés) présente également des dominances variables selon le paramètre considéré. Les densités de la mégafaune y sont caractérisées par l'abondance simultanée des espèces caractéristiques de l'entité SA et celles de l'entité MA (*Styela coriacea*, *Liocarcinus arcuatus*, *Calyptraea chinensis*, *Hinia reticulata* et *Gibbula magus*). Les biomasses sont également caractérisées par plusieurs espèces dominantes des entités SA et MA (*Pecten maximus*, *Gibbula magus*, *Venus verrucosa*, *Hinia reticulata*). L'entité CR (crépidules) est largement dominée par *Crepidula fornicata* (94% des densités et 98% des biomasses). Elle est caractérisée par *Styela coriacea*, *Chlamys varia* et *Hinia reticulata* ; *Anomia ephippium* et *Calyptraea chinensis* pour les densités ; *Modiolus barbatus* et *Venerupis senegalensis* pour les biomasses.

Sur l'ensemble de la rade, *Crepidula fornicata* et *Styela coriacea* sont largement répandues, à la fois en densité et en biomasse, sur toutes les entités sédimentaires. *Ophiothrix fragilis* est fréquente par ses densités dans chaque strate, tandis que *Hinia reticulata* et *Pecten maximus* le sont en terme de biomasse. Deux autres pectinidés sont bien représentés en biomasse sur la rade : *Aequipecten opercularis* et *Chlamys varia* (plutôt sur les sédiments envasés : MA, VA et CR pour ce dernier).

Tableau III-15 : Mégafaune, 2000 : Taxons caractéristiques (en **densité**) des peuplements au sein de chaque entité sédimentaire.
Le classement est établi par ordre décroissant de DxP ; la dominance (en %) de chaque espèce est mentionnée à droite.

Rang (DxP)	CG	(D)	GS	(D)	GV	(D)	SA	(D)	MA	(D)	VA	(D)	CR	(D)
1	*Ophiocomina nigra*	30,55	*Ophiocomina nigra*	25,65	*Ophiothrix fragilis*	50,19	***Crepidula fornicata***	**78,55**	***Crepidula fornicata***	**38,27**	***Crepidula fornicata***	**76,19**	***Crepidula fornicata***	**94,17**
2	*Balanus perforatus*	17,62	*Ophiothrix fragilis*	28,74	*Ophiocomina nigra*	11,67	*Styela coriacea*	3,33	*Gibbula magus*	6,32	*Styela coriacea*	7,26	*Styela coriacea*	2,29
3	*Ophiothrix fragilis*	20,69	*Aequipecten opercularis*	5,45	*Styela coriacea*	7,46	*Calyptraea chinensis*	2,02	*Tapes aureus*	2,76	*Liocarcinus arcuatus*	1,00	*Anomia ephippium*	0,75
4	***Crepidula fornicata***	**15,06**	*Molgula* spp.	2,33	*Liocarcinus arcuatus*	4,45	*Ophiura albida*	0,97	*Liocarcinus arcuatus*	4,15	*Calyptraea chinensis*	1,56	*Semibalanus balanoides*	0,14
5	*Psammechinus miliaris*	3,31	*Styela coriacea*	6,00	*Hinia reticulata*	3,16	*Hinia reticulata*	1,72	*Styela coriacea*	5,80	*Hinia reticulata*	1,03	*Chlamys varia*	0,24
6	*Aequipecten opercularis*	1,67	*Psammechinus miliaris*	3,40	*Calyptraea chinensis*	1,87	*Ophiothrix fragilis*	1,15	*Galathea* spp.	3,11	*Gibbula magus*	0,88	*Hinia reticulata*	0,24
7	*Ocenebra erinacea*	0,93	***Crepidula fornicata***	**5,36**	*Caridea* spp.	0,86	*Aequipecten opercularis*	0,91	*Ophiothrix fragilis*	8,67	*Ophiothrix fragilis*	1,52	*Calyptraea chinensis*	0,40
8	*Calyptraea chinensis*	1,47	*Phallusia mammillata*	3,49	*Ascidiella* spp.	1,72	*Eurynome* spp.	0,90	*Venus verrucosa*	1,48	*Acanthochitona* spp.	0,36	*Pisidia longicornis*	0,11
9	*Pilumnus hirtellus*	0,64	*Eurynome* spp.	2,14	*Galathea* spp.	1,72	*Ophiocomina nigra*	1,34	*Anemonia viridis*	0,94	*Molgula* spp.	0,51	*Eurynome* spp.	0,16
10	*Pisidia longicornis*	0,55	*Calyptraea chinensis*	2,20	***Crepidula fornicata***	**1,53**	*Gibbula magus*	0,96	*Hinia reticulata*	2,79	*Chlamys varia*	0,37	*Liocarcinus arcuatus*	0,08
11	*Asterias rubens*	0,36	*Venerupis rhomboides*	1,04	*Semibalanus balanoides*	0,72	*Psammechinus miliaris*	0,81	*Acanthochitona* spp.	1,41	*Ascidiella* spp.	0,50	*Modiolus barbatus*	0,06
12	*Clausinella fasciata*	0,45	*Anomia ephippium*	1,38	*Venerupis rhomboides*	1,39	*Molgula* spp.	0,38	*Gibbula cineraria*	1,04	*Galathea* spp.	0,32	*Ocenebra erinacea*	0,08
13	*Alcyonium digitatum*	0,22	*Clausinella fasciata*	0,95	*Paguridae* spp.	0,86	*Chamelea gallina*	0,31	*Venerupis senegalensis*	0,81	*Aporrhais pespelecani*	0,23	*Acanthochitona* spp.	0,06
14	*Eurynome* spp.	0,62	*Plagiocardium papillosum*	0,73	*Lyonsia norwegica*	0,86	*Anomia ephippium*	0,47	*Hesione pantherina*	0,24	*Nucula nucleus*	0,29	*Venerupis senegalensis*	0,03
15	*Calliostoma zizyphinum*	0,33	*Alentia gelatinosa*	0,15	*Psammechinus miliaris*	1,00	*Paguridae* spp.	0,57	*Calyptraea chinensis*	1,98	*Eurynome* spp.	0,55	*Aequipecten opercularis*	0,10
Total		**94,47**		**89,01**		**89,47**		**94,39**		**79,78**		**92,55**		**98,90**

Tableau III-16 : Mégafaune, 2000 : Taxons caractéristiques (en **biomasse**) des peuplements au sein de chaque entité sédimentaire.
Le classement est établi par ordre décroissant de DxP ; la dominance est indiquée (en %).

Rang (DxP)	CG	(D)	GS	(D)	GV	(D)	SA	(D)	MA	(D)	VA	(D)	CR	(D)
1	***Crepidula fornicata***	**35,03**	*Aequipecten opercularis*	28,60	*Ophiothrix fragilis*	41,00	***Crepidula fornicata***	**88,13**	***Crepidula fornicata***	**59,98**	***Crepidula fornicata***	**89,02**	***Crepidula fornicata***	**98,05**
2	*Balanus perforatus*	11,33	*Marthasterias glacialis*	6,72	*Pecten maximus*	8,47	*Glycymeris glycymeris*	1,96	*Venus verrucosa*	8,36	*Pecten maximus*	1,53	*Chlamys varia*	0,33
3	*Ophiocomina nigra*	7,99	*Ophiothrix fragilis*	15,18	*Aequipecten opercularis*	7,50	*Pecten maximus*	1,87	*Gibbula magus*	7,15	*Aporrhais pespelecani*	0,57	*Styela coriacea*	0,22
4	*Glycymeris glycymeris*	6,83	*Ophiocomina nigra*	7,12	***Crepidula fornicata***	**5,50**	*Asterias rubens*	1,36	*Tapes aureus*	2,08	*Gibbula magus*	0,92	*Modiolus barbatus*	0,13
5	*Ophiothrix fragilis*	10,09	*Pecten maximus*	9,73	*Hinia reticulata*	6,16	*Buccinum undatum*	0,76	*Venerupis senegalensis*	1,87	*Venus verrucosa*	0,92	*Hinia reticulata*	0,17
6	*Pecten maximus*	9,44	***Crepidula fornicata***	**9,14**	*Ophiocomina nigra*	4,10	*Laevicardium crassum*	0,34	*Paracentrotus lividus*	1,12	*Hinia reticulata*	0,76	*Venerupis senegalensis*	0,07
7	*Aequipecten opercularis*	7,54	*Glycymeris glycymeris*	2,52	*Echinus esculentus*	3,20	*Hinia reticulata*	0,88	*Hinia reticulata*	2,54	*Chlamys varia*	0,67	*Glycymeris glycymeris*	0,13
8	*Echinus esculentus*	2,55	*Molgula* spp.	1,69	*Gibbula magus*	2,88	*Aequipecten opercularis*	0,70	*Liocarcinus arcuatus*	1,20	*Styela coriacea*	1,08	*Ostrea edulis*	0,03
9	*Psammechinus miliaris*	2,19	*Psammechinus miliaris*	1,79	*Styela coriacea*	2,58	*Cancer pagurus*	0,09	*Chlamys varia*	1,02	*Acanthocardia tuberculata*	0,20	*Pecten maximus*	0,15
10	*Porifera* spp.	1,49	*Buccinum undatum*	2,68	*Liocarcinus arcuatus*	3,11	*Atelecyclus rotundatus*	0,06	*Ostrea edulis*	1,10	*Ostrea edulis*	0,50	*Ocenebra erinacea*	0,08
11	*Buccinum undatum*	1,32	*Clausinella fasciata*	1,20	*Porifera* spp.	2,70	*Gibbula magus*	0,38	*Modiolus barbatus*	0,66	*Porifera* spp.	0,46	*Aporrhais pespelecani*	0,05
12	*Ocenebra erinacea*	0,82	*Echinus esculentus*	2,01	*Psammechinus miliaris*	1,54	*Aporrhais pespelecani*	0,17	*Anemonia viridis*	0,38	*Liocarcinus arcuatus*	0,18	*Aequipecten opercularis*	0,08
13	*Asterias rubens*	0,55	*Styela coriacea*	1,71	*Venerupis rhomboides*	1,56	*Styela coriacea*	0,29	*Ophiothrix fragilis*	2,14	*Aequipecten opercularis*	0,35	*Venus verrucosa*	0,06
14	*Clausinella fasciata*	0,53	*Anseropoda placenta*	0,70	*Chaetopterus variopedatus*	0,47	*Maja squinado*	0,05	*Pecten maximus*	2,57	*Ophiothrix fragilis*	0,29	*Buccinum undatum*	0,04
15	*Marthasterias glacialis*	0,39	*Hinia reticulata*	1,99	*Pisa tetraodon*	0,22	*Psammechinus miliaris*	0,28	*Styela coriacea*	0,90	*Modiolus barbatus*	0,12	*Sphaerechinus granularis*	0,01
Total		**98,1**		**92,8**		**91,0**		**97,3**		**93,1**		**97,5**		**99,6**

III.4.2.5. Répartition géographique d'espèces remarquables de la mégafaune benthique et interactions biotiques avec la crépidule.

III.4.2.5.1. Pecten maximus (coquille Saint-Jacques)

La coquille Saint-Jacques est essentiellement répartie en 2000 sous l'isobathe des 10 mètres à l'ouest d'une ligne Pen ar Vir - Tinduff, à l'exception du bassin nord et d'une partie du centre rade (Figure III-31). Il faut noter cependant que cette espèce a été observée (en plongée) sur les banquettes du bassin sud (une zone de semis existe à l'ouest du banc de Rozegat). La surdispersion de *Pecten maximus* et le colmatage rapide de la drague AQUAREVE sur les bancs de maërl pourraient induire une sous-estimation des densités de cette espèce sur ces zones. Les plus fortes densités (0,4 à 2,1 ind.m^{-2}) sont situées au nord de l'anse de Roscanvel (avec un stock exploitable important), à l'ouest du banc du Corbeau (dans la zone banc de Saint-Pierre - pointe d'Armorique - entrée du port, avec un stock exploitable au sud) et dans l'ouest du bassin sud (dans la zone pointe d'Armorique - Rozegat - Pen ar Vir - Lanvéoc, avec un stock exploitable au centre). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités GV et SA (respectivement 0,38± 0,42 ind.m^{-2} et 0,32 ± 0,46 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités MA et CR (respectivement 0,08 ± 0,20 ind.m^{-2} et 0,12 ± 0,21 ind.m^{-2}). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités totales de *P. maximus* et celles de *Crepidula fornicata*.

La répartition du recrutement 2000 de *Pecten maximus* correspond globalement aux zones à fortes densités totales citées précédemment, soit le nord de l'anse de Roscanvel, le nord de la zone à l'ouest du banc du Corbeau, et le pourtour de la zone à l'ouest du bassin sud (Figure III-32). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-stations mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes de coquilles de classe 0 sont trouvées sur les entités GV et SA (respectivement 0,22 ± 0,37 ind.m^{-2} et 0,15 ± 0,29 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités MA et CR (respectivement 0,04± 0,13 ind.m^{-2} et 0,04 ± 0,13 ind.m^{-2}). Comme pour l'ensemble des classes d'âge de *P. maximus*, aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités des classes 0 et celles de *Crepidula fornicata*. Il est remarquable que les densités totales et les densités de classes 0 de *P. maximus* puissent être significativement importantes (respectivement 0,2 à 1,0 ind.m^{-2} et 0,2 à 0,5 ind.m^{-2}) sur des sites à fortes densités de crépidules (> 1000 crépidules.m^{-2}).

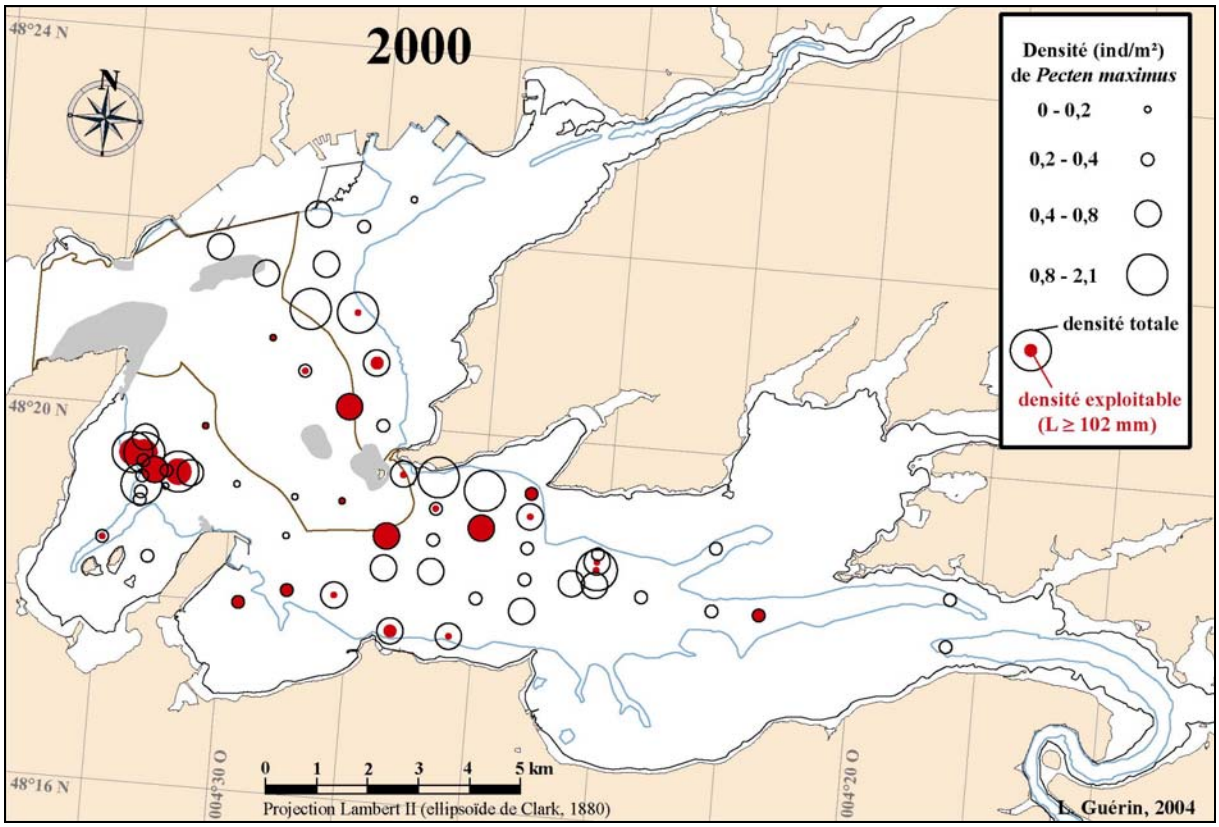


Figure III-31 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de largeur supérieure ou égale à 102 mm) de *Pecten maximus* (coquille Saint-Jacques).

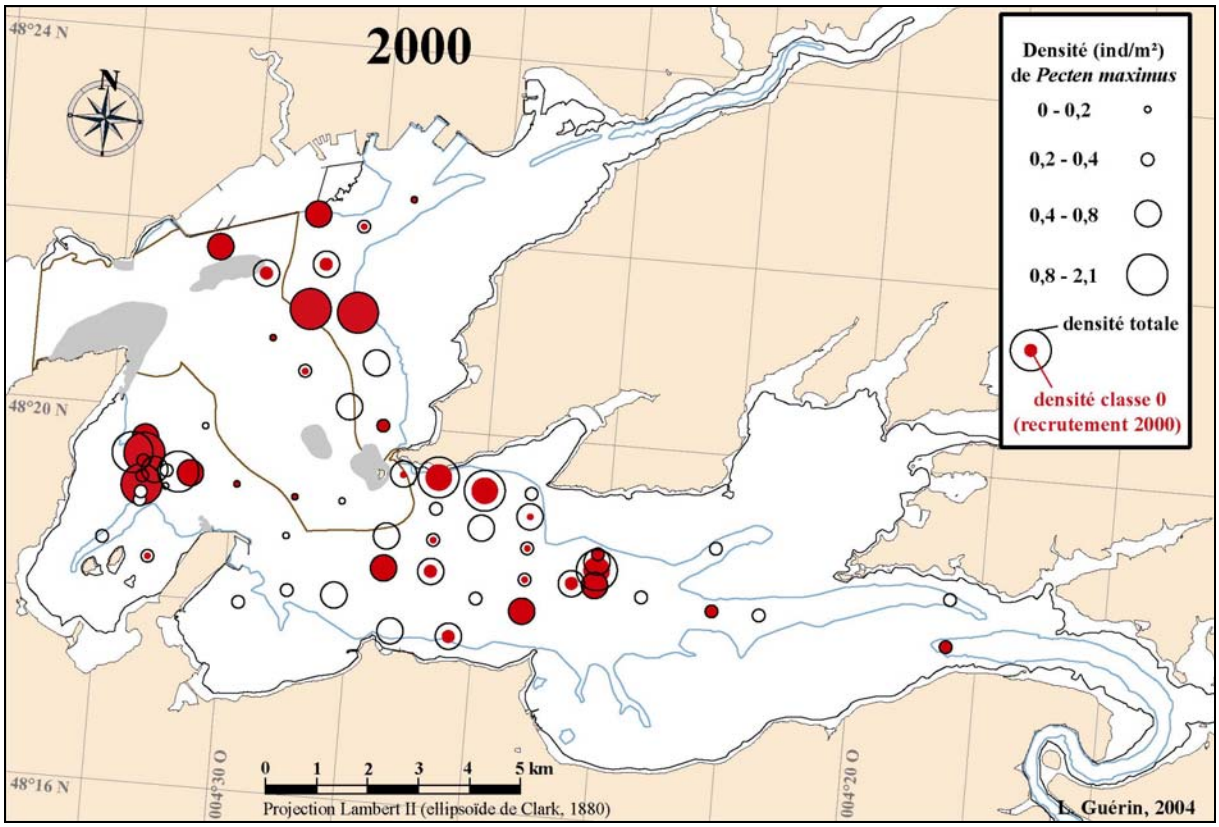


Figure III-32 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités de la classe d'âge 0 (recrutement fin octobre 2000) de *Pecten maximus* (coquille Saint-Jacques).

La fréquence de chaque classe d'âge (Figure III-33a), parmi tous les individus échantillonnés en rade en 2000, montre un recrutement important cette année-là (52,2% dont 3,8% de semis). Les coquilles nées en 1998 et 1997 (classes 2 et 3) sont ensuite les classes d'âges les plus représentées (respectivement 11,9 et 12,6%, hors semis). En 2000, 24% des coquilles étaient de taille exploitable (largeur droite supérieure ou égale à 102 mm). Les coquilles semées ne représentaient que 9% des individus échantillonnés sur l'ensemble de la rade. La distribution des tailles (hauteur totale) des coquilles issues du recrutement 2000 en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion (Figure III-33b). La corrélation est cependant significative (Sp : rs = -0,50 ; p<0,001) et pourrait signifier une taille globalement plus faible des juvéniles de *Pecten maximus* avec l'augmentation des densités de crépidules. Les tailles maximale (42 mm) et minimale (16 mm) correspondent respectivement à des densités de crépidules de 13,3 et 1720 ind.m^{-2}.

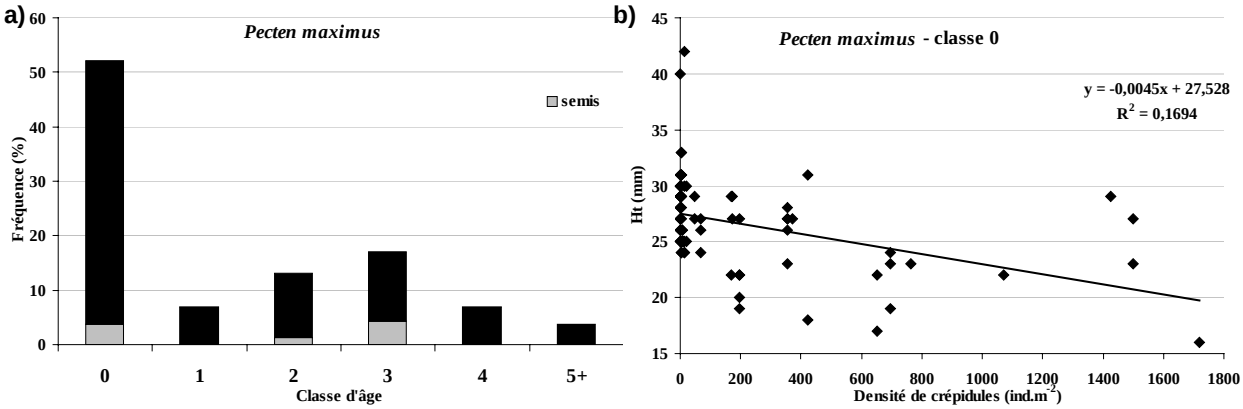


Figure III-33 : Mégafaune 2000 : Fréquences des différentes classes d'âge de *Pecten maximus* échantillonnées sur l'ensemble de la rade fin octobre 2000 (a) et relation entre la hauteur des coquilles de classe 0 (recrutement 2000, hors semis) de *Pecten maximus* et les densités de crépidules.

III.4.2.5.2. Aequipecten opercularis (pétoncle blanc)

Les pétoncles blancs sont essentiellement répartis en 2000 sous l'isobathe des 10 mètres, à l'exception des chenaux des rivières (Figure III-34). Les plus fortes densités (4 à 18 ind.m^{-2}) sont situées au nord de l'anse de Roscanvel et à l'ouest du banc du Corbeau (zone banc de Saint-Pierre - pointe d'Armorique - entrée du port, avec un stock exploitable important au centre). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités GS et SA (respectivement 4,38± 6,45 ind.m^{-2} et 2,62 ± 2,37 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur l'entité MA (0,23± 0,85 ind.m^{-2}). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités de cette espèce et celles de *Crepidula fornicata* ou *Pecten maximus*.

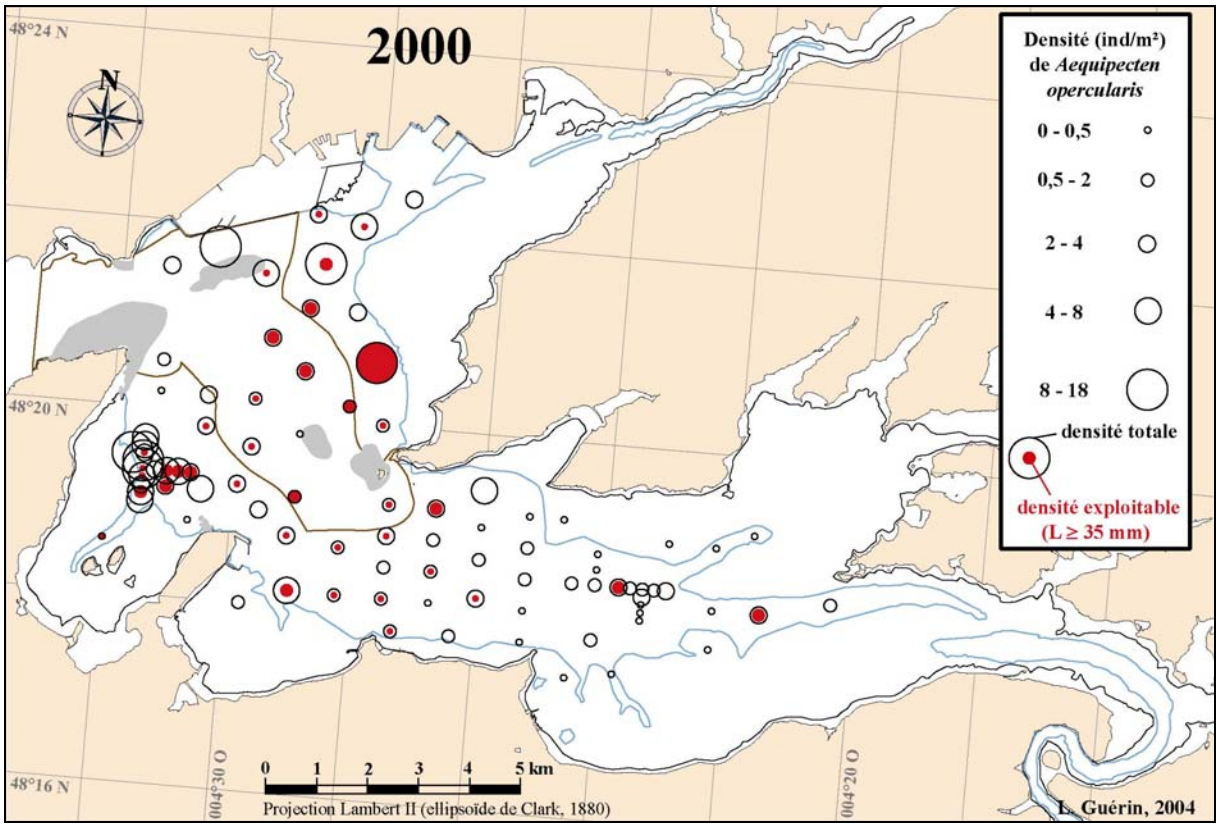


Figure III-34 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de hauteur supérieure ou égale à 35 mm) de *Aequipecten opercularis* (pétoncle blanc).

La distribution des fréquences de taille (hauteur droite) de *Aequipecten opercularis* présente un mode dominant (centré sur 18 mm) qui correspond à une proportion importante (77%) de jeunes individus dans l'ensemble des individus échantillonnés en 2000 (Figure III-35). La proportion des coquilles de taille exploitable (hauteur droite supérieure ou égale à 35 mm) de l'ensemble des coquilles échantillonnées en rade en 2000 était de 18%. La distribution des tailles des individus en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion. La corrélation est faible mais significative (Sp : r_s = -0,158 ; p<0,001).

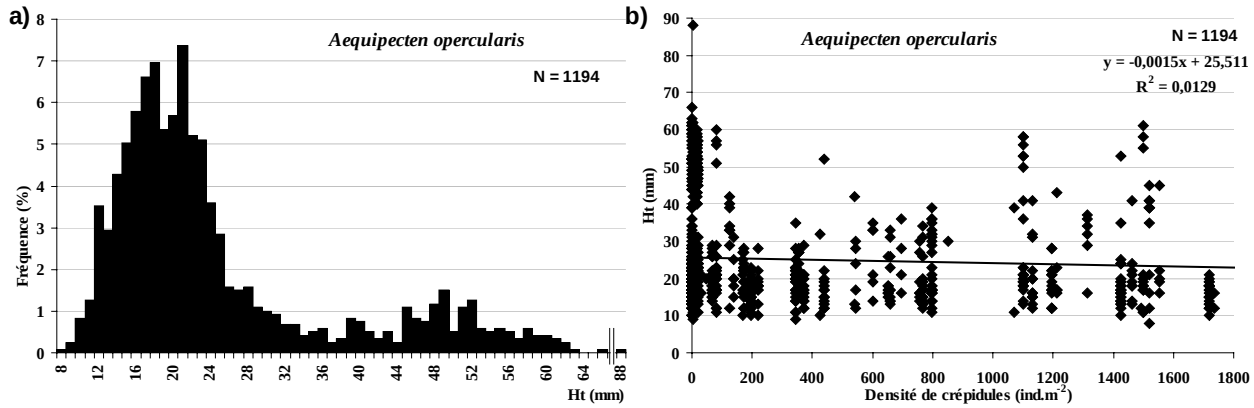


Figure III-35 : Mégafaune 2000 : Fréquences des hauteurs des coquilles de *Aequipecten opercularis* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des individus et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade.

III.4.2.5.3. Chlamys varia (pétoncle noir)

Les pétoncles noirs sont essentiellement répartis dans le bassin sud, l'anse de Roscanvel et le banc de Keraliou en 2000 (Figure III-36). Les plus fortes densités (4 à 45 ind.m^{-2}) sont situées sur les banquettes et dans les chenaux de la moitié est du bassin sud. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur l'entité CR (4,35± 9,56 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités GV, GS et CG (respectivement absent, 0,05 ± 0,08 ind.m^{-2} et 0,05 ± 0,08 ind.m^{-2}). Une corrélation significative et positive (Sp : r_s = 0,45 ; p<0,001) est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de cette espèce et celle des densités de crépidules. Inversement, une corrélation significative et négative (Sp : r_s = -0,329 ; p=0,009) est mise en évidence entre les répartitions des densités de *Chlamys varia* et de *Aequipecten opercularis*. Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités des pétoncles noirs et celles de *Pecten maximus*.

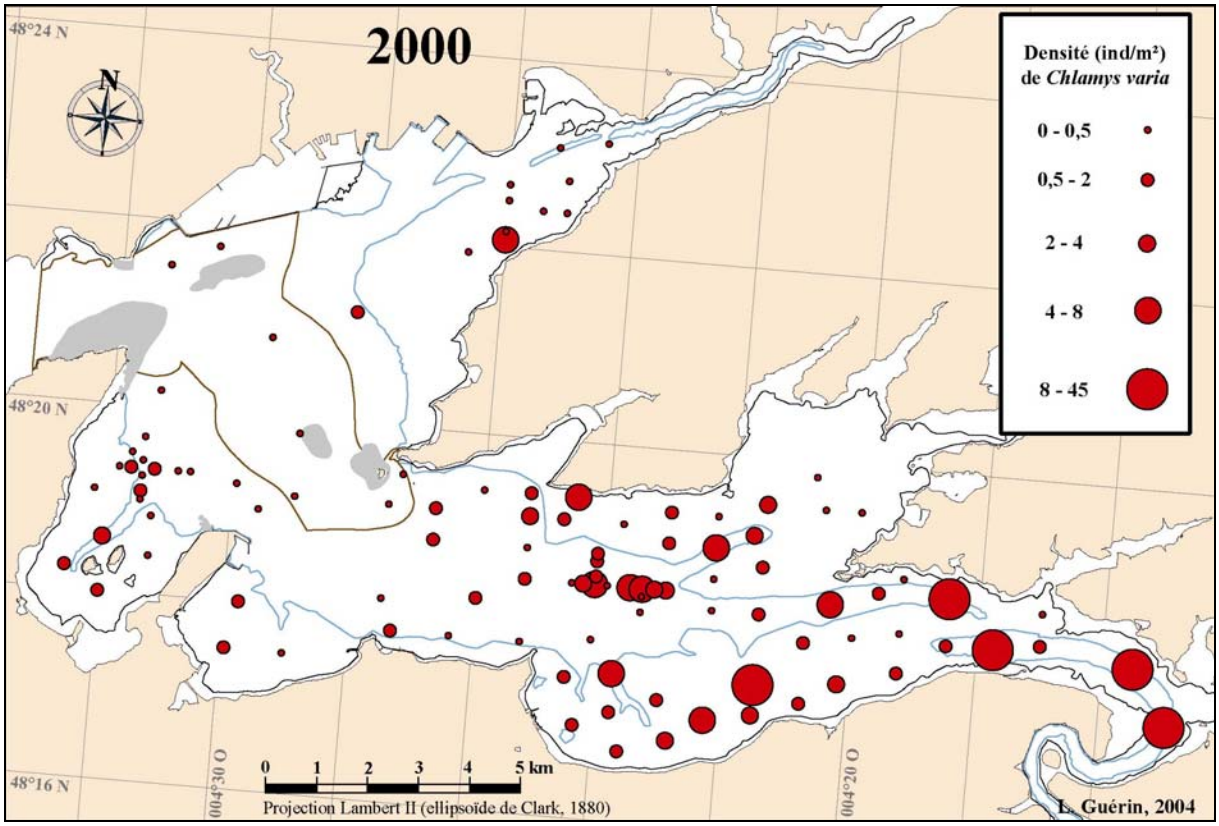


Figure III-36 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Chlamys varia* (pétoncle noir).

La distribution des fréquences de taille (hauteur droite) de *Chlamys varia* présente plusieurs modes, dont un mode distinct de jeunes individus centré sur 10 mm et représenté par approximativement 11% des individus échantillonnées sur l'ensemble de la rade (Figure III-37). La proportion des coquilles de taille exploitable (hauteur droite supérieure ou égale à 35 mm) de l'ensemble des coquilles échantillonnées en rade en 2000 était de 32%. La distribution des tailles des coquilles en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion. La corrélation est faible mais significative (Sp : $r_s = 0{,}276$; $p<0{,}001$).

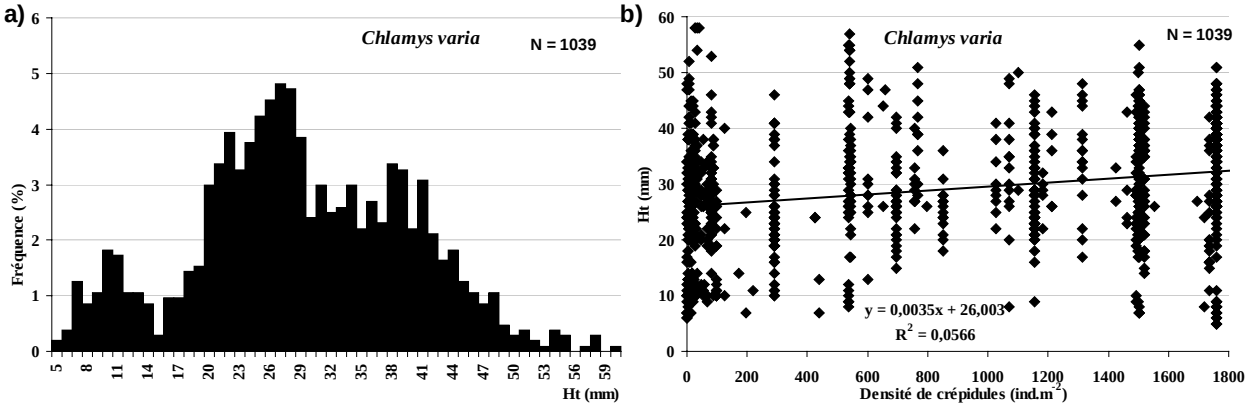


Figure III-37 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles de *Chlamys varia* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade.

III.4.2.5.4. Asterias rubens

Les étoiles *Asterias rubens* ont une répartition très localisée en 2000, essentiellement dans le sud du centre rade (zone banc du Caro - pointe de l'Armorique - île Longue - pointe des Espagnols ; Figure III-38). Les plus fortes densités (0,5 à 1,5 ind.m^{-2}) sont réparties dans le sud de cette zone. Un point de l'anse de Roscanvel présentait une densité exceptionnellement élevée (RO11 : 15,9 ind.m^{-2}), correspondant à un regroupement local d'individus habituellement surdispersés (*cf*. Guillou, 1981). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes ont été échantillonnées sur les entités CG et GV (respectivement $0{,}29 \pm 0{,}48$ ind.m^{-2} et $0{,}16 \pm 0{,}35$ ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités MA et VA ($< 0{,}01$ ind.m^{-2}). Une corrélation significative positive (Sp : $r_s = 0{,}515$; $p=0{,}005$) est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de *A. rubens* et celle des densités de crépidules, lorsque les deux espèces sont présentes. Par contre, aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités des pectinidés (*Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys varia*) et celles de *Asterias rubens*.

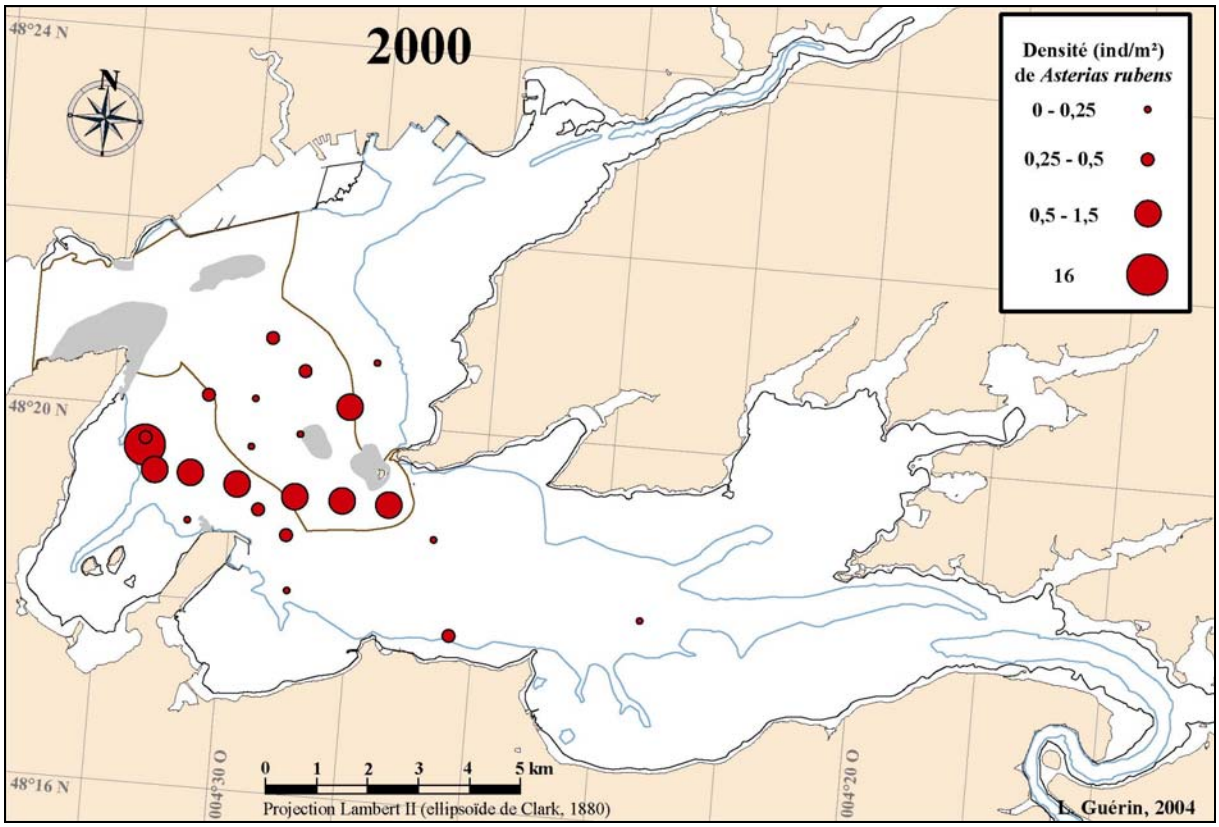


Figure III-38 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Asterias rubens* (étoile de mer).

III.4.2.5.5. Ocenebra erinacea

Les gastéropodes perceurs *Ocenebra erinacea* sont essentiellement répartis en 2000 sous l'isobathe des 10 mètres dans le bassin sud et le centre rade (Figure III-39). Les plus fortes densités (1 à 4,7 ind.m^{-2}) sont localisées dans les chenaux de la moitié est du bassin sud, au sud de la pointe de l'Armorique et au nord de l'anse de Roscanvel. Un point du chenal à l'est du banc de Rozegat présentait une densité particulièrement élevée (C101 : 8,9 ind.m^{-2}). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités CR et VA (respectivement 2,17 ± 2,00 ind.m^{-2} et 1,18 ± 1,28 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur l'entité GV (0,25 ± 0,03 ind.m^{-2}). Lorsque les deux espèces sont présentes, une corrélation significative positive est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de cette espèce et celles des densités de crépidules (Sp : r_s = 0,530 ; p<0,001) ou des densités de *Chlamys varia* (Sp : r_s = 0,304 ; p=0,014). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités de *Pecten maximus* ou *Aequipecten opercularis* et celles de *O. erinacea*.

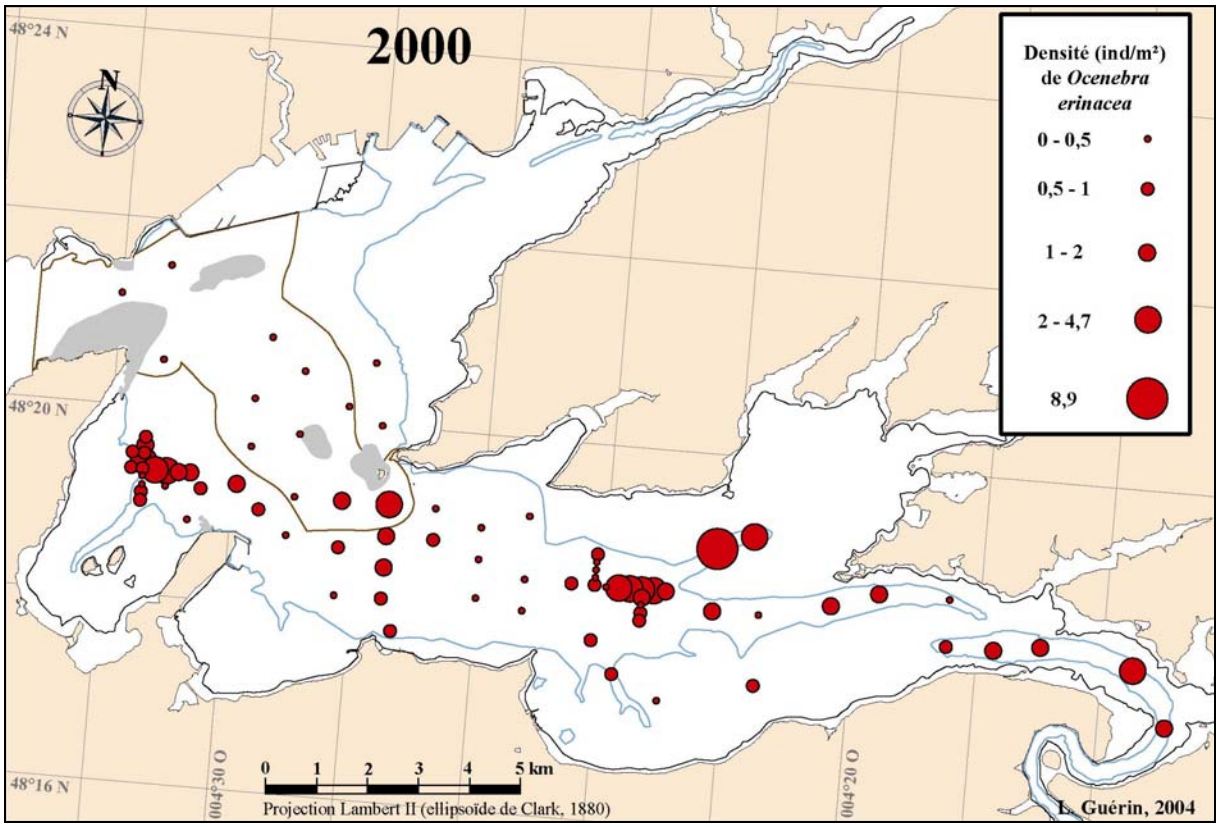


Figure III-39 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ocenebra erinacea* (gastéropode perceur).

La distribution des fréquences de taille (hauteur droite) de *Ocenebra erinacea* ne présente pas de modes distincts (Figure III-40). La distribution des tailles des coquilles en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion. La corrélation est faible mais significative (Sp : $r_s = 0,163$; $p<0,001$).

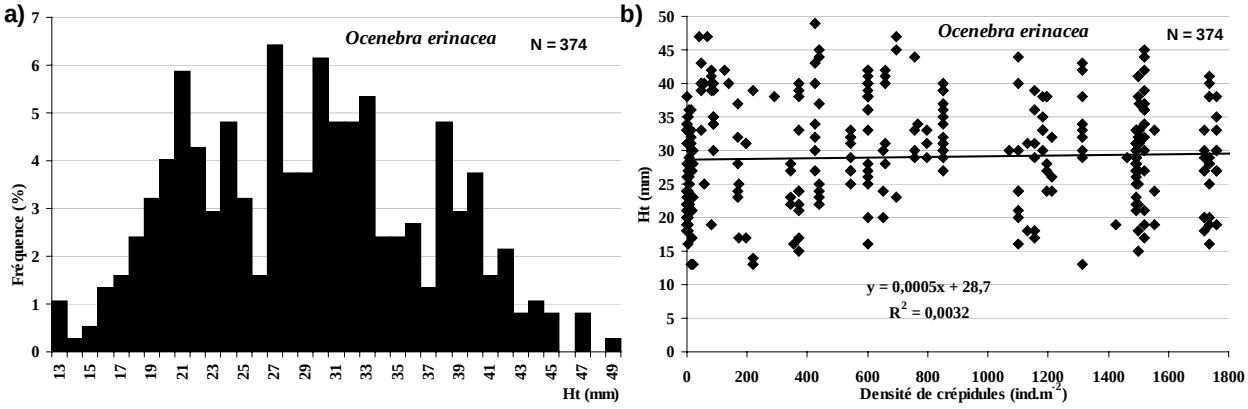


Figure III-40 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles des *Ocenebra erinacea* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade.

III.4.2.5.6. Venus verrucosa (praire)

Espèce co-dominante de la mégafaune du maërl au sens large (MA ; *cf*. III.4.2.4), la praire est essentiellement répartie en 2000 sur les banquettes des bassins nord et sud (Figure III-41). Les plus fortes densités (2 à 21 ind.m^{-2}) sont localisées du banc de maërl de Rozegat à celui du Poulmic (chenal compris) et à l'est du banc du Capelan (avec les plus fortes densités exploitables). Deux points de fortes densités sont observés au sud de la pointe d'Armorique et au nord de l'anse de Roscanvel mais la proportion d'individus de taille exploitable est faible. Le banc de Keraliou, dans le bassin nord, présente des densités moyennes mais une forte proportion d'individus de taille exploitable. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur l'entité MA (25 ± 41 ind. m^{-2}) et les plus faibles sur les entités du centre rade (< 0,04 ind.m^{-2} pour CG et GS, et absente sur GV). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités de cette espèce et celles des crépidules. Il est remarquable que *Venus verrucosa* soit présente en densité significative (0,2 à 2,2 ind.m^{-2}) sur des sites à fortes densités de crépidules (> 1000 crépidules.m^{-2}).

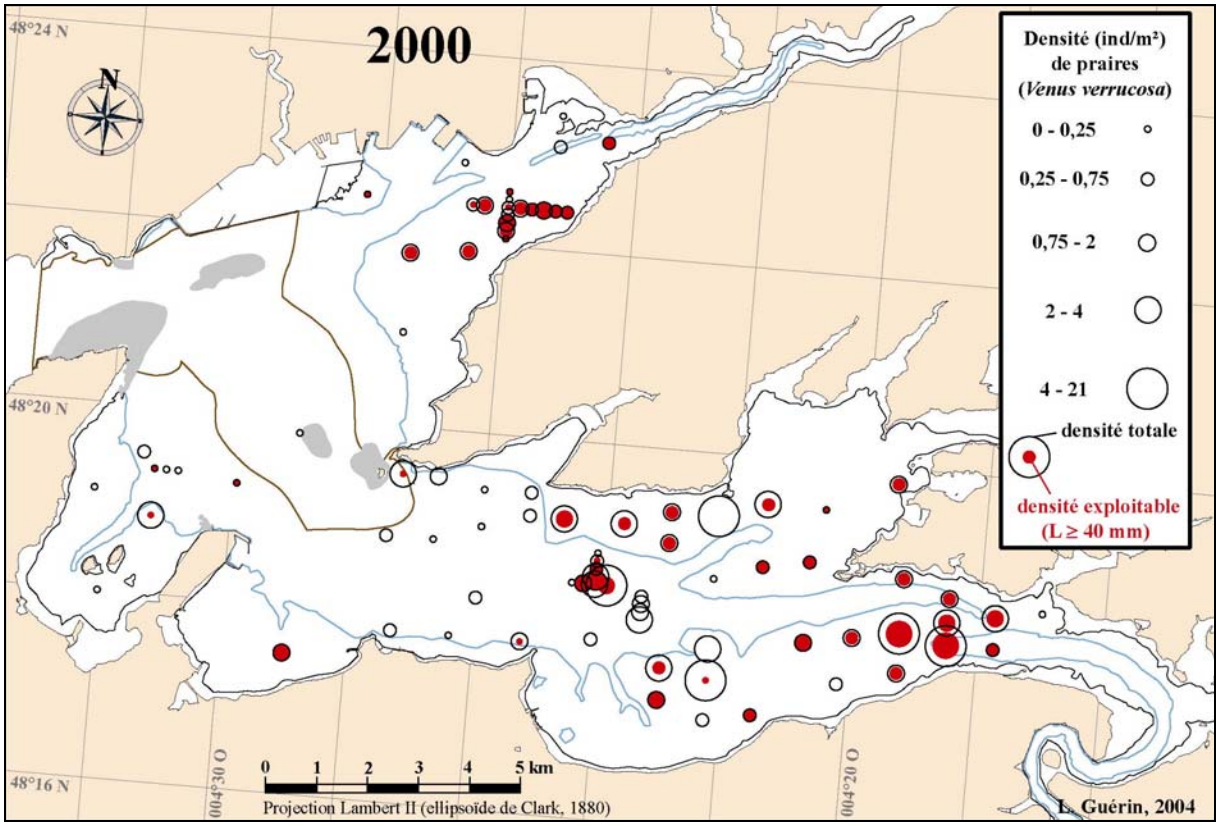


Figure III-41 : Mégafaune, 2000 : Densités totales et densités exploitables (coquilles de largeur supérieure ou égale à 40 mm) de *Venus verrucosa* (praire).

La distribution des fréquences de taille (largeur droite) de *Venus verrucosa* présente plusieurs modes se chevauchant. Deux groupes de taille sont distincts de part et d'autre de 31 mm. Les petites et les grandes praires sont représentées respectivement par 63 et 37% des individus échantillonnés sur l'ensemble de la rade (Figure III-42). La proportion des coquilles de taille exploitable (largeur droite supérieure ou égale à 40 mm) était de 23% en 2000. La distribution des tailles des coquilles en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion. La corrélation est faible mais significative (Sp : $r_s = 0,169$; $p<0,001$).

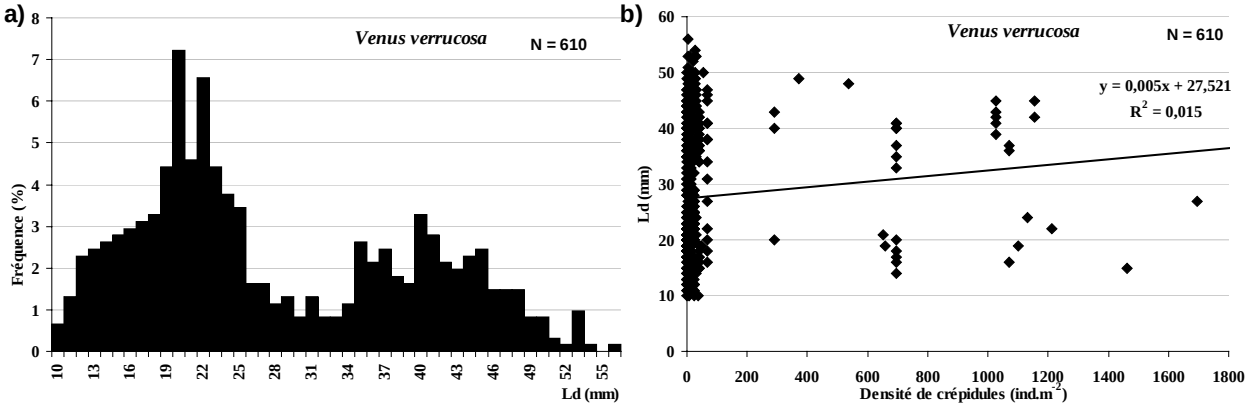


Figure III-42 : Mégafaune 2000 : Fréquence des largeurs des coquilles de *Venus verrucosa* (a) et relation entre la largeur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade.

III.4.2.5.7. Buccinum undatum (bulot)

Cette espèce est répartie essentiellement en 2000 au sud de la rade, sous l'isobathe des 10 mètres et les densités maximales (1 à 1,6 ind.m^{-2}) sont localisées au sud-ouest du centre rade et au nord de Pen ar Vir (Figure III-43). Un point au nord de l'anse de Roscanvel présentait une densité particulièrement élevée (RO11 : 2,7 ind.m^{-2}). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités SA et CR (respectivement $0,51 \pm 0,60$ ind.m^{-2} et $0,29 \pm 0,37$ ind.m^{-2}) alors que *B. undatum* est absent sur l'entité GV. Une corrélation significative positive (Sp : $r_s = 0,456$; $p<0,001$) est mise en évidence entre la répartition spatiale de cette espèce et celle des crépidules.

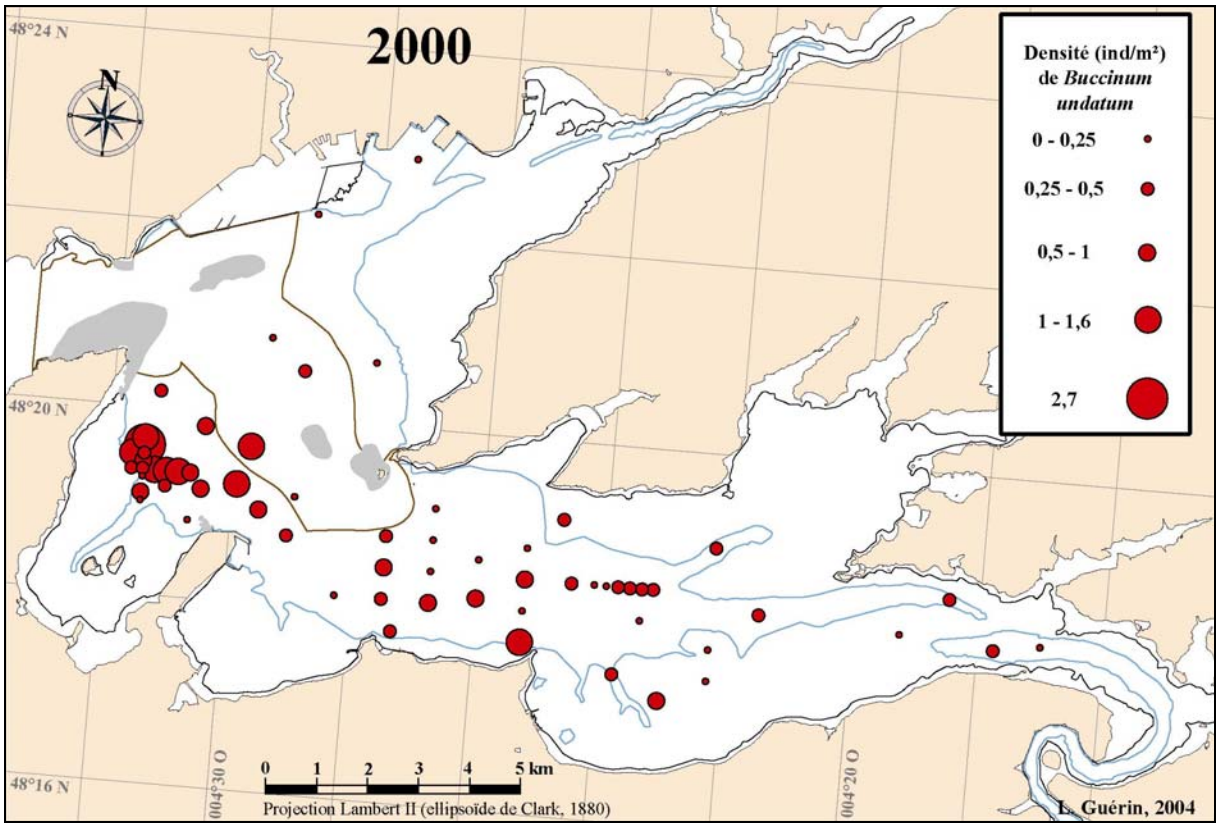


Figure III-43 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Buccinum undatum* (bulot).

La distribution des fréquences de taille (hauteur droite) de *Buccinum undatum* présente trois groupes de tailles distincts, mais qui ne correspondent vraisemblablement pas à des cohortes successives (Figure III-44). La proportion des coquilles de taille exploitable (hauteur droite supérieure ou égale à 45 mm) de l'ensemble des bulots échantillonnés en rade en 2000 était de 54%. La distribution des tailles des coquilles en fonction d'un gradient de densité de crépidules montre une forte dispersion et la corrélation n'est pas significative (Sp : $r_s = -0{,}091$; $p=0{,}135$).

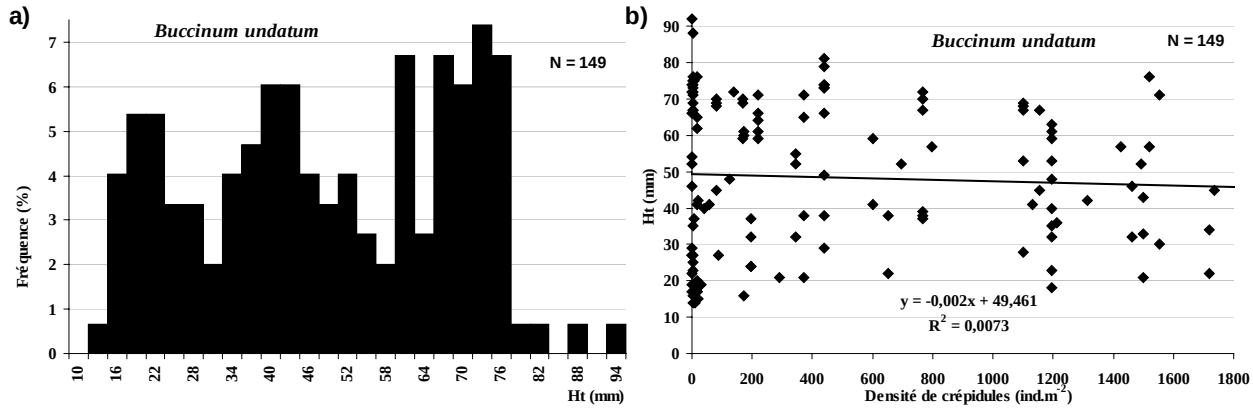


Figure III-44 : Mégafaune 2000 : Fréquence des hauteurs des coquilles de *Buccinum undatum* échantillonnés (a) et relation entre la hauteur des coquilles et les densités de crépidules (b) sur l'ensemble de la rade.

III.4.2.5.8. Liocarcinus arcuatus

Les crabes *Liocarcinus arcuatus* sont abondants dans plusieurs entités sédimentaires de la rade (GV, MA, VA et CR ; *cf*. III.4.2.4). Ils sont répartis essentiellement en 2000 sur toutes les banquettes de la rade et dans le chenal de l'Elorn (Figure III-45). Les densités maximales (10 à 29 ind.m^{-2}) sont localisées dans la baie de Daoulas, l'ouest de l'anse du Poulmic, les bancs du Capelan et de Keraliou, l'anse de Roscanvel et en amont du chenal de l'Elorn. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités MA, VA et GV (respectivement 4,6 ± 4,9 ind.m^{-2}, 3,4 ± 6,1 ind.m^{-2} et 3,2 ± 4,7 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités CG, SA et GS (<0,4 ind.m^{-2}). Une corrélation négative faible, mais significative, (Sp : r_s = -0,188 ; p=0,024) est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de cette espèce et celle des densités de crépidules.

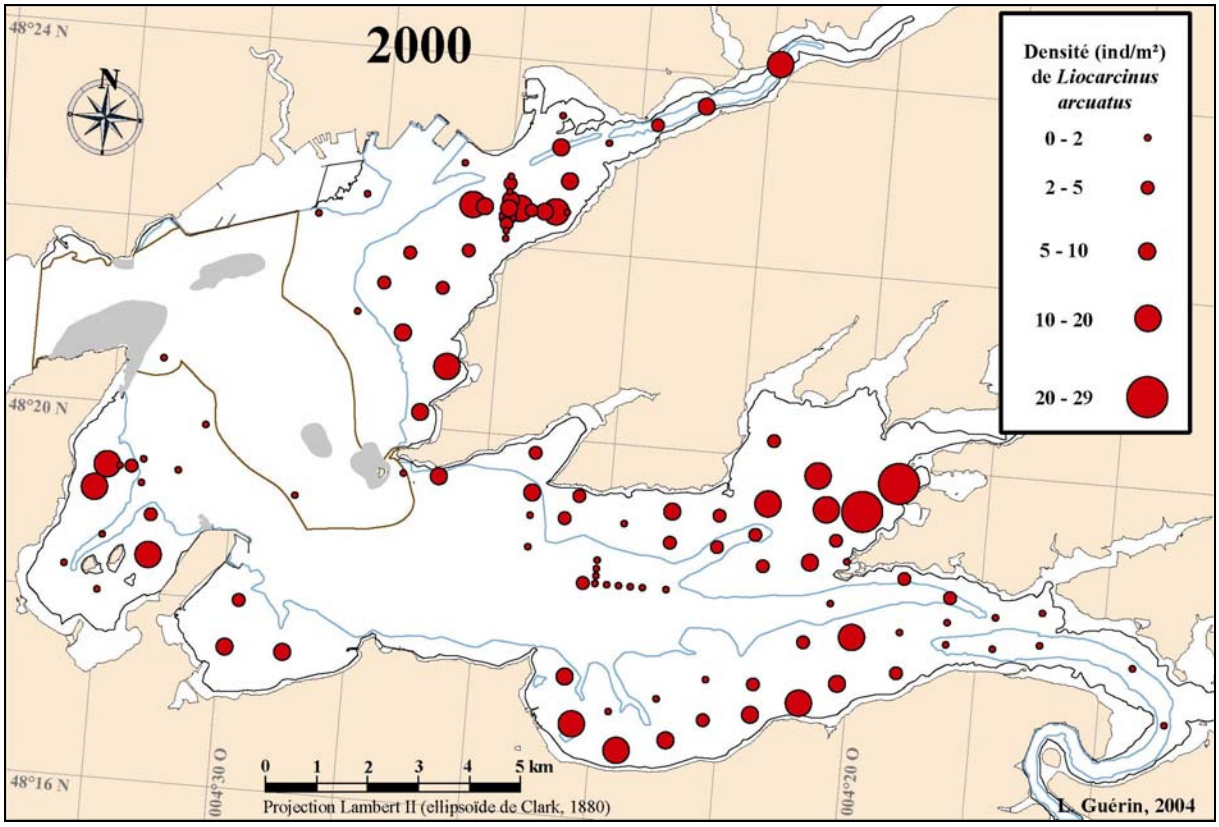


Figure III-45 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Liocarcinus arcuatus* (crabe).

III.4.2.5.9. Gibbula magus

Les gastéropodes *Gibbula magus* sont caractéristiques et co-dominent la mégafaune des entités sédimentaires MA et VA (*cf.* III.4.2.4). Ils sont répartis essentiellement en 2000 sur toutes les banquettes de la rade (Figure III-46). Les densités maximales (15 à 70 ind.m^{-2}) sont localisées en 2000 sur des points des banquettes des bassins nord (Keraliou et autour de la sortie est du port de Brest) et sud (Rozegat, est de la baie de Daoulas et traverse de l'Hôpital). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur l'entité MA (6,3 ± 9,9 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités du centre rade (<0,5 ind.m^{-2} sur CG, GS et GV). Une corrélation négative faible, mais significative, (Sp : r_s = -0,180 ; p=0,022) est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de cette espèce et celle des densités de crépidules.

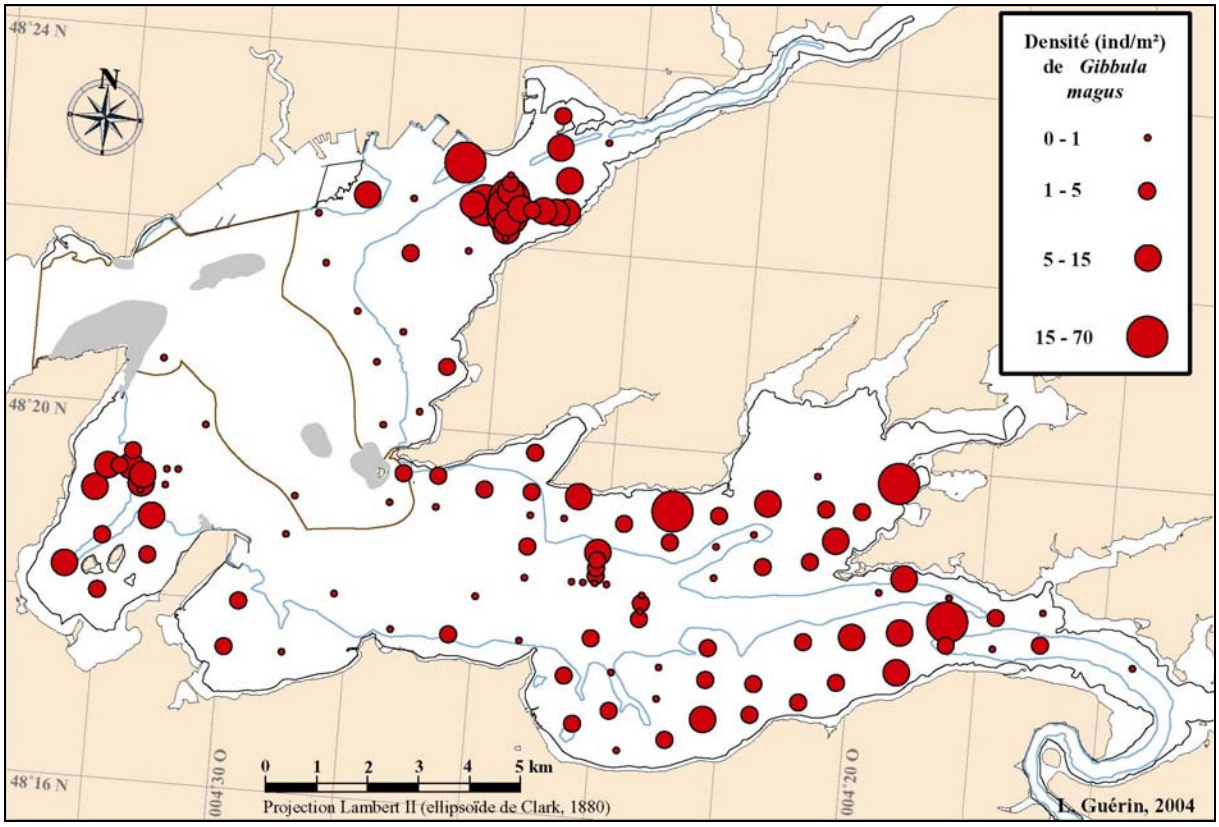


Figure III-46 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Gibbula magus* (gastéropode).

III.4.2.5.10. Hinia reticulata

Les nasses, gastéropodes nécrophages, sont abondantes dans plusieurs entités sédimentaires de la rade (GV, SA, MA, VA et CR ; *cf.* III.4.2.4). Elles sont réparties essentiellement en 2000 dans tout le bassin nord, au sud d'une ligne pointe des Espagnols – Lanvéoc et à l'est d'une ligne pointe d'Armorique – banc du Poulmic (Figure III-47). Les densités maximales (10 à 30 ind.m^{-2}) sont localisées sur le banc de Keraliou, autour de la sortie est du port de Brest et au nord de l'anse de Roscanvel. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités CR et SA (respectivement 4,5 ± 5,7 ind.m^{-2} et 4,4 ± 6,6 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur l'entité CG (0,03 ± 0,06 ind.m^{-2}). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités de cette espèce et celles des crépidules.

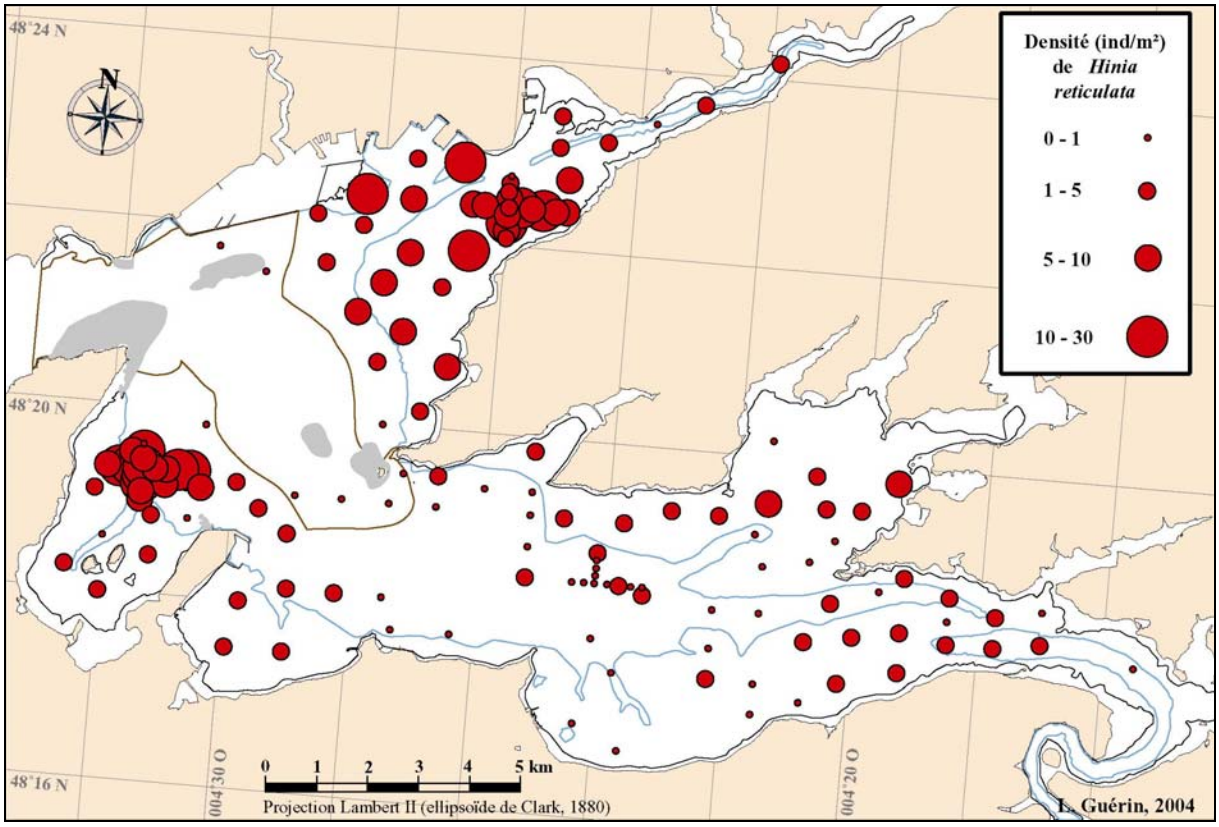


Figure III-47 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Hinia reticulata* (gastéropode).

III.4.2.5.11. Styela coriacea

Les ascidies *Styela coriacea* sont parmi les 5 taxons dominants (en densité) des entités sédimentaires SA, MA, VA et CR (*cf.* III.4.2.4). Cette espèce est répartie en 2000 sur l'ensemble de la rade (ubiquiste) et les densités maximales (80 à 174 ind.m^{-2}) sont localisées au nord de l'anse de Roscanvel et dans le chenal au sud de Rozegat (Figure III-48). Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur l'entité CR (42 ± 48 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur l'entité CG (0,6 ± 0,9 ind.m^{-2}). Une corrélation significative positive (Sp : r_s = 0,522 ; p<0,001) est mise en évidence entre la répartition spatiale de cette espèce et celle des crépidules.

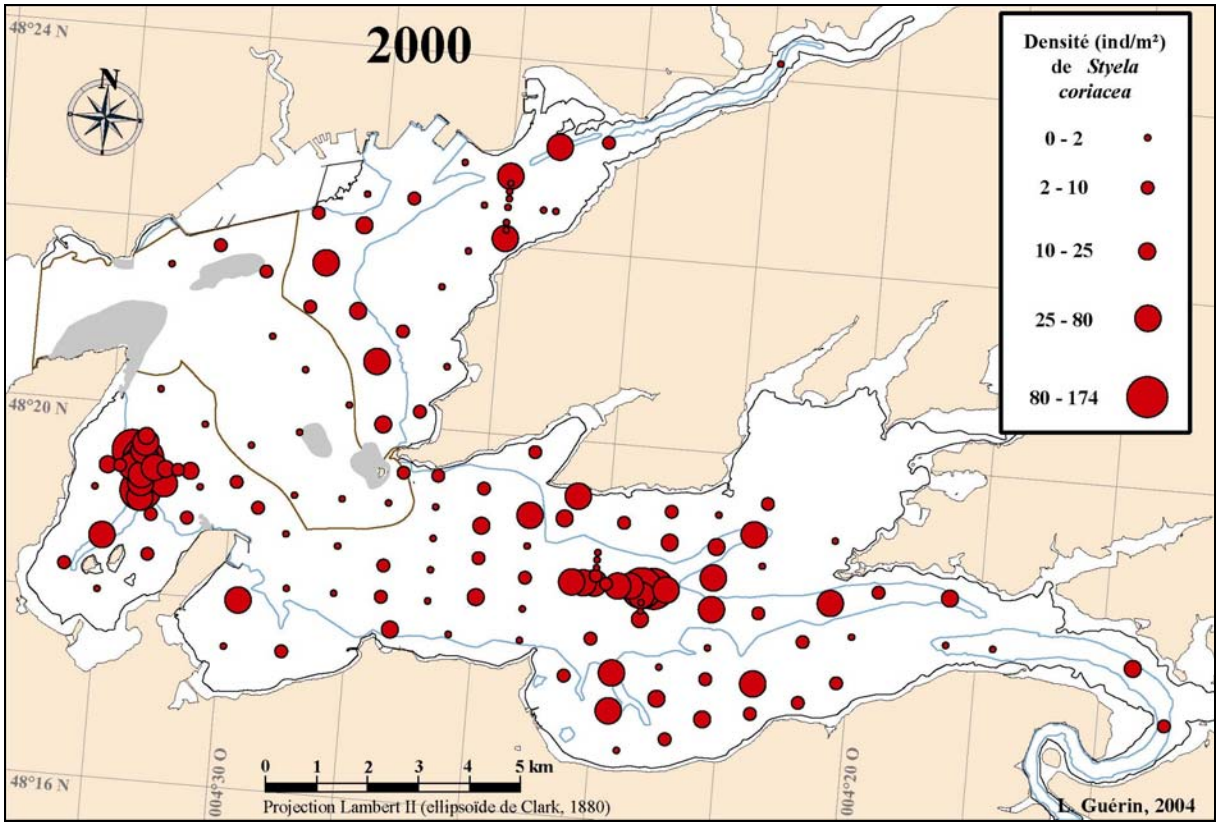


Figure III-48 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Styela coriacea* (ascidie).

III.4.2.5.12. Ophiothrix fragilis

Les ophiures *Ophiothrix fragilis* sont caractéristiques et co-dominent la mégafaune des entités sédimentaires du centre rade (CG, GS et GV ; *cf*. III.4.2.4). Les plus fortes densités (>10 ind.m^{-2}) sont essentiellement réparties en 2000 sous l'isobathe des 10 mètres dans le bassin sud et le centre rade (Figure III-49). Les densités maximales (100 à 270 ind.m^{-2}) sont localisées autour de Pen ar Vir, au sud de l'Auberlac'h et à l'ouest du banc du Caro. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités GV et, dans une moindre mesure, GS et CG (respectivement 59 ± 97 ind.m^{-2}, 23 ± 35 ind.m^{-2} et 19 ± 37 ind.m^{-2}). Les plus faibles densités sont observées sur les entités VA, SA et CR (< 4 ind.m^{-2}). Aucune relation significative (Sp) n'est mise en évidence entre les densités de ce filtreur benthique et celles des crépidules.

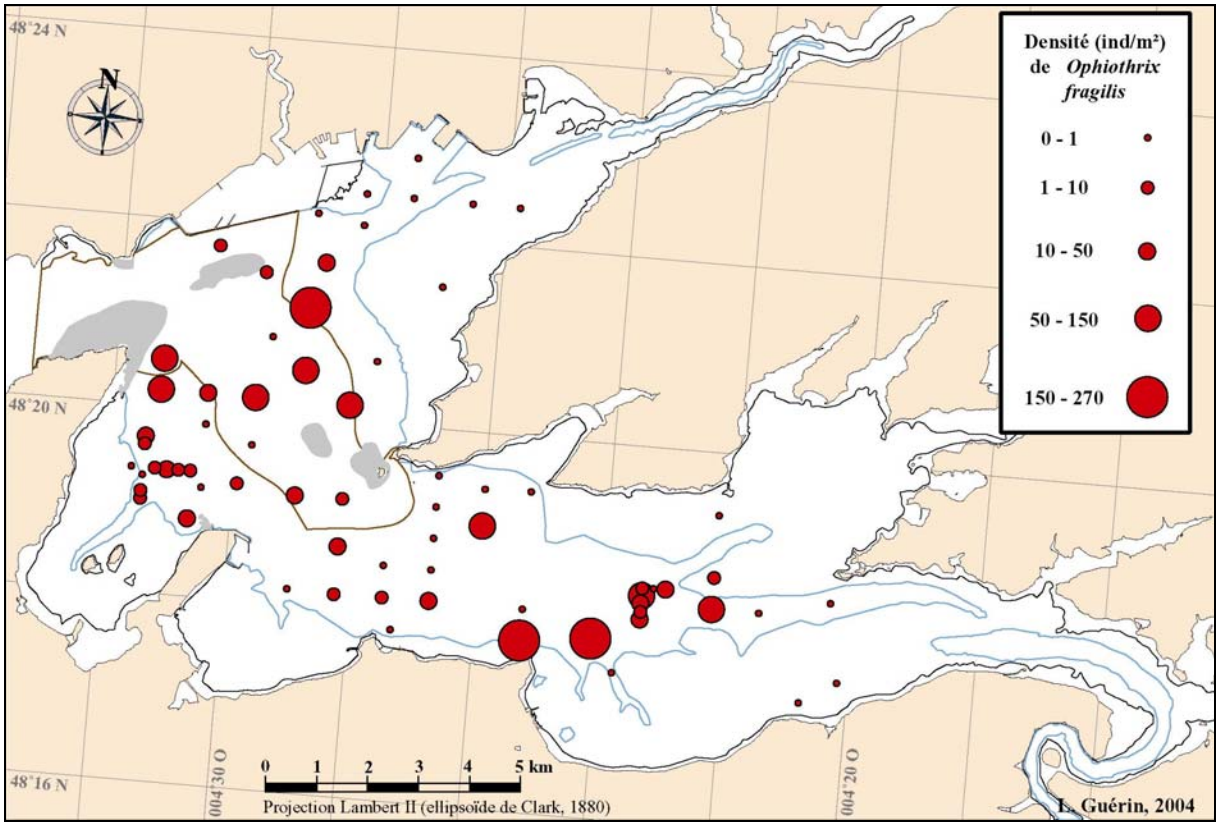


Figure III-49 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ophiothrix fragilis* (ophiure).

III.4.2.5.13. Ophiocomina nigra

Cette ophiure, comme *Ophiothrix fragilis*, est caractéristique et co-domine la mégafaune des entités sédimentaires du centre rade (CG, GS et GV ; *cf*. III.4.2.4). Les plus fortes densités (>10 ind.m^{-2}) sont essentiellement réparties en 2000 dans le centre rade et autour de Pen ar Vir (Figure III-50). Les densités maximales (40 à 110 ind.m^{-2}) sont localisées au milieu du centre rade. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité inter-échantillons mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités CG et, dans une moindre mesure, GS et GV (respectivement 25 ± 41 ind.m^{-2}, 17 ± 24 ind.m^{-2} et 14 ± 23 ind.m^{-2}). Les plus faibles densités sont observées sur les entités MA, VA (inférieures à 0,8 ind.m^{-2}) et CR (absente). Une corrélation significative et négative (Sp : r_s = -0,404 ; p=0,01) est mise en évidence entre la répartition spatiale de cette espèce et celle des crépidules lorsque les deux espèces sont présentes.

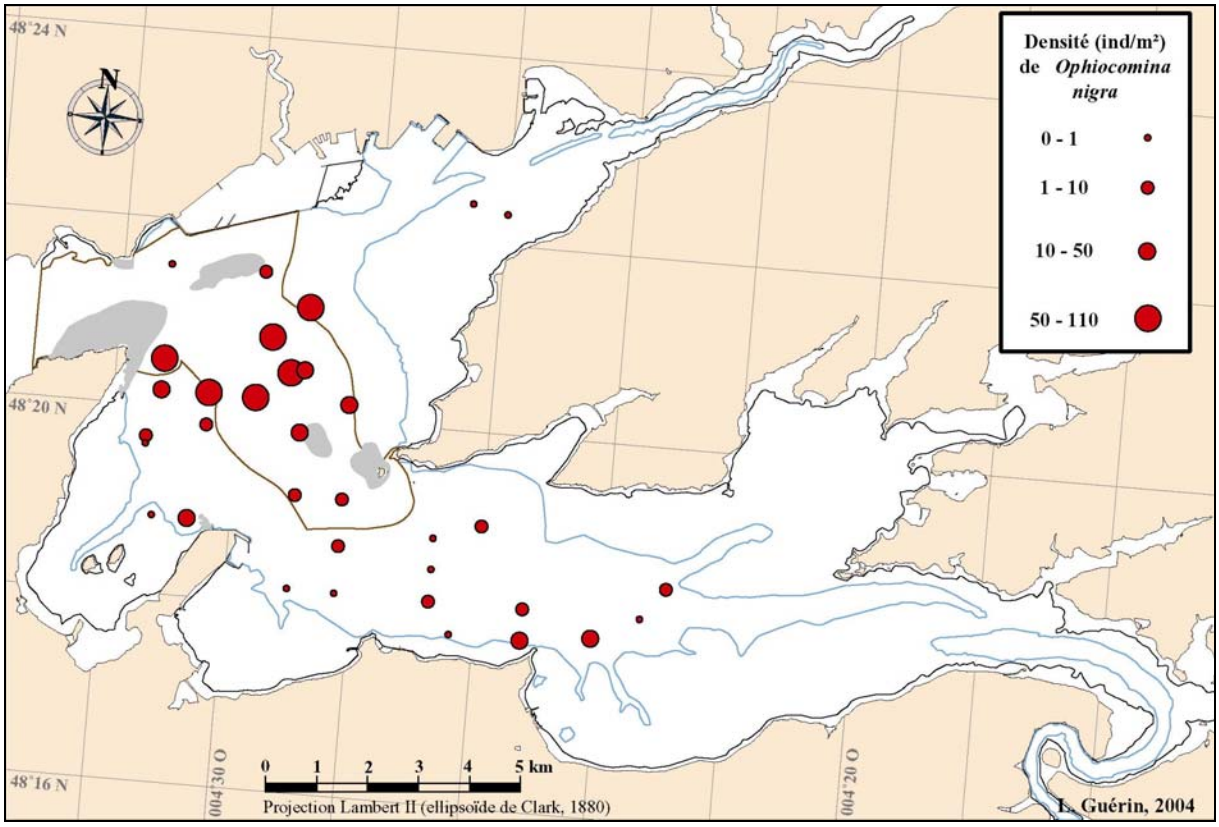


Figure III-50 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Ophiocomina nigra* (ophiure).

III.4.2.5.14. Calyptraea chinensis

Les gastéropodes suspensivores *Calyptraea chinensis*, de la famille des calyptréidés, sont présents sur l'ensemble de la rade (à l'exception des chenaux et estuaires de l'Aulne et de l'Elorn ; Figure III-51) et abondent dans les entités sédimentaires SA et CR (*cf*. III.4.2.4). Les densités maximales (15 à 58 ind.m^{-2}) sont localisées sous l'isobathe des 10 mètres, dans l'anse de Roscanvel et dans le sud de l'anse de l'Auberlac'h. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur les entités SA et CR (respectivement 7,3 ± 11,8 ind.m^{-2} et 7,0 ± 10,0 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités GV, GS, CG et MA (<2,1 ind.m^{-2}). Une corrélation significative positive (Sp : r_s = 0,344 ; p<0,001) est mise en évidence entre la répartition spatiale des densités de cette espèce et celle des densités de crépidules.

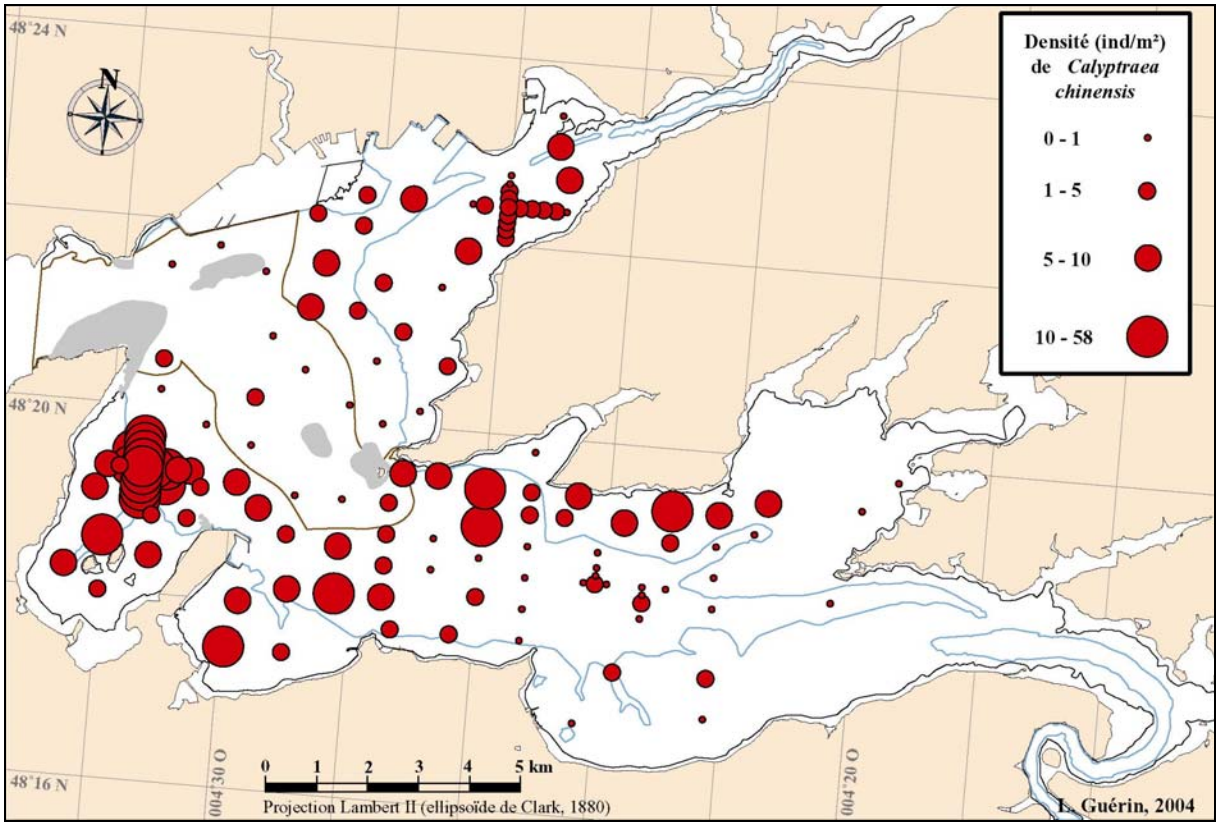


Figure III-51 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Calyptraea chinensis* (gastéropode).

III.4.2.5.15. Anomia ephippium

Les bivalves suspensivores *Anomia ephippium* co-dominent en densité la mégafaune de l'entité sédimentaire CR (*cf.* III.4.2.4). Ils sont répartis essentiellement en 2000 sous l'isobathe des 10 mètres, à l'exception du banc de Keraliou et de l'anse du Poulmic (Figure III-52). Les densités maximales (10 à 51 ind.m^{-2}) sont localisées dans l'anse de Roscanvel et sur les fortes densités de crépidules (> 700 ind.m^{-2}) des chenaux du bassin sud. Les densités moyennes au sein de chaque entité sédimentaire présentent une forte variabilité mais une différence inter-entités globalement significative (KW). Les plus fortes densités moyennes sont trouvées sur l'entité CR (14,5 ± 17,0 ind.m^{-2}) et les plus faibles sur les entités GV, GS, CG et MA (< 0,9 ind.m^{-2}). Une corrélation significative et positive (Sp : $r_s = 0,662$; $p<0,001$) est mise en évidence entre la répartition spatiale de cette espèce et celle des crépidules.

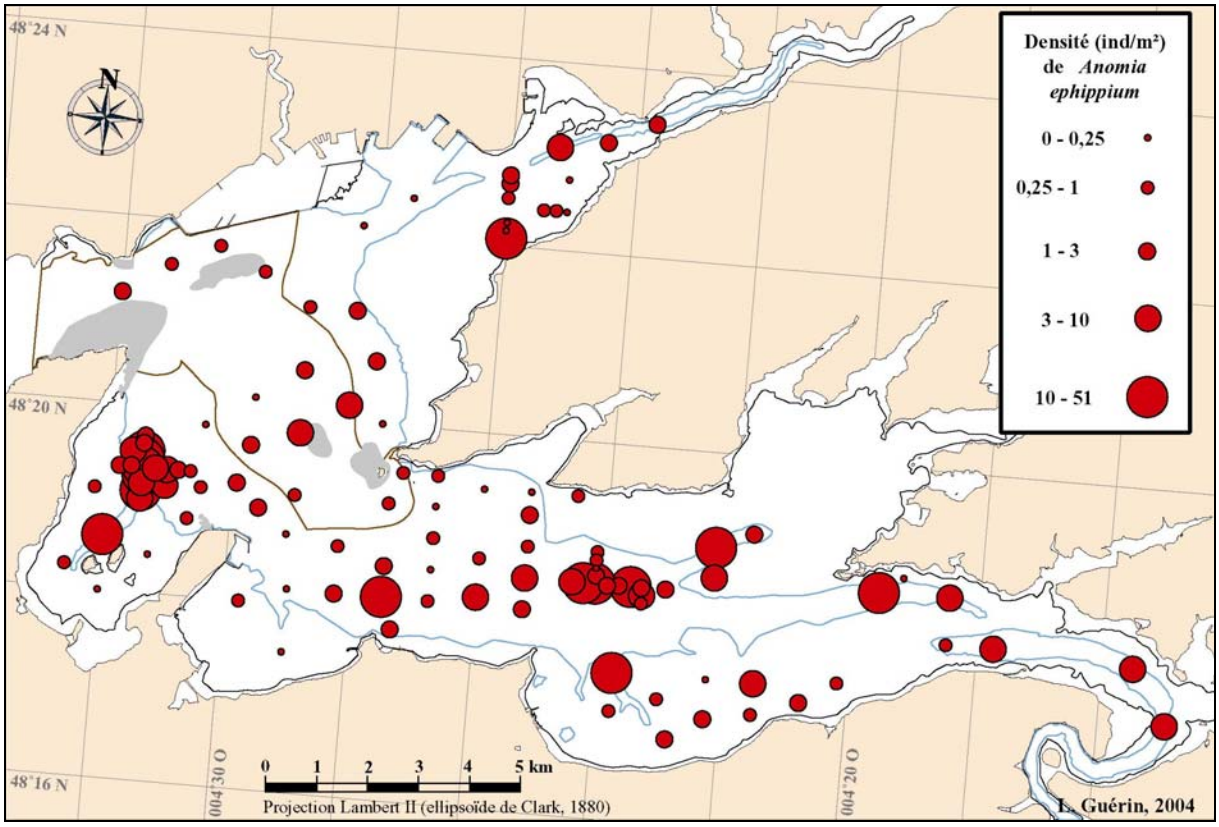


Figure III-52 : Mégafaune, 2000 : Densités de *Anomia ephippium* (bivalve).

III.4.3. Discussion

Les nombreuses espèces vagiles de la mégafaune rendent cette catégorie biologique moins caractéristique de l'habitat et moins sensible à ses modifications à micro-échelle que la macrofaune et son cortège d'espèces endogées. Cependant, plusieurs études ont montré qu'à plus vaste échelle, certaines communautés d'espèces de la mégafaune sont caractéristiques d'entités sédimentaires, représentatives des conditions environnementales locales et peuvent jouer un rôle crucial dans le fonctionnement de l'écosystème (*cf.* Chauvaud *et al*., 2000 ; Thouzeau *et al*., 2000 ; Grall, 2002 ; Guillou *et al*, 2002 pour la rade de Brest). La caractérisation des communautés mégabenthiques nécessite un échantillonnage sur une surface minimale (de un à plusieurs mètres carrés selon l'écosystème) plus importante que pour la macrofaune en raison de la surdispersion de plusieurs espèces de la mégafaune. Pour cette raison, les données strictement quantitatives (permettant de calculer notamment des indices de biodiversité) sont plus rares dans la littérature que pour la macrofaune.

III.4.3.1. Variabilité spatiale de la richesse taxonomique et des indices de biodiversité des peuplements de mégafaune benthique en 2000 et effets induits par la crépidule

En 2000, les sédiments meubles sur une large bande entourant le centre rade (essentiellement des sables au sens large) présentent une richesse taxonomique locale (station) de mégafaune benthique globalement plus forte que l'est des bassins nord et sud. Ce résultat avait déjà été observé en 1995 (Chauvaud, 1998 *in* Guérin, 1997b). Cette tendance pourrait résulter en partie d'un biais lié à l'échantillonnage (colmatage plus rapide de la drague AQUAREVE sur les bancs de maërl) bien que les surfaces moyennes échantillonnées soient proches (*cf.* Tableau III-11). A plus vaste échelle (entité sédimentaire), la richesse taxonomique globale est similaire sur chacune des entités sédimentaires de la rade (à l'exception des fonds à cailloutis du centre rade, en raison probablement du plus faible nombre de réplicats et d'une moins bonne pénétration de la drague sur ces types de fonds). La présence de crépidules, même en fortes densités, ne modifie pas la valeur totale de la richesse taxonomique (à l'échelle locale ou sédimentaire) mais la composition taxonomique peut être différente. En revanche, en 1995 comme en 2000, l'impact de cette espèce sur les indices de diversité (Shannon-Weaver et équitabilité) est d'autant plus important, à l'échelle locale ou sédimentaire, que ses densités sur le fond sont fortes (équitabilité inférieure à 35% dès 200 ind.m^{-2}). Cette faible équitabilité, qui s'explique logiquement par les très fortes densités

de crépidules,reflète la dominance exceptionnellement forte de cette espèce sur le peuplement de mégafaune. En effet, seules quelques espèces peuvent avoir localement un tel impact (sauf pour les ophiures *Ophiothrix fragilis* et *Ophiocomina nigra* sur un large secteur du centre rade). La présence des crépidules en densités localement importantes (> 200 ind.m^{-2}) sur tous les sédiments meubles de la rade et celle des ophiures sur les fonds de cailloutis expliquent les valeurs moyennes relativement faibles des indices de diversité des différentes entités sédimentaires.

III.4.3.2. Variabilité spatiale des densités et des biomasses de la mégafaune benthique (hors crépidules) en 2000 et effets induits par la crépidule

L'importance du stock de crépidules, comparé aux biomasses des autres espèces de la mégafaune, témoigne de l'importance qu'a prise cette espèce dans la biocénose de l'écosystème en 50 ans. A l'échelle de la rade, l'augmentation légère mais significative en 2000 des densités et des biomasses de la mégafaune totale (hors crépidules), mais pas de l'endofaune, au-delà de 250 crépidules.m^{-2} pourrait être attribuée à l'épifaune qui trouverait dans les chaînes de crépidules un substrat favorable (support, abri), comme cela a été observé pour la macrofaune (*cf*. III.3.3.1). L'augmentation de la biomasse de la mégafaune (hors crépidules) de 1995 à 2000 sur la majorité des stations communes, concommitente à l'augmentation du stock de crépidules pendant ces cinq années (*cf*. II.2.3.2), pourrait résulter du même processus. A l'échelle des strates sédimentaires, cette tendance est surtout sensible au sein des entités SA et VA. L'entité CR présente des densités et biomasses moyennes de mégafaune hors crépidules plus importantes que toutes les autres entités (bien que les différences ne soient pas significatives). Cette tendance n'est pas observée sur l'entité MA, caractérisée par une complexité architecturale initiale du substrat déjà importante, ni au centre rade (CG, GS et GV) où les densités de crépidules restent inférieures à 170 ind.m^{-2} (l'augmentation observée à GV concerne l'endofaune et les densités de crépidules sont inférieures à 3 ind.m^{-2}). Les pics de densité et biomasse de palourdes sur l'entité MA, pour des densités de crépidules comprises entre 10 et 70 ind.m^{-2}, pourrait être lié à la consommation par la palourde des biodépôts produits par les crépidules. Une étude plus détaillée des interactions biotiques entre ces deux suspensivores serait nécessaire pour conclure.

III.4.3.3. Approche fonctionnelle des peuplements de mégafaune benthique en 2000 et effets induits par la crépidule

Les fortes diversités et abondances (densités et biomasses) sur toutes les entités sédimentaires des suspensivores et, dans une moindre mesure, des prédateurs témoignent de l'importance de la production primaire microphytique et des interactions biotiques (compétition, prédation) dans le fonctionnement actuel de l'écosystème rade de Brest. La forte contribution des crépidules (respectivement 86 et 92% des densités et biomasses moyennes des suspensivores à l'échelle de la rade) souligne le rôle clé de cette espèce, d'un point de vue fonctionnel. En terme de biomasse, le reste des suspensivores de la mégafaune est principalement représenté par des ophiures en centre rade et par des bivalves (essentiellement des pectinidés, vénéridés et mytilidés) ailleurs. Il est remarquable que les fortes densités de crépidules n'impliquent pas une raréfaction des autres suspensivores (surtout des bivalves en général car le centre rade dominé par les ophiures est faiblement colonisé par la crépidule). Ce résultat confirme le caractère eutrophe de la rade, où la production primaire ne semble pas être limitante pour les suspensivores benthiques (Chauvaud *et al*., 1998 ; Grall et Chauvaud, 2002), sauf en cas de blooms toxiques (Lorrain *et al*., 2000 ; Chauvaud *et al*., 2001). Au contraire, les densités et biomasses de suspensivores (hors crépidules) tendent à augmenter légèrement sur les fonds crépidulés (> 200 ind.m^{-2}). Ce résultat indiquerait que les suspensivores (probablement de l'épifaune) bénéficieraient dans leur ensemble de l'"effet substrat crépidule". L'augmentation de la biomasse des suspensivores (hors crépidules) de 1995 à 2000 sur la majorité des stations communes aux deux années échantillonnées, concommitente à l'augmentation du stock de crépidules pendant ces cinq années (*cf*. II.2.3.2) conforterait cette hypothèse. Cependant, il est acquis que certaines espèces (notamment dans l'endofaune), sensibles à l'enrichissement en matière organique du sédiment, sont au contraire exclues des bancs de crépidules. La crépidule a ainsi un rôle clé dans la structuration de la composition taxonomique de ce groupe trophique.

L'absence de relation entre les densités de crépidules et les abondances (densités et biomasses) des prédateurs et des nécrophages dans leurs globalités ne signifie pas qu'il n'y ait pas de relations de type densité-dépendance entre certaines espèces carnivores et la crépidule. Enfin, les densités et les biomasses maximales de micro-brouteurs plus faibles à partir de 100 crépidules.m^{-2} résultent surtout d'une distribution spatiale de ce groupe trophique sur les banquettes à maërl du bassin sud, où la crépidule est moins abondante. La relation apparente d'exclusion dans les répartitions de ce groupe trophique et de cette espèce serait liée principalement à l'habitat plutôt qu'à des interactions biotiques.

III.4.3.4. Répartition géographique d'espèces remarquables de la mégafaune benthique et interactions biotiques avec la crépidule.

III.4.3.4.1. Bivalves d'intérêt halieutique

L'aire de répartition des coquilles Saint-Jacques, ressource halieutique emblématique de la rade de Brest, a considérablement diminué depuis les années 1950 (Faure, 1956 ; Grall *et al*., 1996 ; Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al*., 2000). Les débarquements de cette pêcherie sont passés de 1400-2600 tonnes dans les années 1950 à 100-300 tonnes à partir de 1963 (données CLPM, *in* Thouzeau *et al*., 2000). L'aire de répartition de *Pecten maximus* n'a pas diminué entre 1995 (Thouzeau *et al*., 2000) et 2000 malgré l'augmentation importante du stock global des crépidules (mais une extension limitée des secteurs à fortes densités) en rade (*cf*. II.2.3.2). Des densités importantes (>0,5 ind.m^{-2}) de coquilles Saint-Jacques sont même échantillonnées sur de fortes densités de crépidules (350 à 3280 ind.m^{-2}). *Pecten maximus* est une espèce co-dominante (en biomasse) dans la plupart des entités sédimentaires (*cf*. III.4.2.4). Des semis importants de juvéniles ont été effectués en 1997 et en 1998 à Roscanvel, seulement à Rozegat (concession à l'ouest du banc de maërl) en 1996 et 2000, et sur les bancs de Saint-Pierre et du Caro en 1999 (données CLPM). Cependant, les fréquences des classes d'âge témoignent d'un fort recrutement naturel en 2000. La taille des juvéniles de *Pecten maximus* (classe 0, hors semis) tends à diminuer avec l'augmentation des densités de crépidules. Cependant, ce résultat ne tient pas compte d'une variabilité spatiale éventuelle de la croissance de *Pecten maximus* en fonction d'autres paramètres (profondeur, nature du fond, etc.). Les pétoncles blancs, ressource halieutique traditionnellement exploitée en rade, sont également bien représentés sur la plupart des entités sédimentaires de la rade et peuvent abonder ponctuellement sur des zones fortement colonisées par la crépidule. Cependant, les plus fortes densités exploitables sont localisées essentiellement autour du centre rade, faiblement colonisé par la crépidule. L'analyse des fréquences de taille montre un recrutement homogène des juvéniles le long d'un gradient croissant de densités de crépidules, mais un déficit global d'individus de grande taille (>40 mm). Ce résultat pourrait impliquer une survie différentielle de *Aequipecten opercularis* jusqu'à la phase adulte selon la densité de crépidules. La répartition des pétoncles noirs, dont l'exploitation halieutique est moins intense que dans les années 1950, est significativement corrélée avec celle des crépidules, au point de co-dominer (deuxième en biomasse et cinquième en densité) l'entité sédimentaire CR. L'analyse des fréquences de taille le long d'un gradient croissant de densités de crépidules montre la co-existence de *Chlamys varia* de grandes tailles (adultes) et de fortes densités de

crépidules. La distribution agrégative de *Chlamys varia*, pectinidé caractérisé par une fixation par un byssus pendant toute sa vie, avait été montrée en rade sur les supports coquilliers par Hily et Le Foll (1990). En 2000, la distribution du pétoncle noir montre que le "substrat crépidule" serait un facteur favorisant l'abondance de cette espèce de l'épifaune. Les praires constituent une ressource halieutique importante et exploitée de la rade de Brest. Même si ces deux espèces peuvent co-exister ponctuellement en densités relativement abondantes, les praires sont surtout abondantes sur les banquettes de maërl, où la crépidule, après le centre rade, a le moins proliféré.

La simple comparaison des distributions de densité ne permet pas d'appréhender pleinement les interactions biotiques entre ces espèces et la crépidule, mais l'état en 2000 de leurs aires de répartition reflète la fragilité de ces ressources halieutiques. Bien que pouvant être présents localement en densités relativement importantes et avec une taille exploitable sur des secteurs fortement colonisés par la crépidule, ces bivalves, exploités traditionnellement à la drague en rade de Brest, n'y sont pas accessibles en raison du colmatage rapide de l'engin de pêche. Ces résultats, s'ils montrent une cohabitation possible et ponctuelle de ces espèces, soulignent également le danger de l'extension des fonds à crépidules pour la viabilité de ces pêcheries. Une étude plus fine des interactions biotiques, espèce par espèce, et le suivi ultérieur de la distribution et du stock exploitable de ces bivalves seraient nécessaires.

III.4.3.4.2. Prédateurs connus de la crépidule

Pendant cette étude, deux espèces de prédateurs ont été observées, pour la première fois *in situ*, s'alimentant sur les crépidules en rade de Brest : *Asterias rubens* (étoile) et *Ocenebra erinacea* (gastéropode perceur). Ces espèces sont également prédateurs des pectinidés et autres bivalves et contribuent fortement aux biomasses totales de prédateurs en rade (*cf*. III.4.2.3). La prédation de la crépidule par *Asterias rubens*, observée fréquemment en plongée pendant la prolifération de cette espèce en 1999, expliquerait la corrélation observée entre les répartitions de ces deux espèces. Cependant, les étoiles de mer sont très mobiles, surdispersées et les variations de leur stock peuvent être très rapides (Guillou et Guillaumin, 1984) et la répartition observée en 2000 est susceptible de changements importants au cours du temps. La prédation de la crépidule par *Ocenebra erinacea*, observée quelques fois en plongée, expliquerait également la corrélation observée entre les répartitions de ces deux espèces. L'impact de ces prédateurs sur la crépidule en 2000 semble très ponctuel et très limité, au vu de leurs stocks respectifs. Un suivi ultérieur et une étude plus fine de ces deux prédateurs, facteurs potentiels de régulation de la crépidule, serait intéressant.

III.4.3.4.3. Autres espèces dominantes en rade

Les bulots ont une faible valeur commerciale et sont plutôt des prises accessoires en rade de Brest. Ce gastéropode est une des rares espèces nécrophages de la mégafaune benthique (avec les nasses et les pagures). Une corrélation significative et positive des distributions de cette espèce et de la crépidule est observée en 2000. *Buccinum undatum* était également une espèce associée aux fortes densités de crépidules dans le Solent (Angleterre) en 1972 (Barnes *et al.*, 1973) et dans la rivière Essex (Angleterre) en 1950 (Walne, 1956).

Les crabes *Liocarcinus arcuatus* sont des prédateurs, entre autres, de nombreux jeunes bivalves. Les gastéropodes *Gibbula magus* contribuent très majoritairement aux biomasses totales de micro-brouteurs de l'ensemble de la rade. Ces deux espèces sont caractéristiques des banquettes (entités sédimentaires MA et VA ; *cf*. III.4.2.4), où la prolifération de la crépidule est plus limitée, ce qui expliquerait les corrélations négatives observé entre leurs répartitions et celle de la crépidule. Les forts courants de marée au centre rade, où la crépidule est rare, pourraient également être un facteur discriminant expliquant partiellement l'exclusion entre les ophiures *Ophiothrix fragilis* et surtout *Ophiocomina nigra* et la crépidule.

Parmi les espèces caractéristiques des fonds fortement colonisés par la crépidule (entité sédimentaire CR ; *cf*. III.4.2.4), l'ascidie *Styela coriacea*, le gastéropode *Calyptrea chinensis* et le bivalve *Anomia ephippium* présentent des distributions corrélés positivement à celle de la crépidule. Ces espèces, appartenant toutes à l'épifaune, seraient ainsi grandement favorisée par le substrat coquilles de crépidules. L'absence de corrélation significative entre la crépidule et *Hinia reticulata*, espèce co-dominant pourtant fortement l'entité CR, peut s'expliquer par son abondance simultanée sur d'autres habitats (entités sédimentaires GV, SA, MA et VA).

III.5. CONCLUSIONS

L'étude des peuplements benthiques selon trois échelles biologiques et spatio-temporelles (dynamique mensuelle du recrutement post-larvaire sur un site, dynamique saisonnière de la macrofaune sur trois sites et répartition en 2000 de la mégafaune à l'échelle de la rade et des entités sédimentaires) a permis de définir la place de la crépidule et son rôle dans la dynamique d'évolution des peuplements (en terme de diversité spécifique et de structure taxo-trophique). Le suivi des paramètres environnementaux réalisé en parallèle du suivi des peuplements, à des fréquences adaptées à chaque compartiment et à chaque échelle, a permis d'appréhender le fonctionnement global de l'écosystème. La compétitivité et l'adaptabilité de la crépidule face aux interactions biotiques (compétition, prédation) et aux fluctuations de l'environnement ont ainsi pu être précisées.

Dynamique du recrutement post-larvaire

La dynamique de colonisation sur les collecteurs en 1999-2000, à RO, présente une forte variabilité. Les ***processus structurants majeurs dépendent de la saison*** :

- Avant juin : **prédation** et **température** de l'eau,
- juin à août : **compétition spatiale** (recrutements estivaux). Les suspensivores dominent alors largement. La ***variabilité inter-annuelle est liée à la nature et l'intensité des efflorescences phytoplanctoniques estivales***,
- automne : **compétition spatiale** (recrutements automnaux). Les suspensivores dominent toujours. La variabilité inter-annuelle est moins nette et les ***peuplements 1999 et 2000 convergent vers une structure pré-hivernale similaire***.

La **présence de la crépidule dans les taxons dominants** témoigne de la ***compétitivité et du fort potentiel d'adaptation aux fluctuations de l'environnement*** de cette espèce (même après blooms toxiques et sédimentations massives).

Macrofaune benthique

Les suivis des peuplements de macrofaune, de l'hydrologie et du sédiment des trois sites ateliers en 1999-2000 a permis de les caractériser écologiquement :

Le site **KE** (banc de maërl de Keraliou) montre une **saisonnalité marquée**, liée à ***l'eutrophisation*** : l'abondance des **déposivores toute l'année** est liée à celle de la ***matière organique*** et la dominance des **détritivores en été-automne** est liée aux ***débris phytogènes***. Ce site, compte tenu des faibles densités observées, ***n'est pas impacté par la crépidule***.

Le site **RO** (anse de Roscanvel) a une **diversité spécifique remarquable** malgré les fortes densités de crépidules. Cependant, **l'augmentation des dominances de polychètes opportunistes en 2000**, liée à **l'enrichissement du sédiment en pélites et matière organique** (biodépôts des crépidules) peut être interprété comme un ***premier signe de dégradation***. Les crépidules ont donc un ***impact indirect*** (via l'envasement induit) mais notable sur ***le peuplement qui pourrait évoluer*** vers une communauté type "strate à crépidules".

Le site **CA** (chenal au sud de Rozegat) présente une **structure taxo-trophique stable** malgré une forte eutrophisation (biodépôts). Les **espèces sensibles de l'endofaune sont exclues au profit de polychètes opportunistes** mais **l'épifaune est favorisée par les chaînes de crépidules** (complexification de l'habitat). Le balane *Elminius modestus* (espèce introduite) domine cette épifaune. Les crépidules, outre l'***impact indirect*** (via l'envasement induit) ont donc ici également un ***impact direct*** : le recouvrement du sédiment par les chaînes de crépidules modifie le peuplement originel mais crée **une troisième dimension à l'habitat qui initie une nouvelle compétition spatiale** sur le substrat « coquilles de crépidules ».

Mégafaune benthique

L'importance du stock et de l'aire de répartition de la crépidule par rapport au reste de la mégafaune montre la ***place importante prise par cette espèce dans la biocénose*** en 50 ans (*cf*. III.4.2.4). Sur les zones fortement colonisées par la crépidule (sauf le maërl, habitat déjà complexe), la **diversité spécifique totale est conservée mais la composition spécifique est modifiée**. **L'épifaune, comme pour la macrofaune, est favorisée** par les chaînes de crépidules. L'approche fonctionnelle souligne la **diversité et l'abondance des suspensivores et des prédateurs**, témoignant de l'***importance de la production primaire microphytique et des interactions biotiques*** dans ce compartiment.

Cette approche globale et intégrée de l'écosystème rade de Brest, alliée à une meilleure connaissance des caractéristiques biologiques de *Crepidula fornicata*, constitue un préalable indispensable à la compréhension des mécanismes de prolifération de cette espèce introduite et à l'identification de ses impacts sur le fonctionnement de l'écosystème.

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

CONCLUSIONS GENERALES - PERSPECTIVES

Dans le cadre général de la gestion des écosystèmes côtiers, l'approche consistant à associer un suivi des paramètres environnementaux avec celui des peuplements pélagiques et benthiques permet d'appréhender le fonctionnement global de l'écosystème étudié. En ce qui concerne la problématique des espèces proliférantes (en l'occurrence la crépidule en rade de Brest), cette approche permet également d'étudier les mécanismes d'adaptation et de régulation naturelle de l'envahisseur face aux fluctuations naturelles de l'environnement (hydroclimat) et aux perturbations anthropiques (eutrophisation par exemple). L'analyse des conditions favorables à la prolifération de la crépidule en rade permet d'expliquer le processus d'évolution de son aire de répartition et de son stock jusqu'en 2000. Leurs évolutions futures sont envisagées ci-après afin de faire des recommandations pour tenter d'en limiter l'extension et de sauvegarder ou de reconquérir des zones favorables au semis des juvéniles de *Pecten maximus* afin de pérenniser la pêcherie de coquilles Saint-Jacques en rade de Brest. Cette étude a également permis une description des peuplements benthiques soumis à cette invasion et constitue un état de référence de la mégafaune de la rade en 2000. Les impacts de la crépidule sur l'écosystème (colonne d'eau, sédiment et biocénoses) ont été précisés et des perspectives d'études sont proposées dans le cadre de la gestion intégrée de cet écosystème.

MECANISMES DE PROLIFERATION DE L'ESPECE INTRODUITE *CREPIDULA FORNICATA* EN RADE DE BREST

Adaptation de la crépidule aux fluctuations de l'environnement et régulation naturelle

La variabilité mensuelle du recrutement de la crépidule est liée à son cycle biologique (pics de recrutements estivaux et automnaux issus des pontes) tandis que la variabilité inter-annuelle est modulée principalement par les facteurs environnementaux (température, nature et intensité des efflorescences phytoplanctoniques, etc. ; Figure C-1).

La dynamique démographique (évolution des sex-ratio) est apparue plus stable à CA qu'à RO en 2000. La proportion de juvéniles augmente et atteint un maximum en été-automne (recrutement) et la transition du stade mâle au stade femelle semble plus fréquente (bien que continue sur l'année) au printemps-été pour les crépidules en chaînes libres. La période d'incubation des œufs (mi-février à octobre) a pu être précisée pour les femelles en phorésie

sur *Pecten maximus* en 2000. Cette période débute, cette année là, au moment du réchauffement de l'eau de fond (> 10°C) et implique (après un mois d'incubation) une période d'émission des larves véligères dans la masse d'eau coïncidant avec la période de production primaire printanière (source d'alimentation de ces larves). L'émission des larves est maximale (maximum de femelles participant aux pontes) de mai à mi-juillet, soulignant l'importance de la nature et de l'intensité des efflorescences secondaires (fin de printemps – début d'été) sur le cycle de vie de cette espèce (avec une phase pélagique estimée à un mois). Les émissions de larves issues des pontes précoces (mi-février à mi-mai) et tardives (août à octobre) sont moins intenses (moins de femelles participant aux pontes). La production annuelle d'œufs, estimée pour chaque population de chaînes libres étudiée en 2000, est de 6,6 à 9,1 millions d'œufs.m^{-2}.

L'étude de l'évolution des structures de taille des crépidules sur les deux populations de chaînes libres montre un pic de recrutement de juvéniles (> 1 mm) en été et un autre en automne (les larves issues des pontes précoces n'apparaissent pas dans ces populations). Malgré l'imprécision de la méthode, l'évolution de quelques classes d'âge est partiellement suivie et l'intensité des recrutements a pu être estimée. La station CA aurait connu un recrutement annuel relativement régulier de 1997 à 2000 (200 à 360 ind.m^{-2}.an^{-1}, soit 9 à 24% de la population). La station RO a présenté un recrutement très élevé en 1998 (estimé à 940 ind.m^{-2}, soit 40% de la population totale au printemps 1999), mais qui a chuté respectivement à 24% (370 ind.m^{-2}) puis 15% (120 ind.m^{-2}) des effectifs totaux de la population en 1999 et 2000. Ces chiffres, rapportés à la production d'œufs estimée en 2000, témoigneraient d'une forte mortalité associée aux phases larvaire et/ou post-larvaire.

Malgré une colonisation des fonds plus récente, RO présentait une densité de crépidules supérieure à celle de CA en 1999, mais qui a fortement diminuée (-40%) en 2000 pour atteindre une valeur similaire à celle de CA (soit 1300 à 1500 ind.m^{-2} pour 2,5 à 3,1 kg PS.m^{-2}). Une auto-régulation naturelle, la prédation par *Asterias rubens* (très abondante en 1999) et/ou l'impact de la pêche à la drague (ces deux derniers facteurs étant absents à CA) pourraient être à l'origine du déclin observé à RO.

Les mesures en trois dimensions des coquilles de crépidules ont permis d'établir des relations allométriques pour les deux sites (RO, CA), que ce soit pour les individus en chaînes libres ou ceux en phorésie. A cet égard, le taux de phorésie des crépidules sur les coquilles Saint-Jacques est très variable d'une coquille à l'autre, ce qui n'a pas permis d'appréhender son évolution. Une valeur moyenne de 14,4 crépidules par coquille Saint-Jacques est cependant estimée à RO en 1999-2000. Cette étude montre que le type de support influence plus la forme de la coquille que la variabilité spatiale. Ainsi, un aplatissement global (hauteur droite)

est observé sur les crépidules en phorésie par rapport à celles en chaînes libres, et ce pour les deux sites. Les différences entre les relations allométriques de ces populations apparaissent à partir d'une longueur droite de 10 mm, longueur qui correspondrait à la différenciation sexuelle de la majorité des juvéniles vers le stade mâle. La majorité des mâles ont une longueur droite comprise entre 10 et 43 mm. La taille moyenne des mâles, inférieure pour les crépidules en phorésie (22,5 mm) par rapport à celles en chaînes libres (27,5 mm), témoignerait d'une différenciation sexuelle plus précoce de ce stade. La majorité des femelles ont une taille comprise entre 27 et 55 mm, avec une moyenne de 36,5 mm quelle que soit la population considérée. L'étude de l'évolution des structures de taille des crépidules sur la population en chaînes libres à RO en 1999-2000, malgré l'imprécision de la méthode, permet d'amorcer une courbe de croissance (relation taille-âge, pour les deux premières années) qui est similaire à celles établies pour cette espèce dans la littérature sur plusieurs sites de la façade atlantique. Les taux de croissance légèrement plus faibles en 2000 par rapport à 1999 pourraient résulter d'une année 1999 globalement un peu plus chaude. En rade de Brest, le taux de croissance serait maximal de mai à août et nul en hiver (avec un ralentissement de la croissance en septembre et une reprise en avril). Si ces variations semblent synchrones pour toutes les crépidules, les valeurs absolues pourraient différer selon l'année, la classe d'âge ou la population considérée. La taille moyenne des individus peu après le recrutement (quelques millimètres) semble plus faible à CA par rapport à RO, malgré un taux de croissance estival similaire entre les deux sites. Des différences survenant lors de la vie larvaire, les forts taux de pélites et de matière organique à CA, ou des interactions biotiques (intra- et interspécifiques) propres à chaque site pourraient expliquer cette différence.

L'étude de la structuration des chaînes de crépidules a été réalisée sur les crépidules en phorésie sur *Pecten* à RO. Sur ce type de support, 77 à 87% des individus étaient associés en chaînes en 1999-2000. Une dynamique saisonnière est observée : le recrutement des juvéniles à partir de l'été provoquerait un allongement des chaînes primaires (fixation privilégiée sur les sommets) jusqu'à l'automne où leur "saturation" (toutes les positions apicales sont occupées) favoriserait la fixation en position secondaire sur les chaînes (plutôt que sur la coquille Saint-Jacques). Cette tendance confirme le comportement agrégatif des crépidules. En hiver, la migration des jeunes mâles récemment recrutés (sur les chaînes "saturées" en phorésie ou sur d'autres chaînes libres proches) vers le support coquille Saint-Jacques et/ou une mortalité plus importante des femelles âgées à la base des chaînes primaires en phorésie (devenant alors des chaînes libres) expliqueraient la diminution de la longueur et de la fréquence des chaînes primaires au profit des individus isolés. Au printemps, la longueur

moyenne des chaînes et, jusqu'à l'été, les proportions de chaînes secondaires et d'individus isolés diminuent. La transition du stade mâle au stade femelle, associée à une augmentation du taux de croissance pourrait alors avoir deux conséquences : (1) les mâles isolés deviennent suffisamment grands (et attractifs) pour initier de nouvelles chaînes primaires, et (2) les individus à la base des chaînes secondaires les plus anciennes atteignent une taille limite, impliquant une position précaire et le détachement de cette structure secondaire (qui devient alors une nouvelle chaîne libre). La progression très régulière (modélisable mathématiquement) des fréquences moyennes des structures de chaîne et des positions des crépidules en phorésie sur *P. maximus* à RO en 1999-2000 témoigne d'une structuration élaborée. L'optimisation de la répartition des bases et de la formation des chaînes, en fonction de la disponibilité des supports et de la dynamique des populations, permet à cette espèce de former une « population phorétique » structurée et potentiellement autonome en terme de reproduction. La structure des chaînes en phorésie la plus couramment observée sur *P. maximus* en 1999-2000 est constituée par une ou deux femelles à la base puis des mâles de plus en plus jeunes vers le sommet. La fréquence des tailles moyennes en fonction des positions dans la chaîne suggère que des positions successives dans la chaîne primaire peuvent être occupées par une même classe d'âge.

L'étude du contenu viscéral en pigments de la crépidule a permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques de la dynamique alimentaire de cette espèce en 2000 : l'ingestion peut être importante et rapide (quelques heures) quand la biomasse phytoplanctonique disponible augmente après une période de faible abondance. Le matériel ingéré est digéré en quelques jours. La teneur viscérale en pigments est un paramètre à fort *turn-over* qui nécessiterait un pas d'échantillonnage serré pour suivre son évolution temporelle. Cette teneur est globalement corrélée à la biomasse disponible à l'échelle de la saison de production primaire (mars à octobre), mais d'autres facteurs peuvent moduler l'intensité de l'ingestion, comme la température ou la composition spécifique du phytoplancton. La charge en MES et MOP de l'eau de fond ne semble pas avoir d'influence majeure à court terme sur l'alimentation (dans les limites atteintes en 2000 ; *cf.* pic du 3 mai associé à de fortes teneurs viscérales en pigments). L'état physiologique des individus et la part de la consommation sur d'autres compartiments trophiques (détritique, microphytobenthos, etc.) pourraient également influer sur l'ingestion de la production phytoplanctonique. L'étude de la composition isotopique du pied de la crépidule a confirmé le caractère intégrateur de cet organe. Une relation faible mais significative entre la taille

(longueur droite) des crépidules et le $\delta^{15}N$ est observée à RO en 2000. Cette tendance pourrait s'expliquer par des changements métaboliques liés à l'âge et induisant un fractionnement différent, ou par une sélectivité lors de l'ingestion différente chez les jeunes crépidules et les crépidules plus âgées. Le fractionnement mesuré sur le $\delta^{15}N$ moyen du pied de la crépidule la classe parmi les consommateurs primaires (alimentation sur la production primaire microphytique). Le fractionnement sur le $\delta^{13}C$ moyen indique une ressource assimilée dont la signature isotopique est nettement plus enrichie en carbone lourd que la MOP pélagique. Une sélection de la MOP pélagique lors de l'ingestion, un fractionnement pendant l'assimilation par les voies métaboliques, ou la consommation d'une autre ressource pourraient expliquer ce décalage. Pour appuyer cette dernière hypothèse, la gamme des valeurs isotopiques du microphytobenthos dans la littérature (*e.g.* Currin *et al*., 1995 ; Créach *et al*., 1997 ; Riéra *et al*., 1999, 2002 ; Sauriau *et al*., 2002) est plus proche des valeurs théoriques de la ressource trophique de la crépidule que de celles de la MOP pélagique. Une alimentation mixte de ce suspensivore, à la fois sur le compartiment microphytobenthique et, dans une moindre proportion, sur la MOP pélagique concorderait avec la signature isotopique observée. L'absence d'étude sur la signature isotopique du compartiment microphytobenthique en rade de Brest ne permet pas de conclure sur ce point.

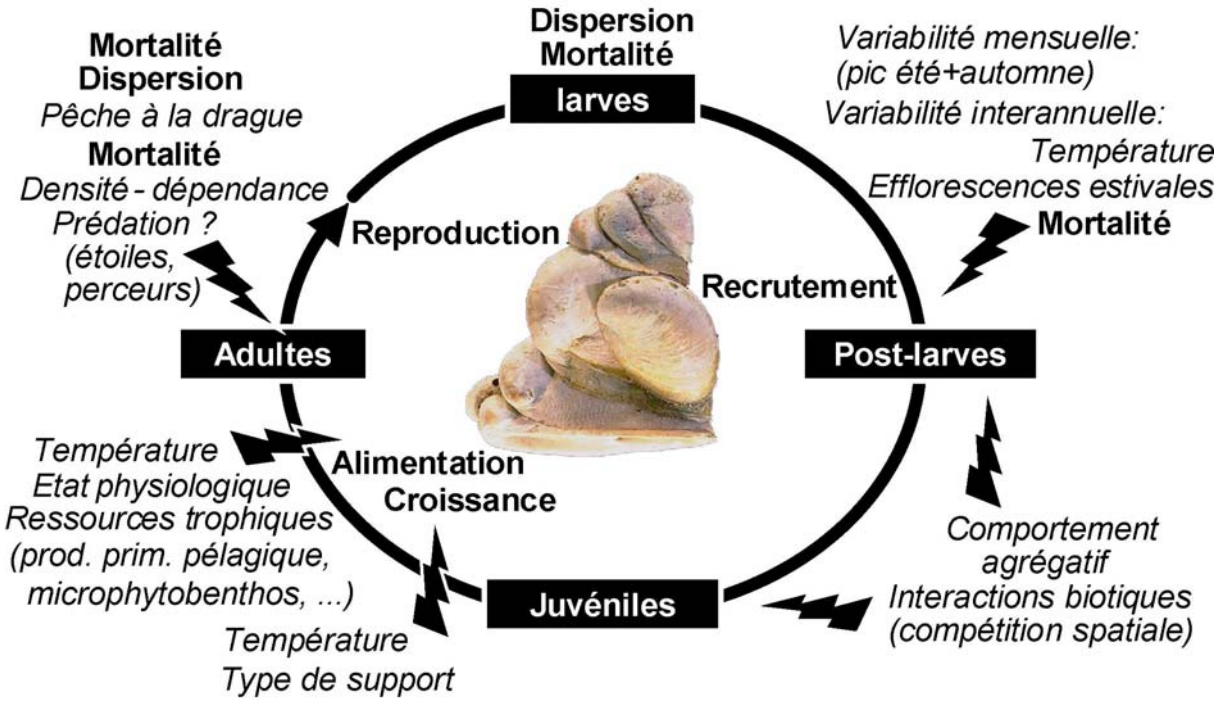


Figure C-1 : Schéma de synthèse des facteurs de régulations et d'adaptations du cycle biologique de *Crepidula fornicata* aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest.

Evaluation du stock de crépidules en 2000 et évolution depuis 1995

Le stock de crépidules a considérablement augmenté de 1995 à 2000, mais de façon agrégative. Les densités et biomasses modélisées montrent en 1995 plusieurs secteurs présentant de fortes densités de crépidules (> 200 ind.m^{-2}) : le chenal de l'Aulne, le chenal au sud du banc de Rozegat, l'anse de Roscanvel et le nord de la pointe de Lanvéoc. En 2000, les mêmes secteurs sont globalement retrouvés, mais avec des densités accrues (> 1000 ind.m^{-2}). Le secteur du chenal de l'Elorn (non échantillonné en 1995) présente également en 2000 de très fortes densités. L'étude de la variabilité spatiale du recrutement 1999 et celle des structures démographiques de cette population en 2000, montrent un recrutement important (l'augmentation du stock global de 1999 à 2000 est estimée à près de 24%) et continu au cours des quelques années précédentes sur la majeure partie de la rade. Ces résultats témoignent d'une dynamique de prolifération encore active et intense en 2000. La densité du recrutement en 1999 augmente localement selon un gradient croissant de densité (densité totale) de crépidules sur le fond, confirmant le caractère agrégatif de la dynamique de colonisation de cette espèce (métamorphose des post-larves favorisée par la présence d'adultes conspécifiques). Ainsi, l'accroissement du stock résulte principalement de l'augmentation des densités (et des biomasses) sur les secteurs déjà fortement colonisés en 1995, sans que ces bancs ne se soient considérablement étendus (à l'exception de la zone de Roscanvel). Le stock de crépidules estimé en 2000 est de **29,36 milliards d'individus pour 127125 tonnes PF**. Cependant, l'estimation de la capacité de charge maximale théorique (densité > 4800 ind.m^{-2} et biomasse > 7000 g PS.m^{-2}, soit environ 10,5 kg PF.m^{-2}) laisse supposer que certaines zones de la rade sont "saturées" en 2000 (bassin sud notamment). Il n'est pas possible de conclure à ce stade sur l'évolution ultérieure de ces zones (étalement, stabilisation ou déclin). Le rejet des crépidules draguées par les pêcheurs sur des zones encore peu colonisées pourrait favoriser le recrutement de jeunes individus (en raison du comportement grégaire de l'espèce) et amorcer un nouveau processus local de prolifération. L'apparition en 2000, par rapport à 1995, de nouvelles "taches" à fortes densités de crépidules entre les zones de pêche à la drague et le port du Tinduff (extrémité nord-ouest du banc de Rozegat, chenal à l'est du banc du Poulmic, chenal au sud de la pointe du Bindy) pourrait résulter de ce processus. Par ailleurs, les interactions intra-spécifiques (compétition trophique et spatiale) et la forte biodéposition engendrée par l'activité alimentaire des individus sur ces bancs pourraient induire une mortalité plus élevée et/ou modifier la dynamique de la population (recrutement, croissance). Plusieurs zones de la rade (anses du Moulin Blanc, de Roscanvel et du Fret, nord-est du banc de Keraliou, pointe du Bindy, anse du Poulmic, banc du Capelan, nord de Lanvéoc et un

secteur du chenal de l'Elorn) présentent un recrutement relatif (rapporté à la densité totale de crépidules) des individus nés en 1999 plus faible qu'ailleurs (augmentation de la densité locale inférieure à 22%). La dynamique de prolifération pourrait alors être localement enrayée, conduisant à une stabilisation ou régression progressive de la densité locale. Cependant, la saturation des zones ayant atteint la capacité de charge maximale pourrait provoquer un accroissement généralisé de l'aire de répartition des bancs à forte densité (étalement des agrégats). Il n'est pas possible dans l'état actuel des connaissances de conclure sur l'évolution ultérieure du stock total et de sa répartition et un nouveau suivi serait nécessaire dans les prochaines années pour préciser cette évolution et sa dynamique (Figure C-2).

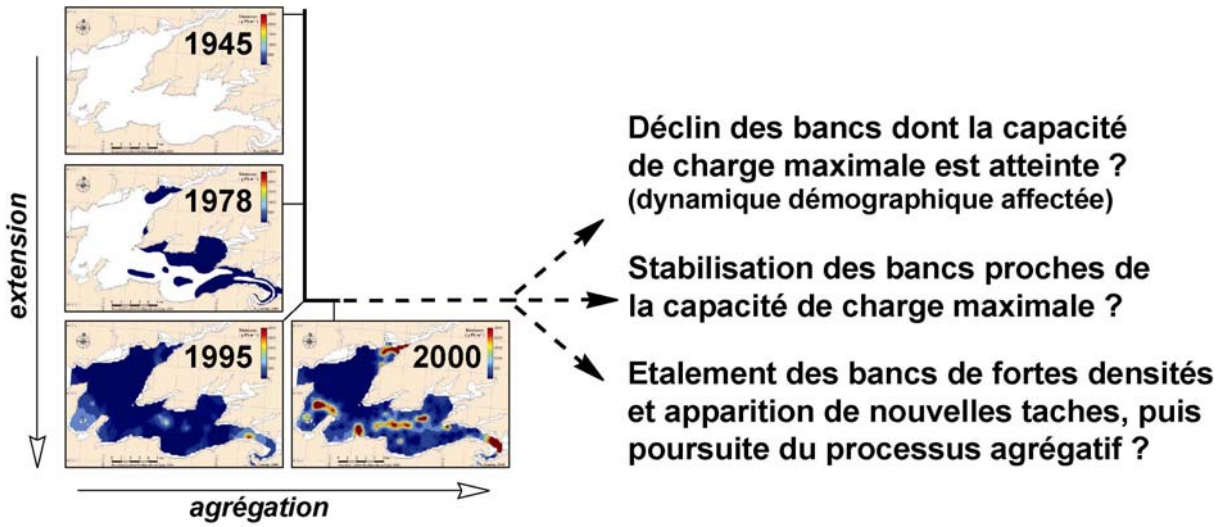


Figure C-2 : Dynamique de colonisation et de prolifération de la crépidule en rade de Brest : évolution du stock et de l'aire de répartition de 1945 (absente) à 2000 (cette étude) et processus hypothétiques d'évolution ultérieure.

IMPACTS SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME RADE DE BREST

Impacts sur l'environnement

La diminution progressive de la saisonnalité de la production primaire, liée aux changements temporels des limitations par les sels nutritifs (rapports de Redfield *et al*., 1963), est un trait majeur de l'évolution de l'environnement rade de Brest depuis les années 1970. Cette tendance résulte des apports croissants en nitrates par les rivières drainant les bassins versants (soumis à une intense activité agricole), mais aussi d'une reminéralisation de plus en plus efficace de la silice biogénique depuis le sédiment, permettant de soutenir des efflorescences phytoplanctoniques siliceuses en période estivale. Cependant, ces efflorescences secondaires sont (co-)dominées de plus en plus fréquemment par des

dinoflagellés (dont certains sont toxiques) depuis les années 1990, alors que la régénération de la silice biogénique par le sédiment est potentiellement maximale. Une limitation éventuelle par les phosphates est évoquée sans qu'il soit possible de conclure. Par ailleurs, l'étalement de la période de production primaire ne se traduit pas par une augmentation de la biomasse fraîche (chlorophylle *a*) intégrée sur l'année, mais par une augmentation de la biomasse dégradée (phéophytine *a*). Ce résultat, et celui concernant la régénération de la silice biogénique depuis le sédiment, semblent indiquer un rôle de plus en plus important des suspensivores benthiques (avec une contribution majeure de la crépidule) dans le contrôle de la production primaire planctonique. Le rôle éventuel des filtreurs dans le rétro-contrôle de cette production primaire témoignerait d'un fort couplage pelagos-benthos dans l'écosystème rade de Brest.

La concentration en phéophytine *a* dans le sédiment est la plus élevée à CA, alors que ce site présente la plus faible biomasse en phéopigments intégrée dans l'eau de fond (avec un coefficient [sédiment]/[eau de fond] de 18,8). Ce résultat confirmerait l'exportation massive de la production primaire pélagique vers le compartiment sédimentaire. Il s'expliquerait, compte tenu de l'absence de conditions hydrodynamiques favorisantes particulières, par l'activité trophique des suspensivores (filtration et biodéposition) et notamment des crépidules en fortes densités sur ce site. Ainsi, la filtration de l'eau de fond piégerait le matériel pélagique (ou benthique, issu de la production primaire dans le sédiment), *via* le compartiment biologique. Cette hypothèse, associée à une légère augmentation de la fraction organique du sédiment dans les zones fortement colonisées, est actuellement étudiée par les chercheurs du LEMAR à Rozegat, par des mesures de flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment et d'activité de filtration *in situ* le long d'un gradient de densité de crépidules. Le piégeage benthique de la biomasse pigmentaire pélagique est également observé à RO, dans une moindre mesure ([sédiment]/[eau de fond] proche de 8), alors que la concentration sédimentaire en phéophytine à KE peut s'expliquer par l'importance du matériel frais produit au fond.

La production journalière de biodépôts par la crépidule en rade est estimée en 2000 à **21019 ± 5360 tonnes PF (dont 5255 ± 1340 tonnes PF de matière organique)**. La répartition des biodépôts serait proportionnelle à la répartition des densités de crépidules et pourrait atteindre localement 3,2 kg PF.m^{-2}.j^{-1} (dont 0,8 kg PF.m^{-2}.j^{-1} de matière organique) pour une densité de crépidules de 4548 ind.m^{-2} (valeur maximale observée en 2000). Le rôle de la crépidule, comme facteur majeur d'eutrophisation benthique (au sens de l'enrichissement en matière organique du sédiment) est ainsi mis en évidence.

Impacts sur les peuplements benthiques

L'étude du recrutement des post-larves d'invertébrés benthiques sur des collecteurs artificiels permet d'établir un schéma général de la dynamique de colonisation de ce type de substrat à RO. Peu après l'immersion (fin d'hiver, début du printemps), la diversité taxonomique augmente rapidement, mais ce sont les hydrozoaires et des taxons dominants de la méiofaune (copépodes, ostracodes, nématodes et acariformes) qui colonisent massivement les substrats vierges. Les polychètes syllidés (principalement des exogoninés, prédateurs des hydrozoaires) et les spongiaires s'installent ensuite et voient leurs densités augmenter jusqu'en juin. La prédation (par les exogoninés pour les hydrozoaires et par les nudibranches pour les spongiaires), d'autant plus importante que l'immersion des collecteurs a été précoce, et la température de l'eau sont alors les processus structurants majeurs de la dynamique de colonisation à cette période. De juin à août, le recrutement important de nombreuses autres espèces de la macrofaune (bryozoaires, polychètes sédentaires, prosobranches et bivalves), dans un contexte d'abondances maximales de la méiofaune et de macroalgues, vient complexifier le peuplement macrobenthique. A partir de cette date, les suspensivores dominent largement le peuplement recruté sur les collecteurs (75 à 98% des densités). La compétition spatiale entre les espèces est un premier facteur structurant la dynamique du peuplement à cette période (*e.g.* les spongiaires sont limités par la colonisation croissante par les bryozoaires et les serpulidés), mais le facteur majeur responsable de la variabilité inter-annuelle observée est la nature et l'intensité des efflorescences phytoplanctoniques estivales (Chauvaud et Thouzeau, soumis). Ainsi, l'occurrence d'un bloom toxique (comme en 1995) ou une sédimentation post-bloom massive (comme en 1999) peuvent avoir une forte répercussion sur la diversité et l'abondance des espèces suspensivores captées (spongiaires, certains prosobranches, bivalves et serpulidés). Les fortes mortalités associées à ces événements ponctuels et l'espace laissé vacant sur les supports induit alors un retour vers un "état initial" du peuplement dont peuvent profiter temporairement certaines espèces opportunistes (comme les spirorbes et les copépodes, taxons à fort *turn-over*, en 1999). Les recrutements automnaux des espèces de la macrofaune (dont les prosobranches et les bivalves) rétablissent ensuite une dynamique de colonisation dominée par la compétition spatiale. La présence des crépidules dans les taxons dominants en été et en automne, même après un bloom toxique (*cf.* 1995) ou une sédimentation massive (1999), prouve la compétitivité de cette espèce et son fort potentiel d'adaptation aux fluctuations de l'environnement.

Impacts sur la macrofaune

Le suivi de la macrofaune benthique a permis de caractériser les peuplements sur chacun des trois sites ateliers. En particulier, la comparaison des peuplements de macrofaune à CA et RO a permis de comprendre l'impact de la crépidule sur les autres espèces associées et l'évolution potentielle de la structure taxotrophique du peuplement macrobenthique lors de l'évolution vers un stade avancé de colonisation par la crépidule (recouvrement total et envasement). Les dynamiques esquissées sur chaque site nécessiteraient cependant un suivi plus long pour conclure sur la saisonnalité et les évolutions inter-annuelles observées.

Le peuplement de macrofaune de KE présente une saisonnalité marquée (déjà observée sur ce site par Grall, 2002), conséquence indirecte de l'eutrophisation des eaux de la rade, avec la prolifération d'épiphytes sur les thalles calcaires en été et l'enrichissement en matière organique du sédiment qui favorise les déposivores. La crépidule, compte-tenu de ses faibles densités, n'a pas d'impact notable sur ce site. Le peuplement de macrofaune à RO est remarquablement diversifié malgré les fortes densités de crépidules. Cependant, les premiers signes d'une dégradation due à l'enrichissement en pélites et en matière organique du sédiment (impact de la biodéposition par la crépidule) sont visibles en 2000. A terme, il est probable que cet habitat et son peuplement évoluent vers un état proche de celui observé à CA. Finalement, le peuplement de macrofaune à CA semble être le plus stable au niveau de sa structure taxo-trophique, malgré une forte eutrophisation benthique (envasement par les biodépôts) et la dominance d'espèces introduites (*Elminius modestus*, *Crepidula fornicata*). Si sa richesse taxonomique est globalement inférieure à celle de RO, elle reste relativement forte, même par rapport au peuplement de maërl réputé pour sa biodiversité exceptionnellement élevée (Grall, 2002). Ce résultat est dû *pro parte* à la complexification de l'habitat créée par l'enchevêtrement des coquilles de crépidules. Les premiers stades de colonisation par la crépidule (*cf.* RO) se traduisent par une prolifération massive de l'espèce, mais l'impact en terme d'enrichissement en matière organique du sédiment n'est pas instantané (surtout si l'hydrodynamisme limite l'envasement). L'impact écologique est alors globalement positif dans un premier temps, en augmentant la biodiversité de la strate ; la chute des indices de diversité traduisant la dominance de la crépidule n'implique pas une perte de diversité spécifique ni un déséquilibre important des structures taxonomiques à l'échelle du peuplement. Par contre, la plupart des espèces sensibles de l'endofaune (dont les bivalves à fort intérêt halieutique) sont progressivement exclues au profit de polychètes opportunistes. Le site CA, anciennement colonisé par la crépidule et dont les densités et l'envasement induit

sont stables, pourrait alors représenter le stade ultime d'évolution (seuil de densité-dépendance atteint après un fort envasement du sédiment originel) et définir un habitat à part entière des fonds de la rade de Brest : la **strate à crépidules**, au sens biosédimentaire et écologique du terme. Cette communauté n'est cependant pas figée et reste sensible aux perturbations naturelles ou anthropiques : blooms toxiques, épisodes de sédimentation massive, hydroclimat, compétition spatiale sur le substrat "coquilles de crépidules", etc.

La strate à crépidules est définie par rapport à un contexte géographique (place dans l'écosystème à plus grande échelle, influence des habitats environnants) et historique (sédiment et peuplement d'origine, vitesse de colonisation). En baie de Marennes-Oléron, De Montaudouin et Sauriau (1999) ont décrit, parmi les taxons dominants des peuplements de macrofaune des vases subtidales, les espèces significativement associées aux crépidules : *Heteromastus filiformis* et némertes pour l'un des sites (avec 1355 crépidules.m^{-2}), *Notomastus latericeus*, *Euclymene oerstedii* et *Maldane glebifex* pour l'autre (avec 72 crépidules.m^{-2}). Ces auteurs ont montré une diversité spécifique et une abondance totale de la macrofaune plus fortes en présence de crépidules sur ces vases. Sur l'ensemble de la baie de Marennes-Oléron, des spionidés (*Aonides oxycephala*, *Prionospio malmgreni* et *Malacoceros fuliginosus*), un eunicidé (*Marphysa bellii*) et des terebellidés (*Amphitrite figulus*) étaient préférentiellement répartis dans les bancs de crépidules (De Montaudouin et Sauriau, 2000). Ces exemples de la littérature montrent que la composition taxonomique des peuplements associés à la strate à crépidules peut être très variable d'un écosystème à l'autre, même si des tendances générales sont retrouvées : modification de la biodiversité, dominance d'espèces tolérantes et opportunistes de déposivores dans l'endofaune au détriment des suspensivores sensibles de l'endofaune, …

Enfin, si la crépidule domine à CA par sa biomasse, les densités sont dominées par une autre espèce invasive : *Elminius modestus*, espèce originaire d'Australie et de Nouvelle-Zélande. Introduite en Angleterre par des navires (individus fixés sur la coque ou larves présentes dans les eaux de ballast ; Crisp, 1958), elle s'est rapidement répandue sur les côtes européennes (de l'Allemagne à Gibraltar ; Barnes et Barnes, 1960, 1966). Sa tolérance pour une large gamme de température, de salinité et de turbidité de l'eau, et sa croissance rapide (elle peut atteindre 6 mm en 40 jours) lui assurent une forte compétitivité avec les balanes indigènes (*Chthamalus spp.*, *Balanus spp.*, *Semibalanus balanoides*). Ces caractéristiques lui permettent aussi de coloniser des milieux où les autres balanes sont absentes. La forte dominance de ce crustacé cirripède à CA est un exemple remarquable de compétition spatiale sur un compartiment (épifaune) occupant un habitat déjà "saturé" par la crépidule. Les

impacts éventuels sur la dynamique de population de *C. fornicata* (structuration des chaînes, recrutement, croissance, mortalité) et sur les flux pélago-benthiques (sels nutritifs, carbonates) à l'interface eau-sédiment, restent à étudier.

Impacts sur la mégafaune

La cartographie du mégabenthos de la rade de Brest en 2000 et l'analyse des peuplements ont montré une richesse taxonomique forte à l'échelle des entités sédimentaires. La diversité locale (échelle de la station) des sédiments meubles entourant le centre rade serait plus importante qu'ailleurs. L'importance du stock et de l'aire de répartition de la crépidule par rapport aux biomasses locales et moyennes de la mégafaune hors crépidules souligne la place qu'a prise cette espèce dans la biocénose de cet écosystème en 50 ans. La présence des crépidules, même en fortes densités, ne modifie pas la diversité spécifique totale (à l'échelle locale et à celle de l'entité sédimentaire), mais la baisse des indices de diversité est d'autant plus marquée que cette espèce est abondante : à l'échelle de la station, l'indice de Shannon-Weaver (H') est inférieur à 2 et l'équitabilité (indice J de Piélou) est inférieure à 35% à partir de 200 crépidules.m^{-2}. Par ailleurs, la présence des chaînes de crépidules (à partir de 250 ind.m^{-2}) crée un substrat favorable à l'épifaune (comme cela a été également montré pour la macrofaune) et induit une augmentation légère mais significative de la mégafaune associée. A l'échelle des entités sédimentaires, cette tendance est surtout perceptible sur les sables (au sens large), sur les sédiments envasés et au sein de la strate à crépidules, mais pas sur le maërl (dont la complexité architecturale du substrat est déjà importante) ni en centre rade (où la crépidule est peu abondante).

L'approche fonctionnelle de l'étude des peuplements de mégafaune benthique montre que les suspensivores et les prédateurs, aux deux extrémités de la chaîne alimentaire, sont les groupes trophiques les plus diversifiés et les plus abondants sur toutes les entités sédimentaires de la rade. Ce résultat témoigne d'une biocénose, à cette échelle biologique (mégafaune), dont le fonctionnement dépend principalement de la production primaire microphytique et des interactions biotiques (prédation = facteur de régulation). Le caractère eutrophe des eaux de la rade est également mis en évidence par l'abondance (en densité et en biomasse) des suspensivores autres que la crépidule sur les zones à fortes densités de crépidules. Cependant, et comme pour la macrofaune, les espèces de la mégafaune endogée sensibles à l'eutrophisation du sédiment induite par les biodepôts disparaissent au profit d'espèces tolérantes et ou opportunistes et de l'épifaune.

Impacts à long terme

La modification irréversible de l'habitat d'origine classe la crépidule parmi les ***ecosystem engineer*** (Crook, 2002) caractérisés par :

- la création d'un habitat particulier (3 dimensions) : les chaînes enchevêtrées. C'est l'effet autogénique : sa présence crée une structure nouvelle ;
- l'envasement de l'interface eau/sédiment (biodéposition). C'est l'effet allogénique : sa présence modifie indirectement la structure de l'habitat.

La biodiversité est localement équivalente aux autres habitats, mais la structure taxo-trophique du peuplement originel est modifiée. Les espèces déposivores opportunistes et suspensivores épigés sont favorisées. Cependant, à l'échelle de la rade, les risques à long terme sont :

- l'homogénéisation des fonds,
- la disparition des peuplements caractéristiques associés aux anciens habitats,
- la raréfaction progressive des espèces sensibles à l'envasement du sédiment (dont certaines espèces halieutiques).

Parmi les conséquences majeures de l'extension éventuelle des fonds fortement colonisés par la crépidule, une diminution de la biodiversité globale et des impacts socio-économiques (pêcheries) de plus en plus importants sont à craindre.

APPLICATIONS DES ACQUIS DE CE TRAVAIL ET PERSPECTIVES

<u>Choix de zones de nettoyage des fonds pour tenter de limiter l'extension de la crépidule et pérenniser la pêcherie de coquilles Saint-Jacques</u>

Les connaissances acquises dans cette étude sur l'évolution de l'aire de répartition et du stock de crépidules soulignent la prolifération intense de la crépidule de 1995 à 2000. Des stations du bassin sud et du chenal de l'Elorn ont d'ores et déjà atteint la capacité de charge maximale théorique (biomasse > 7000 g $PS.m^{-2}$). Ces secteurs, fortement envasés et devenus impropres à l'installation des recrues de coquilles Saint-Jacques sur les fonds, ne permettent plus une utilisation rentable des dragues pour l'exploitation commerciale du gisement de coquilles Saint-Jacques (surtout dans le contexte législatif de limitation du temps de pêche appliqué en rade). Les temps de tri sur le pont des bateaux sont devenus en effet trop grands, au regard des temps de pêche alloués par les gestionnaires du gisement, et la proportion de

coquilles Saint-Jacques dans les refus de dragues n'est plus suffisante. Le fort taux d'envasement de ces zones et les modifications de la nature des peuplements benthiques qu'il a engendré conduisent aujourd'hui les scientifiques responsables du programme visant à limiter la prolifération de la crépidule en rade à privilégier en priorité les zones pas encore trop colonisées par la crépidule. Ainsi, la zone de Roscanvel serait prioritaire au vu des densités actuelles de crépidules et de coquilles Saint-Jacques (zone traditionnelle de pêche en rade). Les fonds de ce secteur ne sont pas encore trop envasés, les coquilles Saint-Jacques y sont encore présentes en quantité, et les densités de crépidules permettent encore globalement le dragage par les pêcheurs. Au printemps 2005, un essai grandeur nature de nettoyage des fonds sera entrepris sur une zone de 75 à 100 hectares fermée à la pêche pendant 2 ans. Au total, 1200 tonnes de crépidules devraient être enlevées de la zone ; le suivi scientifique (dans le cadre du programme INVABIO) consistera à suivre les changements de la nature sédimentaire et des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment engendrés par ce nettoyage, ainsi que la recolonisation des fonds par les organismes benthiques (dont la crépidule bien évidemment). Parallèlement à ce suivi, 3 millions de juvéniles de coquilles Saint-Jacques (taille : 3 cm) seront semés sur la zone nettoyée pour être récoltés 3 ans après.

Il est clair que parmi les critères de choix des zones à nettoyer, l'existence d'un type sédimentaire favorable à *Pecten maximus*, des fonds exploitables à la drague et des densités limitées de prédateurs et de compétiteurs naturels, sont des éléments à prendre en compte. Au vu de la répartition de la coquille Saint-Jacques en 2000, la zone pointe d'Armorique – Lanvéoc – Pen ar Vir – ouest de Rozegat constitue une autre alternative. En particulier, cette zone présente des densités de prédateurs faibles contrairement au banc de crépidules de l'anse de Roscanvel (fortes densités de *Asterias rubens*) et au chenal au sud de Rozegat (fortes densités de *Ocenebra erinacea*). Une autre solution pour pérenniser le stock de *P. maximus* consisterait à semer des juvéniles sur des zones épargnées par la crépidule, comme le nord ouest du centre rade (bien que les fonds soient difficilement draguables). Cette solution aurait pour avantage de maintenir des géniteurs dans des zones peu enclines à être colonisées par la crépidule, mais il est probable que les courants de marée sur ce secteur limitent l'installation de post-larves de *Pecten* sur les fonds. Pour conclure, les zones encore épargnées par la crépidule mais pour lesquelles les conditions environnementales seraient favorables à sa prolifération (hydrodynamisme modéré, présence de substrats pour la fixation), doivent être préservées pour éviter l'implantation de nouvelles colonies. Cela suppose de limiter au maximum les rejets de pêche ou des opérations de nettoyage sur ces zones encore vierges.

Couplage pelagos/benthos : impact de la crépidule sur la production primaire pélagique

Suite à l'hypothèse émise quant au rôle de la crépidule sur le fonctionnement de l'écosystème rade de Brest (contrôle des successions phytoplanctoniques par le piégeage de la BSi à l'interface eau-sédiment ; Chauvaud *et al*., 2000), un premier essai de validation de l'impact de la crépidule sur les flux de silicates à l'interface eau-sédiment a été réalisé au laboratoire (incubations de carottes). Les résultats obtenus ont confirmé le rôle majeur joué par la crépidule sur le piégeage de la silice biogénique ; ils ont conduit à l'établissement de bilans nets saisonniers entre les besoins en silicates nécessaires à soutenir une production primaire de nature siliceuse et les apports issus des rivières et de la reminéralisation benthique (Ragueneau *et al*., 2002). Les résultats montrent que la reminéralisation benthique des silicates associée aux bancs de crépidules serait aujourd'hui essentielle pour soutenir des floraisons estivales de diatomées. Le même type de validation est actuellement en cours à partir d'incubations *in situ* à l'aide d'enceintes benthiques. Les résultats obtenus fournissent des flux benthiques de silicates encore plus élevés que ceux obtenus au laboratoire ; un exercice d'intercalibration s'avère donc nécessaire entre les deux approches expérimentales. Une fois cet exercice réalisé, les bilans saisonniers de flux calculés pour différentes densités de crépidules seront spatialisés à l'échelle de la rade, à partir de la cartographie des densités et biomasses de crépidules réalisée en 2000. Le gain obtenu dans l'obtention des bilans (précision et variance associée) et la possibilité de tester l'impact du nettoyage d'une zone géographique donnée sur ces bilans devraient constituer des outils d'aide à la décision précieux pour les gestionnaires de l'écosystème rade de Brest.

Gestion intégrée et aide à la décision

Cette thèse est un exemple de travail d'acquisition et de traitement statistique et géostatistique de données biologiques pouvant constituer une étape essentielle dans un processus de gestion de la zone côtière en rade de Brest. Dans cette perspective, il est utile de définir et préciser le terme de gestion intégrée, concept très actuel mais dont le sens est quelquefois flou ou variable. La complexité est une des caractéristiques-clés de la zone côtière, produit des interactions complexes entre des facteurs tels que l'environnement physique, l'écologie, la structure sociale et le contexte historique de la zone en question (Doody, 2003). Le dynamisme qui caractérise ces zones est une cause de problèmes pour sa législation : les frontières administratives y sont rarement basées sur des frontières naturelles et les activités sectorielles transcendent souvent les frontières administratives. Finalement, il n'y a pas de formule simple pour définir les limites de la zone côtière. De ce fait, Il y a un

besoin évident d'une approche intégrée et flexible pour l'organisation et la gestion des ressources marines afin d'en assurer la gestion à long terme (Ngoile et Horrill, 1993).

L'homme fait une variété d'usages des ressources côtières, utilisées notamment pour diversifier les économies locale et nationale, l'aquaculture, le tourisme et les loisirs (Humphrey *et al*., 2000). Or cet usage extensif introduit des facteurs qui provoquent un déséquilibre dans le processus naturel (Ngoile et Horrill, 1993). La pression humaine sur la zone côtière est forte et ses activités ne sont pas sans impact : au niveau européen, plus de 70% des côtes sont actuellement hautement menacées suite aux impacts humains directs et indirects (Brynt *et al*., 1996 *in* Burbridge et Humphrey, 2003). En rade de Brest, des problèmes de marées vertes et de dégradation de la qualité des eaux ont été identifiés depuis longtemps déjà.

Durant les dix dernières années, une prise de conscience croissante des dommages provoqués par les nombreuses formes d'activités humaines sur les systèmes côtiers et les ressources naturelles s'est développée (Burbridge et Humphrey, 2003). Les demandes croissantes de gestion de la zone côtière résultent de la perte des ressources marines vivantes (habitats naturels et biodiversité), de changements profonds néfastes aux systèmes écologiques (dus par exemple à la dégradation de la qualité de l'eau), de la diminution de l'espace ouvert au public (compétition pour l'espace), et de l'érosion de la côte (Humphrey *et al*., 2000). Le terme Integrated Coastal Zone Management (ICZM = gestion intégrée des zones côtières) a été inventé pour décrire des efforts multisectoriels, multidisciplinaires, à implications sociopolitiques et scientifiques réalisés en zone côtière (Helly *et al*., 2001). Le besoin de trouver des solutions efficaces pour résoudre les conflits d'usages en est le premier but (Mac Creary *et al*., 2001). L'idée est d'améliorer la coopération entre les acteurs concernés pour développer un sens général de la responsabilité face à l'environnement (Burbridge et Humphrey, 2003). La gestion intégrée des zones côtières est définie par la Commission Européenne (1996) comme « *un processus continu ayant pour but général de mettre en place un développement durable dans les zones côtières et de maintenir leur diversité. Elle a pour but, par une gestion plus efficace, d'établir et de maintenir des niveaux d'usage, de développement et d'activité durables en zone côtière et éventuellement d'améliorer l'état de l'environnement côtier* » (O'Hagan et Cooper, 2001).

Le Conseil Européen reconnaît depuis le début des années 1990 le besoin d'une approche stratégique pour planifier et gérer les zones côtières dans le but d'optimiser leur contribution à la diversification économique à long terme et au développement régional durable (Burbridge et Humphrey, 2003). La recommandation du Parlement Européen et du

Conseil de l'Europe du 30 mai 2002 concernant la mise en œuvre de la gestion intégrée des zones côtières en Europe souligne l'importance de développer un bilan et des stratégies nationales pour la gestion intégrée des zones côtières. Comme les autorités locales prennent plus de 90% des décisions sur le littoral européen, il est important qu'elles soient impliquées dans le développement de la recherche appliquée marine et côtière (Doody, 2003). L'Europe joue un rôle important en influençant les activités des états membres, d'autant plus qu'il y a « *une demande substantielle du public et des politiques pour la conservation des zones et leur développement durable* » (Humphrey *et al*., 2000).

Alors que le besoin d'une gestion intégrée de la zone côtière est largement reconnu, le développement de mesures concrètes reste très difficile en raison des divergences fondamentales entre les différents codes de législation et du nombre d'organismes qui interviennent (O'Hagan et Cooper, 2001). Ces réponses, à l'échelle européenne, sont donc largement fragmentées (Humphrey *et al*., 2000) et se font par l'intermédiaire de la législation européenne et internationale déjà existante (O'Hagan et Cooper, 2001) :

- Le programme de protection de l'héritage mondial culturel et naturel de l'UNESCO (1976), avec des *National Heritage Area* (NHA) : 31 sites ont des composantes marines ou côtières en France ;

- La Directive Oiseaux (1979), apparue du besoin de protéger les espèces sauvages d'oiseaux aussi bien que leurs habitats : Désignation de SPA, *Special Protected Areas* ;

- La Directive Habitats ou Natura 2000 (1992) : désignation de SACs (*Special Areas for Conservation*) requises pour la protection d'habitats naturels, de la flore et de la faune. Ces habitats naturels incluent des estuaires, des vasières et des bancs de sable non couverts par l'eau à marée basse, et des baies et anses peu profondes. Cette directive a été adoptée en 1992 et les états membres avaient deux ans pour l'inclure dans leur loi nationale ;

- La Convention RAMSAR sur les zones humides (1971, 1986 pour la France) : il s'agit principalement d'eaux douces et saumâtres abritant souvent des populations d'oiseaux mais les textes prévoient aussi la protection de zones marines peu profondes.

Les Directives de l'Europe sont probablement les meilleures options pour établir une structure légale obligatoire pour la gestion intégrée des zones côtières tout en permettant le niveau approprié de flexibilité nécessaire pour prendre en compte les différents arrangements institutionnels et les diverses situations à travers l'Europe (Humphrey *et al*., 2000) ou au sein d'une nation.

Les approches volontaires ont prouvé leur efficacité à l'échelle locale mais il y a des limites à ce qui peut être réalisé en l'absence de tout système national pour coordonner et

intégrer les plans et les initiatives de gestion au sein de secteurs publics et privés (Burbridge et Humphrey, 2003). Or le succès de toute mesure de gestion des zones côtières dépend plus que tout d'une législation efficace et de son application (O'Hagan et Cooper, 2001). La notion de conflit est intrinsèque à la gestion des zones côtières (Mac Creary *et al*., 2001) : les groupes de pressions d'intérêts particuliers s'efforcent généralement de diriger les décisions de gestion vers leur propre intérêt. Au niveau local, il y a rarement une acceptation immédiate par ceux qui vivent et travaillent sur la côte de la nécessité de développer, pour des secteurs en compétition, une stratégie commune de gestion de la zone et de ses usages (Doody, 2003). Ces partenariats dépendent de la volonté politique et de l'engagement des organismes et des individus privés, chacun ayant des priorités différentes et souvent conflictuelles (Burbridge et Humphrey, 2003). Or les différents acteurs ont certaines difficultés à développer une compréhension commune des faits relatifs à un problème particulier de gestion des ressources et à obtenir un langage commun pour en discuter (Helly *et al*., 2001).

L'existence de connaissances scientifiques précises est le deuxième facteur majeur nécessaire pour la mise en place d'une politique raisonnée de gestion des ressources marines côtières, avec l'implication des communautés et autres groupes d'usagers. En effet, la base d'une organisation et d'une gestion intégrée tient toujours dans les usagers des ressources (Ngoile et Horrill, 1993) ; c'est leur contribution, leur engagement et leur bonne volonté qui va mener le processus de toute stratégie de gestion : une fois la base fermement établie, elle peut être soutenue par des mécanismes de coordination régionaux et nationaux (Ngoile et Horrill, 1993). L'effort de collecte des données est donc un maillon essentiel du processus, pourtant il a souvent échoué à fournir des informations adéquates aux gestionnaires dans le cadre de la gestion intégrée des zones côtières. En effet, les problématiques de recherche sont souvent déterminées sur la base d'exigences scientifiques plutôt que sur le besoin de résoudre les problèmes pratiques de terrain : il peut donc être difficile d'appliquer les résultats des recherches à la formulation de mesures et à la gestion pratique (Doody, 2003). De plus, l'approche actuelle de la recherche scientifique sur les zones côtières reste sectorisée ; même la communication entre scientifiques de différentes disciplines est limitée (Ngoile et Horrill, 1993). Dans le cadre de ce travail, le recueil et l'homogénéisation de données météorologiques, hydrologiques et biologiques (pour certaines sur 30 ans) permettent d'identifier les problèmes et les besoins et facilitent l'acquisition de nouvelles données pour satisfaire ces besoins. (Doody, 2003). Ces données, associées au contexte rade de Brest, forment des informations qui une fois analysées permettent une meilleure compréhension des

phénomènes naturels. Cette compréhension ouvre la porte à la gestion et ainsi à la possibilité d'une action durable sur la zone (Doody, 2003). Les informations collectées sont :

- disponibles : on sait quelles informations existent ;
- accessibles : informations pertinentes disponibles, accès possible, format pouvant être utilisé par les technologies disponibles ;
- appropriées : nature, qualité et unité des données ;
- crédibles : les utilisateurs des données doivent avoir confiance en leur validité.

La qualité et l'adéquation de ces informations autorisent de meilleures capacités de modélisation et de traitements informatiques, améliorant la nature des suivis côtiers nécessaires pour assurer le succès d'une gestion intégrée des zones côtières (Helly *et al*., 2001). Cette étape d'intégration et d'utilisation de données scientifiques dans des systèmes informatiques ne doit pas être coupée des biologistes à l'origine de leur acquisition : l'utilisation des systèmes informatiques est souvent assurée par des experts du software mais non des données biologiques, d'où le risque d'introduction d'erreurs non intentionnelles, menant souvent à des résultats aberrants (Helly *et al*., 2001).

Si un processus de gestion intégrée des zones côtières est lancé pour la rade de Brest, il devrait respecter les huit étapes recommandées par Doody (2003) :

- 1/ faire le bilan exhaustif des acteurs concernés ;
- 2/ identifier les objectifs (points d'accords et de désaccords) ;
- 3/ identifier les questions scientifiques ou socio-économiques à étudier ;
- 4/ analyser les données disponibles ;
- 5/ développer des options et choisir une solution consensuelle ;
- 6/ s'accorder sur les actions ;
- 7/ les mettre en œuvre ;
- 8/ et assurer le suivi de l'efficacité des mesures décidées, les adapter si besoin.

Ce travail participe donc aux étapes 3, 4 et 5 du processus. Il inclut des propositions sur la façon dont les résultats peuvent être appliqués au problème, ce qui est une demande des parties non scientifiques concernées (Doody, 2003).

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

Afli A., 1999. *Variabilité temporelle du benthos de la partie orientale du Golfe du Morbihan (Bretagne)*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 194 p.

Afli A. et F. Chénier, 2002. Etat de santé de la macrofaune benthique et rôle des espèces invasives dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Vie et Milieu* 52 (1): 43-57.

Aminot A. et M. Chaussepied, 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Publication CNEXO* 15: 177-192.

Anderson D.M, P.M. Glibert et J.M. Burkholder, 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25 (4b): 704-726.

Anonyme, 1977. Schéma d'Aptitude et d'Utilisation de la Mer (S.A.U.M.) de la rade de Brest. Etude analytique et méthodologique. *D.D.E. Finistère*: 169 p.

Anonyme, 2003. S.A.G.E. de l'Aulne. Etat des lieux et pré-diagnostic. *Rapport Sogreah-praud, Conseil Général du Finistère*: 2 tomes, 204 p. + atlas.

Ansell A.D., 1974a. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Abra alba* from the Clyde Sea area. *Marine Biology* 25: 23-20.

Ansell A.D., 1974b. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Chlamys septemradiata* from the Clyde Sea area. *Marine Biology* 25: 20-23.

Auffret G., 1969. Etude du site du port de Brest, étude sédimentologique. *Groupe d'Etudes Atomiques. Marine nationale*. 25 p.

Auffret G., 1983. *Dynamique sédimentaire de la marge continentale celtique. Evolution cénozoïque. Spécificité du pleistocène supérieur et de l'holocène*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bordeaux I: 335 p.

Bacher C. et P.-G. Sauriau, 1995. Structure spatiale et cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron: première approche par la méthode du krigeage. *ICES Marine Science Symposia* 199: 231-246.

Baclet G., R.C. Le Roy *et al*., 1980. Schéma d'Aptitude et d'Utilisation de la Mer (S.A.U.M.) de la rade de Brest. *Direction Départementale de l'Equipement*, Brest: 2 tomes, 197 p. + cartes.

Barnes H. et M. Barnes, 1960. Recent spread and present distribution of the barnacle *Elminius modestus* Darwin in north-west Europe. *Proceedings of the Zoological Society of London* 135: 137-145.

Barnes H. et M. Barnes, 1966. Ecological and zoogeographical observations on some of the common intertidal cirripedes of the coasts of the western European mainland in June-September, 1963. *In Some contemporary studies in Marine Science* (Barnes H., ed): 83-105.

Barnes R.S.K., J. Coughlan et N.J. Holmes, 1973. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. *Proceedings of the Malacological Society of London* 40: 253-275.

Belin C. et B. Raffin, 1998. Les espèces phytoplanctoniques toxiques et nuisibles sur le littoral français de 1984 à 1995, résultats du REPHY (réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines). Chapitre 3: espèces toxiques et nuisibles pour la faune marine. *Rapport interne Ifremer*: 25 p.

Bernas D., 2003. Evolution temporelle d'une population de crépidules (*Crepidula fornicata*): analyse couplée démographie-génétique à l'échelle intra-population. *Rapport de D.E.A., Université Pierre et Marie Curie/Station biologique de Roscoff*, Paris VI: 32 p.

Berthois L. et G. Auffret, 1970. Contribution à l'étude des conditions de sédimentation dans la rade de Brest. *Cahiers Océanographiques* XXII (7): 701-726.

Beucher C., 2003. *Production et dissolution de la silice biogène dans les systèmes marins: mesure par spectrométrie de masse*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 181 p.

Birkett D.A., C.A. Maggs et M.J. Drings, 1998. "Maerl": an overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project)*: 116 p.

Birrien J.-L., M.V.M. Wafar, P. Le Corre et R. Riso, 1991. Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea. *Journal of Plankton Research* 13 (4): 721-742.

Blanchard M., 1995. Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* 24: 75-86.

Blanchard M. et C. Vergnaud-Grazzini, 1995. Détermination de l'âge de *Crepidula fornicata* (Mesogastéropode Calyptraeidé) par mesure isotopique. *Rapport interne, Ifremer-DEL*, Brest: 16 p.

Blanchard M., 1997a. Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. *Scientia Marina* 61 (Sup. 2): 109-118.

Blanchard M., 1997b. Répartition et évaluation quantitative de la crépidule (*Crepidula fornicata*) entre le Cap Fréhel et le Mont Saint Michel. *Rapport Ifremer*: 38 p.

Blanchard M., A. Blanchet, G. Jean-Dominique et D. Hamon, 2001. Dynamique de population de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). *Rapport, Ifremer/DEL*, Brest: 60 p.

Blondel J., 1979. *Biogéographie et écologie*. Masson: 173 p.

Bonsdorff E. et T. Pearson, 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic seas: a functional group approach. *Australian Journal of Ecology* 24: 312-326.

Boudouresque, 1994. Les espèces introduites dans les eaux côtières d'Europe et de Méditerranée: état de la question et conséquences. *European Commission Publication*, Luxembourg: 8-27 p.

Brand A.R., J.D. Paul et J.N. Hoogesteger, 1980. Spat settlement of scallops *Chlamys opercularis* (L.) and *Pecten maximus* (L.) on artificial collectors. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60: 379-389.

Bricelj V.M. et R.E. Malouf, 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology* 84: 155-165.

Burbridge P. et S. Humphrey, 2003. Introduction to Special Issue on the European Demonstration Programme on Integrated Coastal Zone Management. *Coastal Management* 31: 121-126.

Burnell G.M., M. Barnett, T. O'caroll et V. Roantree, 1995. Scallop spat collection and ongrowing trials in the southwest Ireland. Fisheries, Biology and Aquaculture of Pectinids. *In Actes de colloques* (Lubet P., J. Barret et J. C. Dao, ed.), Ifremer: pp. 139-144.

Cabana G. et J.B. Rasmussen, 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372: 255-257.

Cabioch J., 1969. Les fonds de maerl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine* 10: 139-161.

Cariguel M., 1994. Cartographie, évaluation et bilan trophique de la population de crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Cancale. *Rapport 94-15, Ifremer/DEL*: 49 p + annexes.

Carlton J.T., 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology* 3: 265-273.

Carlton J.T. et J.B. Geller, 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.

Chassé C. et M. Glémarec, 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *Journal de la Recherche Océanographique* I (3): 1-18.

Chauvaud L., G. Thouzeau et J. Grall, 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., 1998. *La coquille Saint-Jacques en rade de Brest : un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 266 p.

Chauvaud L., G. Thouzeau et Y.-M. Paulet, 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227: 83-111.

Chauvaud L., F. Jean, O. Ragueneau et G. Thouzeau, 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series* 200: 35-48.

Chauvaud L., A. Donval, G. Thouzeau, Y.-M. Paulet et E. Nézan, 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 324: 743-755.

Chauvaud L., G. Thouzeau et J. Grall, 2003a. La coquille Saint-Jacques et la crépidule, deux modèles biologiques d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest. *In Zones côtières et questions d'environnement: réflexions méthodologiques* (Institut Océanographique, ed) Rapport sur la Science et la Technologie Ingénierie des Territoires, atelier "Science et aménagement des zones côtières, réflexions méthodologiques", Institut de France, Académie des Sciences, Paris, 23 novembre 2001: 215-238.

Chauvaud L., J.K. Thompson, J.E. Cloern et G. Thouzeau, 2003b. Clams as CO_2 generators: the *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 48 (6): 2086-2092.

Chauvaud L. et G. Thouzeau, soumis. Changes in benthic biodiversity due to environmental forcing: impact of toxic blooms and invasive species in a coastal eutrophic ecosystem: the Bay of Brest (France). *Conservation Biology.*

Chipperfield P.N.J., 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 30: 49-71.

Clarke K.R. et R.M. Warwick, 1994. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environmement Research Council, U.K.

Clarke K.R. et R.M. Warwick, 1998. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113: 278-289.

Coe W.R., 1936. Sexual phases in *Crepidula*. *The Journal of Experimental Zoology* 72 (8): 455-477.

Coe W.R., 1942. Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in gastropods of the genus *Crepidula*. *Journal of Morphology* 71: 35-51.

Coe W.R., 1953. Influences of association, isolation and nutrition on the sexuality of snails of the genus *Crepidula*. *The Journal of Experimental Zoology* 122: 5-19.

Cole H.A., 1952. The american slipper limpet (*Crepidula fornicata* L.) on cornish oyster beds. *Fishery Investigations* Series II XVII (7): 1-13.

Collin R., 1995. Sex, size and position: a test of models predicting size at sex change in the protandrous gastropod *Crepidula fornicata*. *The American Naturalist* 146 (6): 815-831.

Conklin E.G., 1897. Environmental and sexual dimorphism in *Crepidula*. *In Proceedings of the Academy of natural sciences of Philadelphia*: 435-444.

Coum A., 1979. *La population de crépidules Crepidula fornicata (L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 133 p.

Cranford P.J. et D.C. Gordon, 1992. The influence of dilute clay suspensions on the sea scallop (*Placopecten magellanicus*) food intake and tissue growth. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 107-120.

Créach V., M.T. Schrecke, G. Bertru et A. Mariotti, 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 599-611.

Crisp D.J., 1958. The spread of *Elminius modestus* Darwin in north-west Europe. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 37: 483-520.

Crooks J., A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.

Currin C.A., S.Y. Newell et H.W. Pearl, 1995. The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 121: 99-116.

Dame R.F., 1996. *Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach*. Series C. M. S., CRC Press: 254 p.

Daniel A., 1995. *Le cycle de l'azote en écosystème côtier : développement d'un analyseur submersible pour la mesure in situ des nitrates et nitrites ; variations saisonnières de la production azotée phytoplanctonique*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 145 p.

Del Amo Y., 1996. *Dynamique et structure des communautés phytoplanctoniques en écosystème côtier perturbé : cinétiques de l'incorporation de Silicium par les Diatomées*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 236 p.

Del Amo Y., O. Le Pape, P. Tréguer, B. Quéguiner, A. Ménesguen et A. Aminot, 1997. Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Sasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series* 161: 213-224.

Delmas R., 1981. *Etude de l'évolution saisonnière des sels nutritifs dans la rade de Brest en fonction des apports fluviaux et des échanges avec l'Iroise*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 163 p.

De Montaudouin X., C. Audemard et P.-J. Labourg, 1999. Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235: 105-124.

De Montaudouin X. et P.-G. Sauriau, 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 1069-1077.

De Montaudouin X. et P.-G. Sauriau, 2000. Contribution to a synopsis of marine species richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oléron Bay. *Cahiers de Biologie Marine* 41: 181-222.

De Montaudouin X., D. Labarraque, K. Giraud et G. Bachelet, 2001. Why does the introduced gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay (France)? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 97-104.

Deniro M.J. et S. Epstein, 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.

Deniro M.J. et S. Epstein, 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341-351.

Deslous-Paoli J.-M., 1985. *Crepidula fornicata* L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta* 8 (4): 453-460.

Deslous-Paoli J.-M. et M. Héral, 1986. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode, *Calyptraeidae*) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes. *Oceanologica Acta* 9 (3): 305-311.

Desproges P., 1988. *L'Almanach* (Seuil - Rivages ed.). Paris. 112p.

Doody J.P., 2003. Information required for Integrated Coastal Zone Management: conclusions from the European Demonstration Programme. *Coastal Management* 31: 163-173.

Driscoll E.G., 1967. Attached epifauna-substrate relations. *Limnology and Oceanography* 12: 633-641.

Dupouy H. et D. Latrouite, 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, Bulletin d'Information et de Documentation de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches maritimes* 292: 13-19.

Egge J.K., 1998. Are diatoms poor competitors at low phosphate concentrations? *Journal of Marine Systems* 16: 191-198.

Elliot J.M., 1977. *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. 2nd ed., Sci. Publ. 25, Freshwater Biol. Association U.K. Titus Wilson & Son Ltd., Kendal: 160 p.

Fauchald K. et P.A. Jumars, 1979. The diet of words: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanographic Marine Biological Annual Review* 17: 193-284.

Faure L., 1956. La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 20 (2): 119-131.

Feral C., S. Le Gall, M.-C. Martin et C. Lengronne, 1987. The neuroendocrine mechanism responsible for sexual inversion of the gonad in the protandrous hermaphroditic mollusc, *Crepidula fornicata* L. *General and Comparative Endocrinology* 65: 432-438.

Fichaut B., 1984. *Réactualisation de la sédimentologie de la rade de Brest. Volumes 1 et 2*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 215 p.

Fredriksen S., 2003. Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) analysis. *Marine Ecology Progress Series* 260: 71-81.

Frontier S., 1983. *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson: 494 p.

Frontier S. et D. Pichod-Viale, 1991. *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson: 392 p.

Fry B. et E.B. Sherr, 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution to Marine Science* 27: 13-47.

Gaffney P.M. et B. Mac Gee, 1992. Multiple paternity in *Crepidula fornicata* (Linnaeus). *The Veliger* 35 (1): 12-15.

Gaston G.R., C.F. Rakocinski, S.S. Brown et C.C. M., 1998. Trophic function in estuaries: response of macrobenthos to natural and contaminant gradients. *Marine Freshwater Research* 49: 833-846.

Gause G.F., 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland USA ed.

Gauthiez F., 1997. *Structuration spatiale des populations de poissons marins démersaux. Caractérisation, conséquences biométriques et halieutiques*. Thèse de 3ème cycle, Université de Lyon I: 251 p.

Gelder S.R. et W.E. Robinson, 1980. Identification of phaeopigments in the digestive gland of *Mytilus edulis* L. by microspectrofluorometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43: 281-292.

Gibson G.D. et F. Chia, 1994. A metamorphic inducer in the opisthobranch *Haminaea callidegenita*: partial purification and biological activity. *Biology Bulletin* 187: 133-142.

Glémarec M., 1963. *Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan*. Thèse de doctorat, Université de Paris: 91 p.

Glémarec M., 1965. La faune benthique dans la partie méridionale du massif armoricain - étude préliminaire. *Cahiers de Biologie Marine* VI: 51-66.

Glémarec M. et J. Grall, 2000. Les groupes écologiques et zoologiques d'invertébrés marins face aux dégradations de l'environnement côtier. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 125 (1): 37-48.

Glibert P.M., R. Magnien, M.W. Lomas, J. Alexander, C.K. Fan, E. Haramoto, M. Trice et T.M. Kana, 2001. Harmful algal blooms in the Chesapeake and coastal bays of Maryland, USA: Comparison of 1997, 1998, and 1999 events. *Estuaries* 24 (6A): 875-883.

Gohin F. et G. Langlois, 1991. Atlas mensuel des températures moyennes dans le golfe de Gascogne. *Oceanologica Acta* 14: 181-187.

Gould S.J., 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *The American Naturalist* 105 (942): 113-136.

Grall, J., L. Chauvaud, G. Thouzeau, S. Fifas, M. Glémarec et Y.M. Paulet 1996. Distribution de *Pecten maximus* (L.) et de ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels en rade de Brest. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 319: 931-937.

Grall J. et M. Glémarec, 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44 (Suppl. A): 43-53.

Grall J., 2002. *Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maërl : réponses à la variabilité de l'environnement côtier*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 302 p.

Grall J. et L. Chauvaud, 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8: 813-830.

Grall J., F. Le Loc'h et B. Guyonnet, soumis. Community structure and food web analysis based on stable isotope ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) analysis of a NE Atlantic maerl bed. *Marine Ecology Progress Series.*

Granéli E. et P. Carlsson, 1998. The ecological significance of phagotrophy in photosynthetic flagellates. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms.* Springer-Verlag, Berlin, Germany. (D. M. Anderson, A. D. Cembella, and G. M. Hallegraeff ed.): 540-557.

Gray J.S., 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanographic Marine Biological Annual Review* 12: 223-261.

Gray J.S. et H. Christie, 1983. Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 13: 87-94.

Gros P. et D. Hamon, 1989. Estimation de la biomasse des bivalves intertidaux (moule, coque) exploités en baie de Saint-Brieuc. *Rapport DERO/EL89-25, Ifremer*: 137 p.

Gros P., 1992. Prévision à moyen terme des fluctuations des ressources halieutiques: modèles tautologiques ou autorégénérants? *Annales de l'Institut Océanographique de Paris* 68 (1-2): 211-225.

Gruffydd L.L.D. et R.A. Beaumont, 1972. A method for rearing *Pecten maximus* in the laboratory. *Marine Biology* 15: 350-355.

Gruffydd L.L.D., D.J.W. Lane et R.A. Beaumont, 1975. The glands of the larval foot in *Pecten maximus* (L.), and possible homologues in other bivalves. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55: 463-476.

Guarini J.-M., G.F. Blanchard, C. Bacher, P. Gros, P. Riera, P. Richard, D. Gouleau, R. Galois, J. Prou et P.-G. Sauriau, 1998. Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series* 166: 131-141.

Guérin L., 1997a. Hydrologie de la rade de Brest. Synthèse bibliographique critique. *Monographie du D.E.A. de Géomorphologie et Aménagement des Littoraux, Université de Bretagne Occidentale*, Brest: 16 p.

Guérin L., 1997b. Approche par modélisation spatiale d'une étude d'écologie benthique. Application à la crépidule (*Crepidula fornicata*) en rade de Brest. *Mémoire de D.E.A. de Géomorphologie et Aménagement des Littoraux, Université de Bretagne Occidentale*, Brest: 32 p.

Guilcher A. et M. Pruleau, 1962. Morphologie et sédimentologie sous-marines de la partie orientale de la rade de Brest. *Bull. Sec. Géogr.* Paris (75): 81-116.

Guillou M., 1981. *Les populations d'Asterias rubens L. (Echinodermata ; Asteroidea) en baie de Douarnenez (Finistère)*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 122 p.

Guillou M. et Guillaumin A., 1984. Variations in the growth rate of *Asterias rubens* (L.) from west and south Brittany (France). *5th International Echinoderm Conference, Galway, Ireland. 24-29 September 1984.* Keegan, Brendan F., O'Coonor, Brendan D. S. ed. 513-521.

Guillou M., J. Grall et S. Connan, 2002. Can low urchin densities control macro-epiphytic biomass in a north-east Atlantic maerl bed ecosystem (Bay of Brest, Brittany, France)? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 867-876.

Guisande C., M. Frangopulos, I. Maneiro, A.R. Vergara et I. Riveiro, 2002. Ecological advantages of toxin production by the dinoflagellate *Alexandrium minutum* under phosphorus limitation. *Marine Ecology Progress Series* 225: 169-176.

Hafsaoui M., 1984. *Fertilisation d'un système eutrophe à forte variabilité saisonnière et annuelle (rade de Brest). Mise en évidence des facteurs limitants de la production phytoplanctonique. Assimilation simultanée des différentes formes d'azote inorganique et organique*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 169 p.

Hamon D. et M. Blanchard, 1994. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint Brieuc. *Rapport 94-14, Ifremer/DEL*, Brest: 29 p.

Haven D.S. et R. Morales-Alamo, 1968. Occurrence and transport of faecal pellets in a tidal estuary. *Sediment Geology* 2: 144-151.

Hawkins A.J.S., B.L. Bayne, R.F.C. Mantoura, C.A. Llewellyn et E. Navarro, 1986. Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 96: 213-223.

Helly J.J., N.M. Kelly, D. Sutton et T. Todd Elvins, 2001. Collaborative management of natural resources in San Diego Bay. *Coastal Management* 29: 117-132.

Hily C., 1984. *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Volumes 1 et 2*. Thèse de doctorat d'état, Université de Bretagne Occidentale: 359 + 337 p.

Hily C., 1989. La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest: pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. *Cahiers de Biologie Marine* 30: 433-454.

Hily C. et D. Le Foll, 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*. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 311 (3): 187-192.

Hily C., 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? *Marine Ecology Progress Series* 69: 179-188.

Hily C. et M. Bouteille, 1999. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Britany, France). *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 322: 1121-1131.

Hoagland E.K., 1974. Biological and physical causes of mortality in New England *Crepidula* species. *American Malacology Bulletin* 39: 14-17.

Hoagland E.K., 1978. Protandry and the evolution of environmentally-mediated sex change: a study of the mollusca. *Malacologia* 17 (2): 365-391.

Hoagland E.K., 1979. The behaviour of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda: Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolutionary ecology. *The Nautilus* 94 (4): 143-149.

Hobson K.A., A. Fisk, N. Karnovsky, M. Holst, J.M. Gagnon et M. Fortier, 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.

Howson C.M. et B.E. Picton ed, 1999. *Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas*. The Ulster Museum, The Marine Conservation Society: 481 p.

Hummel H., 1985a. Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 19: 52-76.

Hummel H., 1985b. Food intake and growth of *Macoma balthica* (Mollusca) in the laboratory. *Netherlands Journal of Sea Research* 19: 77-83.

Humphrey S., P. Burbridge et C. Blatch, 2000. US lessons for coastal management in the European Union. *Marine Policy* 24: 275-286.

Hutchinson G.E., 1958. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22: 415-427.

Ives A.R., J.L. Klug et K. Gross, 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3: 399-411.

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 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 170 p.

Jennings S., J.K. Pinnegar, N.V.C. Poluin et K.J. Warr, 2002. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series* 226: 77-85.

Johnson J.K., 1972. Effect of turbidity on the rate of filtration and growth of the slipper limpet *Crepidula fornicata* Lamark 1799. *Veliger* 14 (3): 315-320.

Jørgensen C.B., 1955. *Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates*. Cambridge University Press: 391-454.

Josefson A.B., J.N. Jensen, T.G. Nielsen et B. Rasmussen, 1995. Growth parameters of a benthic suspension feeder along a depth gradient across the pycnocline in the southern Kattegat, Denmark. *Marine Ecology Progress Series* 125: 107-115.

Journel A.G. et C.J. Huijbregts, 1977. *Mining geostatistics*. Press A.: 600 p.

Kamermans P., 1994. Similarity in food source and timing of feeding in deposit and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 104: 63-75.

Korringa P., 1951. *Crepidula fornicata* as an oyster pest. Rapports et procès-verbaux des réunions, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer: part. II, 128: 55-59.

Lambert W.J., Levin D. et Berman J., 1992. Changes in the structure of a New England (U.S.A.) kelp bed: the effects of an introduced species. *Marine Ecology Progress Series* 88: 303-307.

Le Bris H., 1988. *Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 311 p.

Leenhardt D., M. Voltz, M. Bornand et R. Webster, 1994. Evaluating soil maps for prediction of soil water properties. *European Journal of Soil Science* 45: 293-301.

Le Fèvre J., P. Le Corre, P. Morin et J.-L. Birrien, 1983. The pelagic ecosystem in frontal zones and other environments of the west coast of Brittany. *17ème symposium européen de biologie marine*, Brest, *Oceanologica Acta*: 125-129 p.

Le Gall C., 1995. Etude de la larve de crépidule (*Crepidula fornicata*) dans le golfe normano-breton. *Rapport de maîtrise des sciences de l'environnement, Université de Bretagne Occidentale*, Brest: 18 p.

Le Gall P., 1976. Relations entre la coissance et la sexualité chez *Crepidula fornicata* Phil. *Haliotis* 4 (1-2): 101-105.

Le Gall P., 1980. *Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule Crepidula fornicata Linné 1758 (Mollusque mesogastéropode)*. Thèse de 3ème cycle, Université de Caen: 251 p.

Le Gall S., W. Streiff et E. Wolff, 1974. Endocrinologie des Invertébrés - Présence du facteur morphogénétique du pénis au niveau des ganglions pédieux chez les mollusques prosobranches hermaphrodites (*Crepidula*, *Calyptrea*). *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 279 (Série D): 183-186.

Le Gall S., W. Streiff et E. Wolff, 1978. Endocrinologie des invertébrés - Contrôle du facteur pédieux morphogénétique du pénis par les ganglions cérébro-pleuraux chez *Crepidula fornicata* Phil. (Mollusque hermaphrodite protandre). *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 287 (Série D): 1305-1307.

Le Gall S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque hermaphrodite protandre). *General and Comparative Endocrinology* 43: 51-62.

Legendre L. et P. Legendre, 1984. *Ecologie numérique : le traitement multiple des données écologiques*. Masson: 260 p.

Le Loc'h F., 2004. *Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental nord-Gascogne.* Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 378 p.

Le Loc'h F. et C. Hily, 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of the *Nephrops norvegicus*/*Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*

Le Pape O., Y. Del Amo, P. Cann, A. Ménesguen, A. Aminot, B. Quéguiner et P. Tréguer, 1995. Réponse de la rade de Brest à l'augmentation des apports de sels nutritifs. *Ingénieuries - EAT* Spécial Rade de Brest: 103-110.

Le Pape O., 1996. *Modélisation des cycles biogéochimiques des éléments limitant la production phytoplanctonique en rade de Brest*. Thèse de 3ème cycle, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes: 195 p.

Le Troadec S., 1992. Estimation de la consommation chez la crépidule (*Crepidula fornicata*). Influence de divers facteurs. *Rapport interne, Ifermer/DEL*, Brest: 24 p.

Lima G.M. et J.A. Pechenik, 1985. The relationship of temperature on growth rates and length of larval life of the gastropod *Crepidula plana* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 90: 55-91.

Lodge D.M., 1995. Biological invasions : lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (4): 133-137.

Lomas M.W. et P.M. Glibert, 2000. Comparisons of nitrate uptake, storage, and reduction in marine diatoms and flagellates. *Journal of Phycology* 36 (5): 903-913.

Loomis S.H. et W. Van Nieuwenhuyze, 1985. Sediment correlates to density of *Crepidula fornicata* Linnaeus in the Pataguanset River, Connecticut. *The Veliger* 27 (3): 266-272.

Lorenzen C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.

Lorrain A., 2002. *Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental : approches biologique et biogéochimique*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 289 p.

Lorrain A., Y.-M. Paulet, L. Chauvaud, N. Savoye, A. Donval et C. Saout, 2002. Differential $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275: 47-61.

Lubet P. et W. Streiff, 1969. Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogénèse du pénis et l'activité génitale de Crepidula fornicata Philb. *Cours et documents de biologie* (Gordon Breach ed.) Paris 1: 141-159.

Lubet P. et P. Le Gall, 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Philb., mollusque mésogastéropode. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 97 (2): 211-222.

Lucas J.S. et J.D.J. Costlow, 1979. Effects of various temperature cycles on the larval development of the gastropod mollusc *Crepidula fornicata*. *Marine Biology* 51: 111-117.

Mac Coy E.D. et S.S. Bell, 1991. Habitat structure and diversification of a complex topic. *In Habitat structure: the physical arrangement of objects in space* (Shapmann *et al*., ed.): 3-27.

Mac Creary S., J. Gamman, B. Brooks, L. Whitman, R. Bryson, B. Fuller, A. Mac Inerny et R. Glazer, 2001. Applying a mediated negociation framework to Integrated Coastal Zone Management. *Coastal Management* 29: 183-216.

Mac Gee B.L. et N.M. Targett, 1989. Larval habitat selection in *Crepidula* (L.) and its effect on adult distribution patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 131: 195-214.

Mac Millan, 1938. Early records of *Crepidula* in English waters. *Proceedings of the Malacological Society of London* 23: 236.

Manac'h N., 1995. La biodéposition de la crépidule (*Crepidula fornicata*). Impact sur l'écosystème de la rade de Brest. *Rapport de maîtrise d'océanographie, Ifremer/DEL*, Brest: 38 p.

Mangold C., 2003. Interactions biotiques au stade post-larvaire en rade de Brest : impact de l'anthropisation sur le recrutement de la macrofaune benthique. *Rapport de D.E.A., Université de Bretagne Occidentale*, Brest: 30 p.

Maravelias C.D. et J. Haralabous, 1995. Spatial distribution of herring in the Orkney/Shetland area (Northern North Sea): a geostatistical analysis. *Netherlands Journal of Sea Research* 34: 319-329.

Margalef R., 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1 (4): 493-509.

Marteil L., 1965. Extension de l'aire géographique de *Crepidula fornicata* L. pendant l'année 1964. *Science et Pêche, Bulletin d'Information et de Documentation de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches maritimes* 135: 5-6.

Martin M.-C., 1985. *Etude expérimentale de l'invertion sexuelle et de la morphogénèse génitale femelle chez un mollusque hermaphrodite protandre Crepidula fornicata L. (Mésogastéropode)*. Thèse de 3ème cycle, Université de Caen: 147 p.

Marty R., N. Desroy, S. Bureau et C. Retière, 2003. Relationship between density and feeding frequency for reared larvae of the gastropod *Crepidula fornicata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 499-500.

Menge B.A. et J.P. Sutherland, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* 110 (973): 351-367.

Michener R.H. et D.M. Schnell, 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine and aquatic food web. *In Stable isotopes in ecology and environmental science* (Lahja K. et R. H. Michener, ed.), Blackwell Scientific publications: 138-157.

Minagawa M. et E. Wada, 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.

Moign Y., 1967. *Contribution à l'étude sédimentologique de la rade et du goulet de Brest*. Thèse de 3ème cycle, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris: 152 p.

Morin P., O. Conan et P. Le Corre, 1994. Fronts thermiques de marée : cas des fronts de Manche Occidentale et de la mer Celtique. *Oceanis* 20 (6): 21-43.

Morton, 1996. The nature of the aquatic nuisance species problem: a global perspective. *6th International Zebra mussel and other aquatic nuisance species conference*, Michigan, U.S.A.: 2.

Murphy J. et J.P. Riley, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31-36.

Naidu K.S. et R. Scaplen, 1979. Settlement and survival of giant scallop *Placopecten magellanicus*. *The Nautilus* 90: 54-61.

Namaguchi K., 1985. Studies on phaeophytin contained in the digestive diverticula of pearl oyster, *Pinctada fucata matensii*, as index of feeding of phytoplancton. *Bulletin of the National Research Institute of Aquaculture* 7: 91-96.

Namaguchi K., 1994. Growth and physiological condition of the japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Dunker, 1850) in Ohmura Bay, Japan. *Journal of Shellfish Research* 13 (2): 93-99.

Namaguchi K., 1995. Influences of unfed condition on the mortality of pearl oyster *Pinctada fucata martensii* fisheries. *Science* 6: 739-742.

Namaguchi K., 1996. A review on the feeding ecology and food environment of the japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Bulletin of the National Research Institute of Fisheries Science* 8: 123-138.

Nauleau P., 2001. Dynamique des populations de crépidule *Crepidula fornicata* et évaluation de la compétition trophique avec l'huître *Crassostrea gigas*, dans le bassin d'Arcachon. *Mémoire de D.E.A., Université de Bordeaux I*, Bordeaux: 34 p.

Newell R.C., 1979. *Biology of intertidal animals*. Ltd. M. E. S.: 781 p.

Newell R.E. et L.H. Koefoed, 1977. The energetics of suspension-feeding in the gasteropod *Crepidula fornicata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 57: 161-180.

Newell R.E. et B.L. Bayne, 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (=*Cerastoderma*) *edule* (*Bivalvia*: *Cardiidae*). *Marine Biology* 56: 11-19.

Newell R.E. et S.J. Jordan, 1983. Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series* 13: 47-53.

Ngoile A.K. et C.J. Horrill, 1993. Coastal ecosystems, productivity and ecosystem protection: coastal ecosystem management. *Ambio* 22 (7): 461-267.

O'Hagan A.M. et J.A.G. Cooper, 2001. Extant legal and jurisdictional constraints on Irish coastal management. *Coastal Management* 29: 73-90.

Olivier M.A., 1987. Geostatistics and its application to soil science. *Soil Use Management* 3: 8-20.

Orton J.H., 1912a. The mode of feeding of *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in gastropods and lamellibranchs. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 9: 444-478.

Orton J.H., 1912b. An account of the natural history of the slipper limpet, *Crepidula fornicata*, with some remarks on its occurence on the oyster grounds on the Essex coast. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 9: 437-443.

Orton J.H., 1922. The phenomena and conditions of sex-change in the Oyster (*O. edulis*) and *Crepidula*. *Nature* 2754 (110): 212-214.

Orton J.H. et A.H. Rogers, 1950. The recent extension in the distribution of the american slipper limpet, *Crepidula fornicata*, into Lyme Bay in the English Channel. *Proceedings of the Malacological Society of London* 28: 168-184.

Paulet Y.-M., F. Bekhadra, N. Devauchelle, A. Donval et G. Dorange, 1995. Cycles saisonniers, reproduction et qualité des ovocytes chez *Pecten maximus* en rade de Brest. *Troisièmes rencontres scientifiques internationales, programme rade de Brest*, Brest, Communauté Urbaine de Brest: 16-28.

Pechenik J.A., 1980. Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 44: 1-28.

Pechenik J.A., 1990. Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: Does it occur? Is there a price to pay? Ophelia 32: 63-94.

Pechenik J.A. et C.C. Gee, 1993. Onset of metamorphic competence in larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.) judged by a natural and an artificial cue. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167: 59-72.

Pechenik J.A., M.S. Estrella et K. Hammer, 1996a. Food limitation stimulates metamorphosis of competent larvae and alters postmetamorphic growth rate in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata*. *Marine Biology* 127: 267-275.

Pechenik J.A., T.J. Hilbish, L.S. Eyster et D. Marshall, 1996b. Relationship between larval and juvenile growth rates in two marine gastropods, *Crepidula plana* and *C. fornicata*. *Marine Biology* 125: 119-127.

Pechenik J.A., D.E. Wendt et J.N. Jarrett, 1998. Metamorphosis is not a new beginning. *BioScience* 48 (11): 901-910.

Pencreac'h D., 1978. Faune malacologique des collecteurs de la rade de Brest. *Rapport de D.E.A., Université de Bretagne Occidentale/CNEXO*, Brest: 38 p.

Peterson C., 1983. Interactions between two infaunal bivalves, *Chione undulatella* (Sowerby) and *Protothaca staminea* (Conrad), and two potential enemies, *Crepidula onyx* (Sowerby) and *Cancer anthonyi* (Rathbun). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 68: 145-158.

Peterson P., 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica* 20 (4): 479-487.

Petitgas P., 1993. Use of a disjonctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquatic Living Resources* 6: 201-209.

Pielou E.C., 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: it's use and measure. *The American Naturalist* 100: 463-465.

Pinot J.-P., 1994. *Manipulations sédimentologiques courantes. Cours de géographie de la mer*. Université de Bretagne Occidentale: 118 p.

Polk, 1962. Waarnemingen aangaande het voorkomen de voorplanting, de settling en de groei van *Crepidula fornicata*. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 1: 47-80.

Qinghong L., 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its applications. *Environmental Monitoring and Assessment* 34: 271-287.

Quéguiner B., 1982. *Variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées : la rade de Brest*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 123 p.

Quiniou F. et M. Blanchard, 1987. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe normano-breton - 1985). *Haliotis* 16: 513-526.

Raffin C., 2003. *Bases biologiques et écologiques de la conservation du milieu marin en mer d'Iroise*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 432 p.

Ragueneau O., 1994. *La dynamique du phytoplancton en écosystèmes côtiers macrotidaux : couplage avec l'hydrodynamique et le cycle biogéochimique du silicium*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 334 p.

Ragueneau O., L. Chauvaud, A. Leynaert, G. Thouzeau, Y.-M. Paulet, S. Bonnet, A. Lorrain, J. Grall, R. Corvaisier, M. Le Hir, F. Jean et J. Clavier, 2002. Direct evidence of a biologically active coastal silicate pump: ecological implications. *Limnology and Oceanography* 47 (6): 1849-1854.

Ragueneau O., L. Chauvaud, B. Moriceau, A. Laynaert, G. Thouzeau, A. Donval, F. Le Loc'h, et F. Jean, 2005. Biodeposition by an invasive suspension feeder impacts the biogeochemical cycle of Si in a coastal ecosystem (Bay of Brest, France). *Biogeochemistry*.

Redfield A.C., B.H. Ketchum et F.A. Richards, 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *In The sea* (Hill M. N., ed.) Willey Interscience: 26-77.

Riaux-Gobin C.B. et B. Klein, 1993. Microphytobenthic biomass measurements using HPLC and conventional pigment analysis. *In Handbook of methods in aquatic microbial ecology* (Kemp P. F., E. B. Sherr et J. J. Cole, ed.), Lewis Publishers: 369-376.

Richard J., 2000. Reproduction de la crépidule, *Crepidula fornicata* (L.) en rade de Brest. Comparaison avec la reproduction de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.). *Rapport de D.E.A., Université de Neuchâtel/Université de Bretagne Occidentale*, Brest: 72 p.

Riera P. et P. Richard, 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42: 347-360.

Riera P. et P. Richard, 1997. Temporal variation of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series* 147: 105-115.

Riera P., L.J. Stal, J. Nieuwenhuize, P. Richard, G.F. Blanchard et F. Gentil, 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. *Marine Ecology Progress Series* 187: 301-307.

Riera P., L.J. Stal et J. Nieuwenhuize, 2002. $\delta^{13}C$ versus $\delta^{15}N$ of co-occurring molluscs within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands). *Marine Ecology Progress Series* 240: 291-295.

Robertson G.P., 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68: 744-748.

Robinson W.E., W.E. Wehling et M. Morse, 1984. The effect of suspended clay on feeding and digestive efficiency of the surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 1-12.

Robinson W.E., R.W. Langton et C.C. Boggs, 1989. Chlorophyllous pigment and lipid stores in the digestive glands of inshore and offshore populations of the deep-sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Marine Ecology Progress Series* 52: 181-191.

Rodriguez S.R., F.P. Ojeda et N.C. Inestrosa, 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 106: 157-172.

Rossi R.E., D.J. Mulla, A.D. Journel et E.H. Franz, 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.

Sagan G. et G. Thouzeau, 1998. Variabilité spatio-temporelle de la biomasse microphytobenthique en rade de Brest et en Manche occidentale. *Oceanologica Acta* 21 (5): 677-694.

Salomon J.C., 1977. Note de synthèse sur les modèles mathématiques de l'hydrodynamique estuarienne. *Rapport de Licence des Organismes et des Populations, Université de Bretagne Occidentale*, Brest. 20 p.

Salomon J.C. et M. Breton, 1991. Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. *In Environmental hydraulics* (Cheung L., ed.) Balkema: 459-464.

Sanders H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnology and Oceanography* 111: 245-258.

Sauriau P.-G., C. Pichocki-Seyfried, P. Walker, X. De Montaudouin, C. Palud et M. Héral, 1998. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta* 21 (2): 353-362.

Sauriau P.-G. et C.-K. Kang, 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (*Mollusca*, *Bivalvia*) in the Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia* 440: 317-329.

Sauriau P.-G., X. De Montaudouin, S. Gomez, L. Joassard et M. Bréret, 2002. Programme LITEAU. La Crépidule: identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion. Rapport final Liteau 1ère tranche, CREMA L'Houmeau, L'Houmeau: 60 p.

Savoye N., 2001. *Origine et transfert de la matière organique particulaire dans les écosystème littoraux macrotidaux*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 299 p.

Scherrer B., 1984. *Biostatistique*. Morin G.: 850 p.

Scholin, C. A., F. Gulland, G.J. Doucette, S. Benson, M. Busman, F.P. Chavez, J. Cordaro, R. DeLong, A. De Vogelaere, J. Harvey, M. Haulena, K. Lefebvre, T. Lipscomb, S. Loscutoff, L.J. Lowenstine, R. Marin III, P.E. Miller, W.A. Mac Lellan, P.D.R. Moeller, C.L. Powell, T. Rowles, P. Silvagni, M. Silver, T. Spraker, V. Trainer et F.M. Van Dolah, 2000. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom. Nature 403 (6765): 80-84.

Shannon C.E. et W. Weaver, 1963. *The mathematical theory of communication*. University Illinois Press: 117 p.

SHOM, 1994. *Courants de marée de la côte Ouest de Bretagne : de Goulven à Penmarc'h*. Service Hydrographique et Océanographique de la Marine: 44 p.

Shumway S.E., T.L. Cucci, M.P. Lesser, N. Bourne et B. Bunting, 1997. Particle clearance and selection in three species of juvenile scallops. *Aquaculture International* 5: 89-99.

Sommerfield P.J. et K.R. Clarke, 1995. Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series* 127: 113-119.

Sponaugle S., R.K. Cowen, A. Shanks, S.G. Morgan, J.M. Leis, J. Pineda, G.W. Boehlert, M.J. Kingsford, K.C. Lindeman, G. Grimes et J.L. Munro, 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science* 70 (1 (Suppl)): 341-375.

Tangen K., 1977. Blooms of *Gyrodynium aureolum* (Dynophyceae) in north European waters accompanied by mortality in marine organisms. *Sarsia* 63: 123-133.

Thorson G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands Journal of Sea Research* 3 (2): 267-293.

Thouzeau G. et C. Hily, 1986. A.QUA.R.E.V.E.: une technique nouvelle d'échantillonnage quantitatif de la macrofaune épibenthique des fonds meubles. *Oceanologica Acta* 9 (4): 509-513.

Thouzeau G., 1989. *Déterminisme du recrutement de Pecten maximus en baie de Saint-Brieuc*. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale: 545 p.

Thouzeau G., 1991a. 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 (2): 77-99.

Thouzeau G., 1991b. Experimental collection of post-larvae of *Pecten maximus* (Linné) and other benthic macrofaunal species in the bay of Saint-Brieuc (France). I. Settlement patterns and biotic interactions among the species collected. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148: 159-179.

Thouzeau G., 1991c. Experimental collection of post-larvae of *Pecten maximus* (Linné) and other benthic macrofaunal species in the Bay of Saint-Brieuc (France). II. Reproduction patterns and postlarval growth of five mollusc species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148: 181-200.

Thouzeau G. et R. Vine, 1991. L'échantillonnage du mégabenthos en zone hauturière : technique développée sur le Georges Bank (Atlantique nord-ouest). *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 312 (3): 607-613.

Thouzeau G. et D. Hamon, 1992. Carte des peuplements benthiques des substrats meubles de la baie de Saint-Brieuc (Manche Occidentale). *Publication spéciale, Ifremer/Université de Bretagne Occidentale/Conseil Général des Côtes d'Armor*, Brest: carte+notice, 30 p.

Thouzeau G., L. Chauvaud, J. Grall et L. Guérin, 2000. Rôle des interractions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 323: 815-825.

Thouzeau G., L. Chauvaud, G. Durand, T. Patris et M. Glémarec, 2003. Impact des polluants d'origine anthropique sur les organismes benthiques marins: notions d'indicateurs biologiques de perturbation et de réseaux de surveillance. *In Zones côtières et questions d'environnement: réflexions méthodologiques* (Institut Océanographique, ed) Rapport sur la Science et la Technologie Ingénierie des Territoires, atelier "Science et aménagement des zones côtières, réflexions méthodologiques", Institut de France, Académie des Sciences, Paris, 23 novembre 2001: 177-214.

Thouzeau G., L. Chauvaud, L. Guérin et J. Grall, soumis. Remarkable invasion of the Bay of Brest (France) by *Crepidula fornicata*: spread, stock assessment and potential impacts on the megabenthos. *Marine Ecology Progress Series*.

Tréguer P. et P. Le Corre, 1975. *Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. Utilisation de l'Auto-analyseur II: Technicon*. Laboratoire d'océanographie chimique, Université de Bretagne Occidentale, Brest . 2ème édition: 110 p.

Troadec P., R.C. Le Goff *et al*., 1997. *Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant. Phase préliminaire du Contrat de Baie de la rade de Brest*. Communauté Urbaine de Brest, Brest: 335 p + 88 cartes.

Trush S.F., R.D. Pridmore, J.E. Hewitt et V.J. Cummings, 1994. The importance of predators on a sandflat: interplay between seasonal changes in prey densities and predator effects. *Marine Ecology Progress Series* 107: 211-222.

Vallet C. et J.-C. Dauvin, 2001. Biomass changes and pelago-pelagic transfers throughout the Benthic Boundary Layer in the English Channel. *Journal of Plankton Research* 23 (9): 903-922.

Walne P.R., 1956. The biology and distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers with notes on the distribution of the larger epi-benthic invertebrates. *Fishery Investigations* series II XX (6): 1-50.

Werner B., 1951. Uber die bedeutung der wasserstromerzeugung und wasserstromfiltration für die nahrungsaufnahme der ortsgebundenen meeresschnecke *Crepidula fornicata* (L), *Gastropoda Prosobranchia*. *Zool. Anz.* 146: 97-113.

Wilcove D.S., J. Rothstein, A. Philips et E. Losos, 1998. *BioScience* 48: 607 p.

Wilczynski J.Z., 1958. On sex behaviour and sex determination in *Crepidula fornicata* (L). *Publ. Univ. Liban. Sc. Nat.* 4: 5-53.

Wildish D.J., D.D. Kristmanson et A.M. Saulnier, 1992. Interactive effect of velocity and seston concentration on giant scallop feeding inhibition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155: 161-168.

Wisely B., 1960. Observations on the settling behaviour of larvae of the tubeworm, *Spirorbis borealis* Daudin (*Polychaeta*). *Australian Journal of Marine Freshwater Research* 2: 55-72.

Witman J.D., 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs* 55: 421-445.

Yamamoto G., 1964. Studies on the propagation of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu bay. *Fisheries Research Board of Canada Translation Series* 1054: 1-68.

Zanden M.J.V., M. Hulshof, M.S. Ridgway et J.B. Rasmussen, 1998. Application of stable isotope techniques to trophic studies of age-0 smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 729-739.

Zibrowius H., 1994. Introduced invertebrates : examples of success and nuisance in the waters. *European Commision publ.* (Boudouresque C.F., Briand F., Nolan C. ed.), Luxembourg : 44-49.

ANNEXES

KE

Suivi CTD de la température (°C) sur les sites ateliers

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9
18/02/1999 11:12	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8
02/03/1999 17:13	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4
05/03/1999 14:15	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1
12/03/1999 16:37	10.1	10.0	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9
15/03/1999 15:58	10.8	10.7	10.4	10.2	10.2	10.2	10.3	10.3	10.3
22/03/1999 16:16	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4
24/03/1999 11:41	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
26/03/1999 15:16	10.5	10.5	10.4	10.4	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5
31/03/1999 15:12	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1
02/04/1999 14:43	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5
07/04/1999 16:00	12.6	12.6	12.2	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0
12/04/1999 13:36	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1
14/04/1999 14:39	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7
16/04/1999 08:48	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4
19/04/1999 08:24	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3	11.3
27/04/1999 17:10	12.2	12.2	12.1	12.1	12.0	11.9	11.9	11.9	11.9
30/04/1999 16:12	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.3	12.3	12.3
05/05/1999 09:26	13.3	13.2	13.1	13.1	13.0	12.9	12.9	12.9	12.9
07/05/1999 10:03	13.6	13.7	13.7	13.8	13.7	13.6	13.6	13.6	13.6
19/05/1999 09:16	13.8	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7
27/05/1999 16:04	15.4	15.4	15.3	15.1	15.1	15.0	14.7	14.7	14.7
01/06/1999 07:55	15.8	15.7	15.6	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
09/06/1999 13:46	15.7	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
11/06/1999 14:10	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5
15/06/1999 07:15	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
18/06/1999 08:56	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
22/06/1999 13:10	16.5	16.3	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
25/06/1999 14:10	16.9	16.7	16.5	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0
28/06/1999 15:52	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2
02/07/1999 07:45	16.5	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3
06/07/1999 13:37	18.3	17.6	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4
10/07/1999 14:55	17.9	17.8	17.8	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6
13/07/1999 16:03	17.9	17.8	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7
16/07/1999 08:14	17.3	17.3	17.2	17.1	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9
27/07/1999 17:22	18.3	18.3	18.1	18.0	17.9	17.8	17.7	17.7	17.7
30/07/1999 07:24	18.1	18.2	18.0	17.9	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8
03/08/1999 09:29	17.9	17.8	17.5	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4
10/08/1999 15:04	18.1	18.1	18.1	18.1	18.1	18.1	18.1	18.1	18.1
13/09/1999 06:05	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6
16/09/1999 09:59	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4
22/09/1999 15:22	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6
29/10/1999 09:34	14.8	14.8	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9
12/11/1999 06:40	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8
23/11/1999 16:21	12.2	12.2	12.2	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3	12.3
04/01/2000 15:04	10.2	10.2	10.2	10.2	10.3	10.4	10.5	10.5	10.5
23/01/2000 06:29	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4
01/02/2000 14:46	9.1	9.1	9.1	9.1	9.1	9.1	9.1	9.1	9.1

CA

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:01	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8	9.8
24/02/1999 18:22	9.9	9.9	9.8	9.8	9.9	9.9	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
02/03/1999 14:59	10.3	10.4	10.4	10.4	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
05/03/1999 13:42	9.7	9.7	9.7	9.7	9.7	9.8	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1
12/03/1999 16:14	9.9	9.9	9.9	9.8	9.8	9.8	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9
15/03/1999 15:21	10.4	10.3	10.2	10.2	10.2	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
22/03/1999 15:24	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
24/03/1999 11:06	10.3	10.3	10.2	10.2	10.2	10.2	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
26/03/1999 14:32	10.7	10.7	10.6	10.5	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
31/03/1999 16:30	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9
07/04/1999 14:09	12.4	12.4	12.4	12.3	12.3	12.2	12.0	12.0	11.9	11.9	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7
15/04/1999 10:21	11.3	11.4	11.4	11.5	11.5	11.5	11.6	11.6	11.6	11.6	11.5	11.5	11.5	11.6	11.6	11.6	11.7	11.7	11.7	11.7	11.8	11.7	11.8	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7
16/04/1999 08:14	11.1	11.2	11.2	11.2	11.2	11.3	11.3	11.3	11.4	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5	11.5
19/04/1999 08:00	11.3	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.3	11.4	11.4	11.4	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4
27/04/1999 14:25	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	11.9	11.9	11.9	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8
30/04/1999 14:10	12.7	12.6	12.5	12.3	12.3	12.3	12.2	12.2	12.2	12.2	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1
05/05/1999 08:48	13.4	13.3	13.2	13.1	13.0	13.0	13.0	12.9	12.8	12.8	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7
06/05/1999 08:08	13.3	13.2	13.2	13.1	13.0	13.0	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9	12.9
07/05/1999 09:25	13.6	13.6	13.5	13.3	13.3	13.3	13.3	13.2	13.1	13.1	13.1	13.1	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0
12/05/1999 12:40	14.3	14.3	14.2	14.1	14.0	13.9	13.9	13.9	13.9	13.9	13.9	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7
19/05/1999 08:53	14.0	13.9	13.9	13.9	13.9	13.8	13.8	13.8	13.8	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7	13.7
21/05/1999 08:02	14.1	14.1	14.1	14.1	14.1	14.1	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0
27/05/1999 15:23	15.2	15.2	15.1	15.0	14.9	14.9	14.8	14.7	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6	14.6
01/06/1999 07:35	15.9	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.7	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
08/06/1999 11:14	15.7	15.7	15.7	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
09/06/1999 13:09	16.7	16.5	16.3	16.2	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.8	15.7	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
11/06/1999 14:31	15.9	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.8	15.7	15.7	15.7	15.6	15.7	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
15/06/1999 06:47	15.7	15.8	15.7	15.7	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
16/06/1999 07:46	16.0	15.9	15.9	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7
18/06/1999 08:24	16.2	16.2	16.1	16.1	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
22/06/1999 12:39	16.8	16.9	16.9	16.7	16.6	16.5	16.5	16.5	16.4	16.3	16.2	16.2	16.2	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1	16.1
25/06/1999 14:31	17.3	17.2	16.9	16.7	16.5	16.4	16.2	16.2	16.1	16.1	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
28/06/1999 16:26	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
30/06/1999 07:58	16.7	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3
02/07/1999 07:19	16.7	16.7	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3
07/07/1999 12:51	17.9	17.9	17.8	17.7	17.6	17.5	17.5	17.4	17.4	17.2	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.0	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0
09/07/1999 14:21	18.7	18.8	18.6	18.4	18.3	18.2	18.2	18.0	17.8	17.7	17.5	17.4	17.3	17.2	17.1	17.1	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0
10/07/1999 13:13	18.3	18.3	18.0	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4
13/07/1999 16:25	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4
16/07/1999 07:42	17.4	17.3	17.3	17.3	17.2	17.2	17.1	17.1	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0
27/07/1999 16:47	18.6	18.6	18.6	18.6	18.5	18.5	18.4	18.2	18.0	17.8	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5
30/07/1999 06:48	18.3	18.3	18.3	18.2	18.2	18.1	18.0	18.0	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8
03/08/1999 09:09	18.4	18.3	18.3	18.2	18.2	18.2	18.1	18.0	18.0	18.0	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8	17.8
10/08/1999 15:24	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2	18.2
13/09/1999 06:58	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.7	17.7	17.7	17.7	17.6	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6
16/09/1999 09:10	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.9	17.8	17.8	17.8	17.8	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7
22/09/1999 14:39	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5
08/10/1999 16:13	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0
19/10/1999 13:28	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.4	15.5	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6
29/10/1999 08:46	14.6	14.7	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	14.9	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0
03/11/1999 15:11	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8	14.8
12/11/1999 07:37	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.7	13.7	13.7	13.7	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8
23/11/1999 15:48	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2	12.2
07/12/1999 16:07	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8
04/01/2000 15:38	10.2	10.2	10.2	10.2	10.3	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4
23/01/2000 08:03	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:24	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9
24/02/1999 17:14	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1
02/03/1999 15:52	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4
05/03/1999 12:49	9.7	9.7	9.7	9.8	9.8	9.8	9.8	9.9	9.9	9.9	9.9	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
12/03/1999 15:05	9.8	9.8	9.8	9.8	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
15/03/1999 14:30	10.3	10.2	10.2	10.2	10.1	10.1	10.1	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
22/03/1999 15:02	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
24/03/1999 10:21	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
26/03/1999 14:09	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.4	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3	10.3
31/03/1999 17:25	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8
02/04/1999 15:15	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0
07/04/1999 15:08	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.7	11.7	11.7	11.7	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6
15/04/1999 09:19	11.3	11.3	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4
16/04/1999 07:45	11.3	11.3	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4
19/04/1999 06:59	11.3	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4	11.4
24/04/1999 14:28	12.0	11.9	11.9	11.9	11.8	11.7	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6
27/04/1999 15:02	12.0	12.0	12.1	12.0	11.9	11.9	11.9	11.9	11.9	11.9	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8
30/04/1999 14:56	12.2	12.3	12.2	12.2	12.2	12.3	12.3	12.2	12.2	12.1	12.1	12.1	12.1	12.1	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0
05/05/1999 07:52	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.7	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6
06/05/1999 08:54	13.0	13.0	13.0	13.0	12.9	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8	12.8
07/05/1999 09:03	13.2	13.2	13.2	13.2	13.2	13.2	13.1	13.1	13.1	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0
09/05/1999 08:14	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6	13.6
21/05/1999 08:50	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8
27/05/1999 15:03	14.8	14.7	14.6	14.6	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5	14.5
01/06/1999 06:53	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0
08/06/1999 10:32	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2
09/06/1999 12:50	15.4	15.4	15.3	15.3	15.3	15.3	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2
11/06/1999 15:03	15.6	15.6	15.5	15.4	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.2	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1
15/06/1999 06:11	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.3	15.3	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2
16/06/1999 08:28	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3
18/06/1999 08:04	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
22/06/1999 12:18	15.8	15.8	15.8	15.7	15.7	15.7	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
25/06/1999 15:04	16.6	16.4	16.3	16.2	15.9	15.8	15.7	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
28/06/1999 17:09	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9
30/06/1999 08:41	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0
02/07/1999 06:44	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
06/07/1999 10:46	16.7	16.8	16.7	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6
09/07/1999 15:26	17.3	17.2	17.1	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.8	16.8	16.7	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6
10/07/1999 14:16	17.4	17.4	17.3	17.3	17.2	17.2	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
13/07/1999 17:05	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.1	17.0	17.0	17.1	17.0	17.0	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
16/07/1999 07:25	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6
27/07/1999 16:21	17.6	17.5	17.5	17.4	17.4	17.2	17.2	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9
30/07/1999 06:30	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2
03/08/1999 08:18	17.4	17.3	17.2	17.2	17.2	17.1	17.1	17.1	17.0	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
10/08/1999 16:07	17.8	17.7	17.7	17.7	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6	17.6
13/08/1999 08:15	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3
16/08/1999 08:40	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2	17.2
22/08/1999 14:09	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3	17.3
29/08/1999 08:02	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
08/10/1999 15:41	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0
13/10/1999 08:33	15.8	15.8	15.8	15.7	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
19/10/1999 12:01	15.4	15.3	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.4	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3
29/10/1999 08:22	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1	15.1
03/11/1999 13:54	14.3	14.3	14.3	14.3	14.4	14.5	14.6	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7	14.7
12/11/1999 08:26	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	13.9	13.9	13.9	13.9	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0	14.0
23/11/1999 15:27	12.3	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.4	12.5	12.5	12.5	12.5	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6	12.6
07/12/1999 15:16	11.9	11.9	11.9	11.9	11.9	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0
04/01/2000 16:31	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.6	10.6	10.6	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7
23/01/2000 09:01	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.2	9.2	9.2	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3
01/02/2000 15:56	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	8.9	9.0	9.0	9.0	9.0	9.0
11/02/2000 09:02	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.5	9.4	9.4	9.4	9.4	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5
18/02/2000 15:48	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6
19/02/2000 11:24	9.5	9.4	9.4	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.5	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6	9.6
03/03/2000 16:16	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1
13/03/2000 10:05	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6
15/03/2000 12:25	10.8	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7
17/03/2000 15:21	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7
22/03/2000 07:11	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6
24/03/2000 08:05	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7
27/03/2000 09:33	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8	10.8
29/03/2000 11:52

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
19/06/2000 07:13	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3	15.3
21/06/2000 08:40	15.8	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6
26/06/2000 11:09	16.1	16.0	16.0	15.8	15.7	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.4	15.3	15.3	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2	15.2
28/06/2000 14:14	16.2	16.1	16.0	15.9	15.8	15.6	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
30/06/2000 15:06	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7
05/07/2000 07:53	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7
07/07/2000 10:19	16.0	16.0	16.0	16.0	15.9	15.9	15.9	15.9	16.0	15.9	15.9	15.8	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7
10/07/2000 12:19	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.9	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8	15.8
12/07/2000 14:32	15.7	15.7	15.7	15.7	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5
14/07/2000 09:41	15.7	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
15/07/2000 09:36	15.6	15.6	15.5	15.5	15.5	15.5	15.5	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4
21/07/2000 08:35	16.3	16.3	16.3	16.3	16.2	16.2	16.2	16.1	16.1	16.1	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0
24/07/2000 10:41	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4
28/07/2000 13:53	16.6	16.5	16.4	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2
01/08/2000 06:53	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.4	16.4	16.4	16.4	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.2	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3
04/08/2000 08:28	16.4	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2	16.2
09/08/2000 12:54	17.6	17.6	17.6	17.5	17.5	17.5	17.4	16.8	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.4	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3	16.3
11/08/2000 14:42	17.2	17.2	17.1	17.0	16.9	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
17/08/2000 07:50	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	17.0	16.9	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9
22/08/2000 09:22	16.9	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.7	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6
24/08/2000 12:44	17.0	17.0	16.9	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
29/08/2000 16:38	17.0	16.9	16.8	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
01/09/2000 08:07	16.5	16.5	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
04/09/2000 11:09	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.7	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6
08/09/2000 12:59	17.0	17.0	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8	16.8
14/09/2000 15:55	17.2	17.2	17.1	17.1	17.1	17.0	17.0	17.0	17.0	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9	16.9
22/09/2000 12:36	16.7	16.7	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
11/10/2000 15:40	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0
22/10/2000 11:52	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3	14.3
01/11/2000 18:46	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3
17/11/2000 09:57	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.7	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8	11.8
20/12/2000 12:59	11.2	11.3	11.3	11.3	11.4	11.4	11.4	11.4	11.5	11.5	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6	11.6
14/01/2001 09:36	10.0	10.0	10.0	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.2	10.1	10.0	10.0	10.0	10.1	10.1	10.1	10.1	10.1	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2	10.2
02/02/2001 11:15	9.4	9.5	9.5	9.6	9.7	9.7	9.8	9.9	9.8	9.8	9.8	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	9.9	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
12/02/2001 09:33	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5	10.5
22/02/2001 17:10	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.6	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7

KE

Suivi CTD de la salinité (PSU) sur les sites ateliers

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9
18/02/1999 11:12	33.6	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
02/03/1999 17:13	34.2	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
05/03/1999 14:15	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7
12/03/1999 16:37	32.6	32.6	33.0	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2
15/03/1999 15:58	32.3	32.5	33.1	33.3	33.4	33.7	33.9	33.9	33.9
22/03/1999 16:16	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4
24/03/1999 11:41	34.4	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
26/03/1999 15:16	33.9	33.9	34.0	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3
31/03/1999 15:12	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
02/04/1999 14:43	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
07/04/1999 16:00	32.2	32.3	34.0	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3
12/04/1999 13:36	34.2	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
14/04/1999 14:39	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
16/04/1999 08:48	33.4	33.4	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5
19/04/1999 08:24	34.2	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
27/04/1999 17:10	32.4	32.5	32.7	33.0	33.5	33.8	33.8	33.8	33.8
30/04/1999 16:12	34.2	33.6	33.5	33.5	33.6	33.6	33.7	33.7	33.7
05/05/1999 09:26	33.5	33.7	33.8	33.9	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
07/05/1999 10:03	33.7	33.8	33.8	33.8	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9
19/05/1999 09:16	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
27/05/1999 16:04	34.0	34.0	34.0	34.1	34.2	34.3	34.6	34.6	34.6
01/06/1999 07:55	34.2	34.2	34.4	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
09/06/1999 13:46	34.3	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
11/06/1999 14:10	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6
15/06/1999 07:15	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
18/06/1999 08:56	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
22/06/1999 13:10	35.2	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
25/06/1999 14:10	35.1	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
28/06/1999 15:52	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
02/07/1999 07:45	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
06/07/1999 13:37	33.7	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
10/07/1999 14:55	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.8	34.8	34.8	34.8
13/07/1999 16:03	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
16/07/1999 08:14	35.1	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
27/07/1999 17:22	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2
30/07/1999 07:24	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
03/08/1999 09:29	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	34.9	34.9	34.9
10/08/1999 15:04	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
13/09/1999 06:05	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
16/09/1999 09:59	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
22/09/1999 15:22	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
29/10/1999 09:34	34.3	34.4	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
12/11/1999 06:40	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
23/11/1999 16:21	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
04/01/2000 15:04	27.5	27.8	28.2	29.8	30.6	31.9	32.2	32.2	32.2
23/01/2000 06:29	33.8	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9
01/02/2000 14:46	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5

CA

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:01	32.8	32.8	32.8	32.8	32.8	32.8	32.8	32.9	33.0	33.1	33.1	33.2	33.2	33.3	33.4	33.6	33.7	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.9	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2
24/02/1999 18:22	26.8	28.5	30.4	31.5	32.8	33.7	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.0	34.1	33.9	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7
02/03/1999 14:59	32.6	32.8	32.8	32.8	32.8	32.9	33.2	33.6	33.6	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0
05/03/1999 13:42	30.8	30.9	30.9	31.0	31.1	31.5	32.0	32.2	32.4	32.4	32.7	33.1	33.1	33.1	33.2	33.2	33.2	33.4	33.6	33.6	33.7	33.8	33.9	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0
12/03/1999 16:14	31.1	31.2	31.6	32.8	33.3	33.6	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3
15/03/1999 15:21	32.0	32.2	32.6	32.8	32.9	33.1	33.3	33.6	33.8	33.9	33.9	34.0	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2
22/03/1999 15:24	32.9	32.9	33.1	33.2	33.3	33.3	33.3	33.4	33.4	33.6	33.7	33.9	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.2	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
24/03/1999 11:06	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.9	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
26/03/1999 14:32	33.7	33.7	33.8	33.9	34.0	34.1	34.1	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
31/03/1999 16:30	34.4	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
07/04/1999 14:09	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.3	33.6	33.7	33.8	34.0	34.1	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
15/04/1999 10:21	32.3	32.5	32.6	32.7	32.7	32.7	32.8	32.9	32.9	32.9	32.9	33.1	33.2	33.3	33.5	33.6	33.7	33.8	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
16/04/1999 08:14	33.0	33.1	33.1	33.1	33.2	33.3	33.3	33.3	33.5	33.8	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0
19/04/1999 08:00	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
27/04/1999 14:25	31.4	31.3	31.3	31.3	31.5	31.8	32.3	33.4	33.5	33.6	33.6	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
30/04/1999 14:10	33.4	32.8	32.8	33.1	33.1	33.1	33.2	33.3	33.4	33.4	33.5	33.5	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6
05/05/1999 08:48	32.7	32.8	33.0	33.2	33.4	33.5	33.6	33.8	33.9	33.9	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
06/05/1999 08:08	33.0	33.2	33.4	33.5	33.7	33.8	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
07/05/1999 09:25	32.4	32.6	33.1	33.4	33.5	33.5	33.5	33.7	33.8	33.9	34.0	34.0	34.0	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2
12/05/1999 12:40	32.8	32.8	33.0	33.2	33.5	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0
19/05/1999 08:53	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
21/05/1999 08:02	34.1	34.1	34.1	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
27/05/1999 15:23	33.9	33.9	34.0	34.1	34.2	34.2	34.3	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
01/06/1999 07:35	34.1	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.4	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
08/06/1999 11:14	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
09/06/1999 13:09	33.8	33.9	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.2	34.3	34.4	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
11/06/1999 14:31	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
15/06/1999 06:47	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
16/06/1999 07:46	34.7	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
18/06/1999 08:24	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
22/06/1999 12:39	34.2	34.4	34.4	34.5	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
25/06/1999 14:31	34.4	34.4	34.5	34.6	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
28/06/1999 16:26	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
30/06/1999 07:58	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
02/07/1999 07:19	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0
07/07/1999 12:51	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
09/07/1999 14:21	34.6	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
10/07/1999 13:13	34.7	34.6	34.6	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
13/07/1999 16:25	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
16/07/1999 07:42	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
27/07/1999 16:47	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	34.9	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
30/07/1999 06:48	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
03/08/1999 09:09	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
10/08/1999 15:24	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
13/09/1999 06:58	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
16/09/1999 09:10	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
22/09/1999 14:39	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
08/10/1999 16:13	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
19/10/1999 13:28	33.9	34.2	34.2	34.2	34.3	34.6	34.6	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
29/10/1999 08:46	33.8	34.2	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
03/11/1999 15:11	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
12/11/1999 07:37	33.8	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
23/11/1999 15:48	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
07/12/1999 16:07	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5
04/01/2000 15:38	29.4	29.8	31.0	31.7	32.0	32.2	32.3	32.4	32.5	32.6	32.9	33.1	33.1	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3
23/01/2000 08:03	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:24	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
24/02/1999 17:14	34.1	34.1	34.2	34.3	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
02/03/1999 15:52	34.5	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
05/03/1999 12:49	32.5	32.6	32.7	32.9	33.0	33.4	33.8	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
12/03/1999 15:05	32.4	32.5	32.6	33.1	33.6	34.0	34.1	34.2	34.4	34.5	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
15/03/1999 14:30	33.7	33.7	33.8	33.9	34.0	34.2	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
22/03/1999 15:02	34.3	34.4	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
24/03/1999 10:21	34.9	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
26/03/1999 14:09	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
31/03/1999 17:25	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
02/04/1999 15:15	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
07/04/1999 15:08	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
15/04/1999 09:19	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
18/04/1999 07:45	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
19/04/1999 06:59	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
24/04/1999 14:28	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
27/04/1999 15:02	32.7	32.6	32.4	33.0	33.4	33.5	33.6	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
30/04/1999 14:56	33.0	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.8	33.9	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
05/05/1999 07:52	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
06/05/1999 08:54	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
07/05/1999 09:03	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5
19/05/1999 08:14	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
21/05/1999 08:50	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
27/05/1999 15:03	34.4	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
01/06/1999 06:53	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
09/06/1999 10:32	34.9	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
09/06/1999 12:50	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
11/06/1999 15:03	34.6	34.5	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
15/06/1999 06:11	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
16/06/1999 08:28	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
18/06/1999 08:04	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
22/06/1999 12:18	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
25/06/1999 15:04	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
28/06/1999 17:09	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
30/06/1999 08:41	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
02/07/1999 06:44	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
06/07/1999 10:46	34.8	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
09/07/1999 15:26	35.6	35.1	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
10/07/1999 14:16	35.1	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
13/07/1999 17:05	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
16/07/1999 07:25	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
27/07/1999 16:21	35.2	35.2	35.2	35.2	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
30/07/1999 06:30	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.2	35.3	35.3	35.3	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
03/08/1999 08:18	35.2	35.3	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
10/08/1999 16:07	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
13/09/1999 08:15	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
16/09/1999 08:40	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
22/09/1999 14:09	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
29/09/1999 08:02	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
08/10/1999 15:41	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
13/10/1999 08:33	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.1	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
19/10/1999 12:01	34.8	34.6	35.0	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
29/10/1999 08:22	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
03/11/1999 13:54	31.5	31.4	31.7	32.7	33.2	33.9	34.2	34.3	34.3	34.3	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
12/11/1999 08:26	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.6	34.7	34.7	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
23/11/1999 15:27	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
07/12/1999 15:16	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.7	34.8	34.8	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
04/01/2000 16:31	32.3	32.3	32.3	32.5	32.8	33.2	33.3	33.4	33.4	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5
23/01/2000 09:01	33.5	33.8	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
01/02/2000 15:56	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7	33.7
11/02/2000 09:02	33.7	33.7	33.6	33.7	33.7	33.6	33.6	33.6	33.6	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
18/02/2000 15:48	33.6	33.6	33.6	33.6	33.5	33.5	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6
19/02/2000 11:24	32.3	32.2	32.4	33.2	33.3	33.4	33.4	33.4	33.4	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5	33.5
03/03/2000 16:16	33.6	33.6	33.5	33.5	33.5	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.7	33.7	33.7	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8
13/03/2000 10:05	33.3	33.6	33.6	33.7	33.8	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
15/03/2000 12:25	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2	34.2
17/03/2000 15:21	33.7	33.7	33.9	34.0	34.0	34.1	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3
22/03/2000 07:11	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
24/03/2000 08:05	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7
27/03/2000 09:33	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
29/03/2000 11:52

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
19/06/2000 07:13	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
21/06/2000 08:40	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4
26/06/2000 11:09	33.9	33.9	33.9	34.0	34.2	34.3	34.3	34.3	34.3	34.3	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
28/06/2000 14:14	34.2	34.2	34.2	34.2	34.3	34.4	34.4	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5
30/06/2000 15:06	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.5	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6	34.6
05/07/2000 07:53	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
07/07/2000 10:19	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
10/07/2000 12:19	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.7	34.8	34.7	34.7	34.8	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8
12/07/2000 14:32	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
14/07/2000 09:41	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
15/07/2000 09:36	34.9	34.8	34.8	34.9	34.9	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
21/07/2000 08:35	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
24/07/2000 10:41	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
28/07/2000 13:53	34.9	34.9	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
01/08/2000 08:53	35.0	35.1	35.1	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1
04/08/2000 08:28	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
09/08/2000 12:54	35.1	35.1	35.0	35.1	35.1	35.1	34.9	35.0	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
11/08/2000 14:42	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
17/08/2000 07:50	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
22/08/2000 09:22	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
24/08/2000 12:44	35.2	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
29/08/2000 16:38	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
01/09/2000 08:07	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
04/09/2000 11:09	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
08/09/2000 12:59	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
14/09/2000 15:55	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3	35.3
22/09/2000 12:36	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
11/10/2000 15:40	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.1	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2	35.2
22/10/2000 11:52	34.6	34.6	34.7	34.6	34.6	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.7	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
01/11/2000 18:46	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.8	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
17/11/2000 09:57	33.8	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	33.9	34.0	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1	34.1
20/12/2000 12:59	30.5	31.1	31.2	31.3	31.4	31.7	31.8	32.0	32.6	32.9	33.0	33.0	33.0	33.1	33.1	33.1	33.1	33.1	33.1	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2	33.2
14/01/2001 09:36	32.3	32.3	32.3	32.4	32.4	32.4	32.5	32.5	32.5	32.9	33.3	33.2	33.1	33.1	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0
02/02/2001 11:15	30.1	30.8	31.0	31.1	31.3	31.5	31.8	32.0	32.1	32.1	32.1	32.1	32.1	32.1	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.3	32.3	32.3	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5
12/02/2001 09:33	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.3	32.4	32.4	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	32.6	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7
22/02/2001 17:10	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.4	33.5	33.5	33.5	33.5	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6	33.6

KE

Suivi CTD de la chlorophylle *a* (fluorescence ;µg.l^{-1}) sur les sites ateliers

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9
18/02/1999 11:12	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
02/03/1999 17:13	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3
05/03/1999 14:15	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4
12/03/1999 16:37	2.9	2.9	2.6	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
15/03/1999 15:58	2.0	2.0	1.9	1.9	2.2	2.6	2.1	1.3	1.3
22/03/1999 16:16	3.3	3.3	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2
24/03/1999 11:41	2.8	3.0	3.2	3.1	3.1	3.2	3.2	3.2	3.2
26/03/1999 15:16	2.4	2.3	2.6	2.9	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4
31/03/1999 15:12	2.0	2.6	2.7	3.3	3.7	4.3	4.3	4.3	4.3
02/04/1999 14:43	3.9	4.1	4.2	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0
07/04/1999 16:00	2.6	2.7	2.9	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
12/04/1999 13:36	1.9	1.9	1.9	2.2	2.5	2.6	2.6	2.6	2.6
14/04/1999 14:39	1.6	1.8	2.2	2.1	2.0	1.9	1.8	1.8	1.8
16/04/1999 08:48	1.5	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
19/04/1999 08:24	2.3	2.4	2.4	2.4	2.2	2.2	2.3	2.1	2.1
27/04/1999 17:10	10.0	8.5	8.8	8.3	7.6	7.0	7.0	7.0	7.0
30/04/1999 16:12	7.9	7.7	8.0	8.5	8.8	8.5	8.6	8.6	8.6
05/05/1999 09:26	4.7	4.9	5.0	5.1	5.8	6.2	6.2	6.2	6.2
07/05/1999 10:03	3.5	3.6	3.3	3.1	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0
19/05/1999 09:16	2.5	2.9	2.8	2.7	2.7	2.6	2.6	2.6	2.6
27/05/1999 16:04	6.7	6.7	6.7	6.9	7.2	7.2	6.5	6.5	6.5
01/06/1999 07:55	5.9	6.2	6.1	6.0	6.2	5.9	5.9	5.9	5.9
09/06/1999 13:46	5.5	6.8	8.5	8.9	8.8	8.5	8.7	8.7	8.7
11/06/1999 14:10	3.6	3.7	4.7	5.3	6.5	6.8	6.8	6.8	6.8
15/06/1999 07:15	2.7	2.8	2.8	2.7	2.9	3.2	3.0	3.0	3.0
18/06/1999 08:56	2.4	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.2	2.2	2.2
22/06/1999 13:10	3.1	2.8	2.8	2.9	3.0	3.1	3.1	3.1	3.1
25/06/1999 14:10	4.5	5.3	7.4	8.9	8.9	8.4	8.4	8.4	8.4
28/06/1999 15:52	7.4	7.8	7.7	7.9	7.8	7.9	7.9	7.9	7.9
02/07/1999 07:45	3.0	3.4	3.8	4.0	3.5	3.1	3.0	3.0	3.0
06/07/1999 13:37	6.4	7.9	6.3	4.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
10/07/1999 14:55	7.3	5.0	5.5	7.2	8.2	8.3	8.3	8.3	8.3
13/07/1999 16:03	5.6	4.8	4.8	4.7	4.6	4.5	4.3	4.1	4.1
16/07/1999 08:14	4.7	4.9	5.0	5.0	5.0	4.8	4.3	4.1	4.1
27/07/1999 17:22	3.0	3.1	3.9	5.3	6.3	7.0	7.3	7.3	7.3
30/07/1999 07:24	2.9	2.9	3.2	4.3	4.4	4.1	3.9	3.9	3.9
03/08/1999 09:29	1.6	1.7	2.0	2.9	3.6	4.1	4.1	4.1	4.1
10/08/1999 15:04	3.3	3.7	4.0	4.2	4.3	4.1	3.9	3.9	3.9
13/09/1999 06:05	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
16/09/1999 09:59	1.1	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
22/09/1999 15:22	1.2	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3
29/10/1999 09:34	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.6	1.6
12/11/1999 06:40	1.3	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3
23/11/1999 16:21	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.0
04/01/2000 15:04	1.4	1.4	1.3	1.2	1.1	0.9	0.8	0.8	0.8
23/01/2000 06:29	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
01/02/2000 14:46	1.0	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1

CA

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:01	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2	1.2	1.1	1.2	1.1	1.1	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
24/02/1999 18:22	0.9	1.2	1.4	1.5	1.5	1.2	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
02/03/1999 14:59	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
05/03/1999 13:42	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
12/03/1999 16:14	2.6	2.4	2.3	2.0	1.8	1.7	1.5	1.3	1.2	1.1	1.0	1.0	0.9	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
15/03/1999 15:21	1.0	1.0	1.1	1.3	1.6	1.6	1.9	2.0	2.1	2.0	1.8	1.5	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
22/03/1999 15:24	2.3	2.5	2.6	2.8	2.8	2.8	2.9	2.8	2.9	3.0	2.8	2.8	2.7	2.6	2.5	2.5	2.3	2.2	2.2	2.1	2.0	2.1	2.1	2.0	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
24/03/1999 11:06	2.3	2.5	2.7	3.0	3.2	3.2	3.0	2.7	2.6	2.5	2.3	2.3	2.3	2.2	2.1	2.2	2.3	2.2	2.3	2.3	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
26/03/1999 14:32	1.3	1.4	1.6	1.9	2.1	2.7	3.4	3.2	2.9	2.6	2.4	2.1	2.1	2.1	2.1	2.0	1.9	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	1.9	1.8	1.7	1.7	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4
31/03/1999 16:30	2.8	2.7	3.0	3.4	3.6	3.2	3.6	3.6	3.6	3.4	3.8	3.6	3.3	3.3	3.8	3.6	3.5	3.7	3.8	3.6	3.6	3.9	3.5	3.3	3.9	4.2	4.0	3.7	3.7	3.8	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3
07/04/1999 14:09	2.0	2.2	2.2	2.3	2.6	2.6	2.6	2.5	2.3	2.2	2.2	2.2	2.3	2.3	2.7	2.8	2.4	2.1	2.0	2.0	1.7	1.7	1.5	1.4	1.3	1.2	1.2	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
15/04/1999 10:21	1.5	1.4	1.4	1.5	1.8	1.9	2.0	1.8	1.6	1.4	1.3	1.4	1.7	1.5	1.6	1.5	1.4	1.3	1.1	1.0	1.1	1.0	0.9	0.8	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
16/04/1999 08:14	1.2	1.1	1.1	1.0	1.0	1.2	1.3	1.2	1.1	1.2	1.1	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
19/04/1999 08:00	2.0	2.0	2.0	1.9	2.0	2.0	2.1	2.1	2.0	2.2	2.0	1.9	2.0	2.1	2.0	1.9	2.3	2.5	2.3	2.2	2.2	1.9	1.8	2.0	1.9	1.9	1.8	2.0	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0
27/04/1999 14:25	5.0	4.5	5.3	6.2	6.4	7.3	7.3	8.1	7.1	6.2	5.6	5.9	5.4	4.8	5.4	5.0	5.4	4.8	4.9	4.7	5.4	5.2	5.3	5.6	5.5	5.2	5.5	5.7	6.1	5.5	5.5	5.6	5.4	5.4	5.4
30/04/1999 14:10	4.5	4.9	5.4	7.0	7.8	8.6	8.9	8.9	8.7	8.5	8.6	7.6	7.4	8.0	8.3	7.9	8.7	8.3	8.0	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6
05/05/1999 08:48	2.9	3.2	3.7	4.0	4.6	4.6	4.7	4.5	4.7	4.6	4.6	4.7	4.8	5.1	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7
06/05/1999 08:08	2.7	2.7	2.8	3.4	4.0	4.2	4.6	4.3	4.0	4.4	4.1	4.2	4.5	4.6	4.9	4.6	4.6	5.2	5.1	5.2	5.3	5.4	5.3	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9	4.9
07/05/1999 09:25	2.0	2.0	2.5	3.0	3.2	3.0	3.1	3.0	2.8	2.7	2.7	2.8	3.0	3.2	3.8	4.4	4.0	4.3	4.1	3.6	3.7	4.0	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9
12/05/1999 12:40	3.6	3.8	4.5	5.4	4.6	3.7	3.1	3.3	3.2	2.9	3.2	3.0	2.3	2.3	2.8	2.5	1.9	1.8	1.7	2.0	2.1	1.8	2.1	1.5	1.4	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6
19/05/1999 08:53	2.6	2.8	3.0	3.5	3.2	3.5	3.5	3.1	3.2	2.9	2.4	2.1	2.1	2.1	2.5	2.6	2.4	1.9	2.0	2.2	2.4	2.2	2.3	2.2	2.3	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
21/05/1999 08:02	2.9	3.1	2.9	2.9	2.9	2.4	2.0	2.0	1.9	1.9	1.9	1.8	1.9	2.0	2.0	1.7	1.6	1.7	1.8	1.7	2.1	1.7	1.7	1.6	1.8	2.1	1.7	2.1	1.9	2.1	1.7	1.2	1.2	1.2	1.2
27/05/1999 15:23	7.6	7.7	8.0	8.0	7.8	7.3	6.1	5.2	4.2	3.2	2.8	3.0	2.8	2.5	2.7	2.8	2.6	2.6	2.4	2.5	2.3	2.5	2.2	1.9	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
01/06/1999 07:35	5.1	4.9	5.1	5.3	5.3	5.3	5.5	4.7	4.2	3.9	3.9	3.9	4.0	3.8	3.5	3.6	3.3	3.2	3.1	3.1	3.2	3.3	3.3	3.3	3.2	3.2	3.0	2.8	2.8	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6
08/06/1999 11:14	5.0	4.6	5.1	5.3	5.4	4.9	4.3	3.9	3.8	3.7	3.6	3.6	3.4	3.3	3.3	3.6	3.7	3.6	3.5	3.4	3.4	3.6	3.7	3.9	4.1	4.0	4.1	4.0	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7
09/06/1999 13:09	2.2	2.4	3.2	3.7	4.4	4.7	5.6	6.3	6.1	5.5	5.0	5.0	5.2	4.8	4.6	4.4	4.3	4.5	4.6	4.6	4.4	4.8	4.7	4.5	4.5	4.2	4.4	4.4	3.9	3.8	3.8	3.8	3.8	3.8	3.8
11/06/1999 14:31	4.2	4.1	4.7	5.8	6.0	6.3	6.5	6.2	5.9	6.1	6.4	6.1	5.9	6.2	5.7	5.4	5.0	5.1	5.4	5.4	4.9	4.8	5.1	5.0	5.0	5.4	5.8	5.0	5.0	4.8	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3
15/06/1999 06:47	2.6	2.9	2.8	2.7	2.4	2.5	2.4	2.4	2.5	2.6	2.5	2.7	3.2	3.0	2.5	2.7	2.7	2.3	2.1	2.4	2.2	2.1	2.1	2.3	2.5	2.5	2.2	2.1	2.1	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
16/06/1999 07:46	1.6	1.6	2.0	2.0	2.4	2.2	2.0	2.1	2.4	2.8	2.2	2.3	2.5	2.5	2.1	1.8	1.9	1.8	1.9	1.9	1.9	2.2	2.1	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	1.8	1.9	1.9	2.1	1.9	1.1	1.1
18/06/1999 08:24	2.1	2.1	2.2	2.3	2.2	2.1	1.9	1.8	1.9	1.8	1.8	2.0	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.7	1.8	2.0	1.8	1.8	1.8	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.6	1.7	1.7	1.6	1.7	1.7	1.7
22/06/1999 12:39	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	0.8	0.7	0.6	0.6	0.7	0.8	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7	0.6	0.6	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
25/06/1999 14:31	1.1	1.2	1.5	1.9	2.0	2.1	2.3	2.3	2.9	2.4	2.3	2.3	2.1	2.4	2.5	2.6	3.0	3.0	2.9	3.1	3.4	3.3	3.0	3.0	2.6	2.7	2.8	2.7	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
28/06/1999 16:26	6.4	6.6	6.7	6.6	6.3	6.8	6.6	6.3	6.3	5.9	6.1	6.1	5.8	5.7	5.5	5.2	5.4	5.8	6.3	5.8	5.6	6.3	6.2	5.8	5.6	5.5	5.4	5.5	6.2	5.7	5.4	5.4	5.4	5.4	5.4
30/06/1999 07:58	4.4	4.4	4.4	4.4	4.0	3.5	3.7	3.4	3.2	3.1	3.2	3.3	3.3	3.3	3.3	3.1	2.9	2.8	3.1	3.0	2.8	3.0	3.0	3.0	3.1	3.1	3.1	3.0	2.8	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6
02/07/1999 07:19	3.6	3.6	3.7	3.5	3.4	3.4	3.4	3.2	3.4	3.0	2.8	2.7	2.8	2.9	2.9	2.9	2.9	3.0	3.0	2.9	2.8	2.9	3.0	3.1	3.2	3.2	3.0	3.1	3.0	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8
07/07/1999 12:51	2.2	2.3	2.6	3.5	6.0	7.4	5.5	3.9	3.3	3.1	2.7	2.5	2.2	1.9	1.8	1.5	1.4	1.5	1.7	1.8	1.9	1.9	2.0	2.1	1.9	1.9	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6
09/07/1999 14:21	2.4	2.3	2.3	3.0	4.5	5.6	5.4	6.2	9.7	9.1	8.5	7.3	5.8	5.0	4.7	4.6	4.3	4.0	4.0	3.7	3.5	3.5	3.3	3.0	3.0	2.9	2.7	2.5	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
10/07/1999 13:13	9.7	8.3	9.9	9.1	7.1	5.7	5.1	4.8	4.4	3.9	3.5	3.3	3.0	2.7	2.6	2.5	2.5	2.7	2.7	2.7	2.7	3.0	2.9	2.9	3.0	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1
13/07/1999 16:25	4.5	4.4	4.3	4.2	4.1	3.8	3.8	3.8	3.7	3.7	3.7	3.7	3.8	4.0	3.8	3.7	3.6	3.6	3.7	3.6	3.6	3.6	3.5	3.6	3.7	3.6	3.5	3.5	3.4	3.3	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2
16/07/1999 07:42	4.4	3.9	3.7	3.7	3.6	3.6	3.7	3.7	3.7	3.6	3.5	3.6	3.6	3.6	3.5	3.5	3.6	3.6	3.6	3.4	3.3	3.4	3.5	3.4	3.4	3.4	3.3	3.1	2.9	2.9	2.8	2.6	2.6	2.6	2.6
27/07/1999 16:47	7.0	7.2	8.0	9.2	10.0	10.0	9.9	7.7	4.7	3.3	2.9	2.7	2.5	2.4	2.4	2.5	2.4	2.5	2.4	2.3	2.2	2.1	2.0	1.9	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
30/07/1999 06:48	3.7	3.6	3.9	4.2	4.2	4.0	3.6	3.3	3.3	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.3	3.3	3.4	3.4	3.5	3.6	3.6	3.6	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.6	3.6	3.1	3.1	3.1	3.1
03/08/1999 09:09	1.6	2.2	2.6	3.2	3.7	3.8	3.6	3.5	3.4	3.3	3.0	2.9	3.0	2.9	2.9	2.9	2.7	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.4	2.5	2.4	2.4	2.2	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
10/08/1999 15:24	1.6	1.6	1.7	1.8	2.0	2.2	2.5	2.6	2.3	2.3	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.1	2.1	2.2	2.1	2.1	2.2	2.2	2.2	2.0	2.2	2.1	2.0	2.0	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
13/09/1999 06:58	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
16/09/1999 09:10	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
22/09/1999 14:39	1.3	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
08/10/1999 16:13	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
19/10/1999 13:28	1.0	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
29/10/1999 08:46	1.5	1.4	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3
03/11/1999 15:11	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.5	1.4	1.4	1.3	1.4	1.3	1.3	1.4	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
12/11/1999 07:37	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
23/11/1999 15:48	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
07/12/1999 16:07	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
04/01/2000 15:38	1.0	1.0	1.0	0.9	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
23/01/2000 08:03	0.9	0.9	0.9

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
18/02/1999 12:24	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
24/02/1999 17:14	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.4	1.4	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
02/03/1999 15:52	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
05/03/1999 12:49	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
12/03/1999 15:05	2.4	2.4	2.3	2.3	2.2	2.0	1.7	1.5	1.3	1.1	1.0	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
15/03/1999 14:30	1.3	1.4	1.3	1.3	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.6	1.7	1.8	2.1	1.9	1.8	1.7	1.6	1.5	1.4	1.4	1.4	1.5	1.4	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
22/03/1999 15:02	3.3	3.3	3.5	3.6	3.7	3.6	3.5	3.7	3.5	3.4	3.3	3.3	3.1	3.1	3.3	3.0	2.8	2.8	2.9	2.9	3.0	2.8	2.8	2.9	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8
24/03/1999 10:21	2.6	2.6	2.7	2.9	2.8	2.9	2.9	2.8	2.7	2.8	3.1	3.5	3.0	2.7	2.7	2.5	2.6	2.5	2.7	2.5	2.6	2.5	2.5	2.5	2.6	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
26/03/1999 14:09	1.6	1.7	1.8	1.9	2.0	2.3	2.4	2.6	2.8	2.6	2.6	2.8	2.5	2.4	2.4	2.4	2.7	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
31/03/1999 17:25	2.9	3.1	3.7	3.7	3.6	3.7	3.7	3.4	3.2	3.5	3.2	3.4	3.2	3.2	2.9	2.9	3.0	2.8	2.5	2.6	2.6	2.7	2.6	2.8	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7
02/04/1999 15:15	2.9	3.0	3.2	3.5	3.7	4.0	3.5	3.2	3.5	3.4	3.2	3.7	3.6	3.6	3.9	3.6	3.2	3.5	3.4	3.3	3.4	3.2	3.4	3.3	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9
07/04/1999 15:08	2.6	2.8	2.7	2.6	2.6	2.7	3.0	3.0	3.0	2.9	2.5	2.2	2.2	2.1	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
15/04/1999 09:19	1.6	1.4	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.6	1.7	1.8	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.7	1.7	1.8	1.8	1.7	1.7	1.6	1.7	1.8	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
16/04/1999 07:45	1.8	1.7	1.6	1.7	1.8	1.7	1.8	1.8	1.7	1.8	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.7	2.0	1.9	1.7	1.7	1.7	1.7	1.6	1.5	1.7	1.6	1.9	1.8	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
19/04/1999 06:59	2.1	1.8	1.9	2.1	2.2	2.4	2.6	2.5	2.2	2.1	2.1	1.9	2.2	2.3	2.1	1.9	2.0	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
24/04/1999 14:28	2.7	2.7	3.1	4.0	4.2	4.5	5.0	5.4	5.8	5.5	5.2	4.9	4.6	5.2	5.0	4.7	4.9	4.8	5.0	4.5	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7
27/04/1999 15:02	7.0	7.1	7.1	7.6	7.9	7.6	7.2	7.1	6.7	6.6	5.5	5.5	5.4	6.1	6.3	6.4	6.6	6.2	5.7	5.5	5.6	5.3	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1
30/04/1999 14:56	1.7	3.7	5.2	6.3	7.5	7.7	8.0	7.7	8.1	7.4	7.0	7.3	6.8	7.1	7.2	7.0	6.7	6.9	7.3	7.2	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3	7.3
05/05/1999 07:52	5.7	5.7	6.4	6.6	6.1	6.2	5.4	4.9	5.5	5.4	5.4	6.4	5.9	5.4	6.0	5.6	5.5	5.3	5.3	5.5	5.7	5.8	6.0	5.8	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1
06/05/1999 08:54	3.6	3.4	3.5	3.7	4.4	4.8	4.8	4.8	5.0	5.0	4.5	4.5	5.0	5.2	4.8	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	5.2	4.9	5.4	5.7	5.3	5.6	5.2	5.2	5.1	5.3	5.4	5.0	4.9	4.9	4.9
07/05/1999 09:03	3.5	3.4	3.5	3.6	3.5	3.4	3.4	3.6	3.4	3.4	3.5	3.9	3.9	3.7	3.8	4.0	4.0	4.4	4.6	4.5	4.4	4.0	3.9	4.1	4.3	4.4	4.5	4.3	4.0	4.1	4.0	4.2	4.1	4.3	4.3
19/05/1999 08:14	2.5	2.3	2.2	2.5	2.5	2.1	2.1	2.2	2.2	2.4	2.6	2.4	2.2	2.1	2.1	2.4	2.3	2.2	2.1	2.0	2.1	2.4	2.0	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
21/05/1999 08:50	2.0	1.9	2.0	2.1	2.1	2.0	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.0	1.9	2.0	2.0	2.0	1.9	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
27/05/1999 15:03	5.0	5.2	4.5	4.1	3.8	3.4	3.2	3.2	3.1	2.9	2.9	3.1	2.9	2.8	2.8	2.8	3.1	2.8	2.6	2.4	2.3	2.7	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
01/06/1999 06:53	3.4	3.3	3.4	3.7	3.5	3.7	3.5	3.5	3.2	3.1	3.0	3.0	3.2	3.4	3.3	3.3	3.2	3.1	3.0	3.0	2.9	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6
08/06/1999 10:32	4.0	4.1	4.1	4.6	5.0	5.1	5.1	5.5	5.8	6.0	5.8	6.0	6.0	5.8	5.6	5.3	5.4	5.6	5.6	5.3	5.1	5.3	5.9	6.2	6.2	5.9	5.7	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6
09/06/1999 12:50	4.8	5.0	5.2	5.8	6.1	6.0	5.7	5.7	5.4	5.2	5.3	5.4	5.4	5.1	5.2	4.8	4.8	4.8	4.9	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8
11/06/1999 15:03	2.2	1.9	2.3	2.8	3.2	3.8	4.6	5.0	5.4	5.0	5.5	5.5	5.6	5.3	5.2	5.1	5.0	5.0	5.2	5.1	4.9	4.8	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7	4.7
15/06/1999 06:11	2.1	2.0	2.0	1.9	2.2	2.3	2.3	2.1	2.1	2.2	2.5	2.2	2.1	2.0	1.9	2.0	2.0	1.9	2.0	2.2	1.9	2.1	2.2	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
16/06/1999 08:28	1.8	1.7	1.7	1.9	2.1	2.3	2.1	2.0	2.0	1.8	1.9	1.9	1.8	1.8	2.0	2.0	1.9	2.0	2.1	2.0	1.8	1.7	1.7	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6
18/06/1999 08:04	1.7	1.7	1.7	1.6	1.8	1.7	1.7	1.6	1.7	1.6	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.7	1.7	2.0	1.9	1.6	1.5	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
22/06/1999 12:18	2.1	1.6	2.2	2.2	2.1	2.0	1.9	1.7	1.6	1.5	1.9	1.6	2.1	1.8	1.6	1.5	1.4	1.4	1.3	1.4	1.4	1.6	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
25/06/1999 15:04	3.6	4.3	4.7	5.3	5.1	4.6	4.2	4.2	4.4	4.4	3.7	3.3	3.4	3.3	3.8	4.0	3.4	3.3	3.4	3.2	3.0	3.0	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
28/06/1999 17:09	5.7	5.7	5.4	5.4	5.4	5.9	5.8	5.6	5.4	5.1	5.0	5.0	5.0	5.1	4.8	4.7	4.8	4.7	4.9	5.1	5.1	4.8	4.8	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5
30/06/1999 08:41	4.5	4.3	4.6	4.6	4.5	4.8	4.4	4.4	4.3	4.1	4.3	3.9	3.8	4.4	4.1	4.0	3.9	4.2	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9	3.9
02/07/1999 06:44	4.2	4.0	3.8	3.6	3.7	3.7	3.6	3.5	3.6	3.6	3.5	3.4	3.4	3.6	3.5	3.3	3.3	3.3	3.3	3.2	3.2	3.3	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2
06/07/1999 10:46	1.6	1.7	2.2	2.7	3.1	3.4	3.7	3.9	3.9	3.8	3.7	3.5	3.5	3.4	3.4	3.6	3.7	3.5	3.4	3.3	3.1	3.0	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9	2.9
09/07/1999 15:26	3.1	3.5	3.9	4.2	4.6	5.1	5.4	5.5	5.8	5.4	4.9	4.7	4.5	4.4	4.2	4.1	4.0	3.9	3.9	3.9	3.8	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6
10/07/1999 14:16	2.5	2.5	2.6	2.6	2.8	3.3	3.9	4.2	4.5	4.7	4.8	4.9	4.9	4.9	5.0	4.9	4.8	4.7	4.5	4.3	4.2	4.1	3.9	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7
13/07/1999 17:05	3.6	4.4	4.6	4.9	4.9	4.9	4.9	4.8	4.7	4.7	4.5	4.4	4.4	4.2	3.9	3.7	3.6	3.6	3.5	3.4	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3
16/07/1999 07:25	3.5	3.4	3.3	3.1	3.1	3.1	3.0	3.0	3.0	3.1	3.1	3.2	3.1	3.0	3.0	2.9	3.0	2.9	2.9	2.9	2.9	2.8	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7
27/07/1999 16:21	2.5	2.6	2.7	3.0	3.4	3.9	4.1	4.4	4.4	4.7	4.6	4.5	4.6	4.5	4.4	4.1	4.0	3.9	3.8	3.8	3.7	3.7	3.7	3.6	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
30/07/1999 06:30	3.0	2.9	2.9	2.9	2.9	2.8	2.8	2.8	2.8	2.9	2.9	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.8	2.7	2.7	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6
03/08/1999 08:18	1.3	2.1	2.7	3.1	3.3	3.4	3.3	3.2	3.2	3.1	3.0	3.0	3.0	2.9	2.8	2.8	2.8	3.0	2.7	2.5	2.5	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4
10/08/1999 16:07	1.9	2.1	2.3	2.4	2.5	2.5	2.5	2.5	2.4	2.4	2.3	2.3	2.3	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
13/09/1999 08:15	1.1	1.1	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
16/09/1999 08:40	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
22/09/1999 14:09	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6
29/09/1999 08:02	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
08/10/1999 15:41	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
13/10/1999 08:33	1.0	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
19/10/1999 12:01	0.8	1.0	1.2	1.1	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.3	1.4	1.4	1.4	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.6	1.6	1.6	1.6	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7
29/10/1999 08:22	1.7	1.6	1.6	1.7	1.6	1.8	1.7	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6
03/11/1999 13:54	1.6	1.6	1.5	1.7	1.9	1.9	1.8	1.6	1.4	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
12/11/1999 08:26	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
23/11/1999 15:27	0.7	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
07/12/1999 15:16	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
04/01/2000 16:31	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
23/01/2000 09:01	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
01/02/2000 15:56	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
11/02/2000 09:02	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
18/02/2000 15:48	0.9	0.9	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
19/02/2000 11:24	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
03/03/2000 16:16	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
13/03/2000 10:05	1.2	1.4	1.3	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
15/03/2000 12:25	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.1	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
17/03/2000 15:21	1.2	1.2	1.3	1.1	1.0	1.0	1.3	1.5	1.2	1.1	1.5	1.4	1.2	1.0	1.0	0.9	0.9	0.8	0.9	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
22/03/2000 07:11	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	1.6	1.4	1.2	1.5	1.2	1.1	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.9	1.0	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4
24/03/2000 08:05	1.2	1.2	1.5	1.4	1.4	1.5	1.6	1.4	1.2	1.6	1.7	1.5	1.4	1.3	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.5	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4	1.4
27/03/2000 09:33	1.2	2.4	2.3	2.0	1.9	1.8	1.9	2.0	1.7	1.6	2.2	2.2	2.1	2.4	2.0	1.6	1.6	1.8	1.6	1.7	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
29/03/2000 11:52

RO

Date	-1	-2	-3	-4	-5	-6	-7	-8	-9	-10	-11	-12	-13	-14	-15	-16	-17	-18	-19	-20	-21	-22	-23	-24	-25	-26	-27	-28	-29	-30	-31	-32	-33	-34	-35
19/06/2000 07:13	6.4	6.6	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	6.6	6.6	6.7	6.5	6.2	6.0	5.8	5.6	5.5	5.7	5.8	5.7	5.6	5.9	5.7	5.5	5.4	5.2	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3	5.3
21/06/2000 08:40	4.6	5.2	5.3	5.3	5.7	6.0	6.2	6.0	5.9	6.0	6.2	6.2	6.0	5.9	5.7	5.5	5.4	5.5	5.5	5.3	5.2	5.1	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0
26/06/2000 11:09	2.8	3.0	3.2	3.6	4.2	4.8	5.4	6.2	6.3	6.2	6.4	6.2	6.4	6.2	5.8	6.3	6.1	6.4	6.2	5.4	5.0	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6	4.6
28/06/2000 14:14	2.6	2.7	2.8	3.1	3.9	4.1	4.5	5.3	5.3	5.4	5.4	5.3	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.0	4.9	4.9	4.9	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8	4.8
30/06/2000 15:06	2.4	2.3	2.7	2.9	3.4	3.7	4.0	4.2	4.4	4.6	4.6	4.6	4.7	4.6	4.4	4.4	4.6	4.6	4.5	4.6	4.5	4.4	4.4	4.4	4.3	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2
05/07/2000 07:53	3.2	3.1	3.1	3.3	3.4	3.3	3.4	3.3	3.3	3.3	3.3	3.2	3.1	3.2	3.1	3.0	3.1	3.1	3.3	3.3	3.4	3.3	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0
07/07/2000 10:19	5.0	5.1	4.9	4.7	4.6	4.7	4.8	4.7	4.8	5.1	5.0	5.0	4.9	4.8	4.8	4.7	4.6	4.5	4.1	4.4	4.5	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3
10/07/2000 12:19	2.4	2.3	2.6	2.8	2.9	3.3	3.7	3.9	4.6	4.9	5.0	4.9	4.9	4.9	4.4	3.9	3.6	3.4	3.3	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4
12/07/2000 14:32	7.6	6.0	5.7	5.8	5.8	5.2	4.7	4.6	4.6	4.4	4.2	4.0	4.1	4.0	3.9	3.7	4.0	4.2	3.9	3.6	3.6	4.0	4.3	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2
14/07/2000 09:41	5.7	5.7	5.6	5.3	5.8	6.0	6.1	5.6	5.6	6.2	5.5	4.8	4.4	3.8	3.5	3.3	3.0	3.0	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7
15/07/2000 09:36	4.6	5.0	4.9	5.1	5.1	5.4	5.6	5.5	5.1	4.7	4.3	4.2	4.0	4.0	3.6	3.9	4.1	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2
21/07/2000 08:35	3.2	3.3	3.8	4.1	4.1	4.5	4.4	3.9	4.3	4.4	4.3	4.2	3.9	3.9	4.4	4.3	4.1	3.7	4.0	4.0	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2	4.2
24/07/2000 10:41	4.5	4.5	4.5	5.0	5.2	5.4	4.5	4.1	4.0	3.6	4.0	4.0	3.7	3.4	3.2	3.1	3.2	3.1	3.2	3.3	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7
28/07/2000 13:53	1.4	1.4	1.3	1.4	1.4	1.4	2.0	2.3	2.3	2.6	2.9	3.2	3.4	3.2	3.0	3.1	2.8	2.6	2.3	2.3	2.3	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
01/08/2000 06:53	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	1.8	1.7	1.9	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.9	1.8	1.8	1.8	1.9	1.8	1.8	1.9	1.9	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
04/08/2000 08:28	1.7	1.6	1.7	1.8	1.9	1.9	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9
09/08/2000 12:54	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.2	1.3	1.4	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	1.5	1.4	1.4	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
11/08/2000 14:42	1.1	1.2	1.4	1.5	1.6	1.6	1.5	1.5	1.4	1.4	1.4	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
17/08/2000 07:50	2.7	2.7	2.6	2.6	2.6	2.6	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.4	2.4	2.3	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
22/08/2000 09:22	2.3	2.4	2.3	2.2	2.2	2.1	2.1	2.0	2.0	2.0	2.1	2.0	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
24/08/2000 12:44	2.1	2.0	1.9	1.8	1.8	1.6	1.5	1.6	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	1.3	1.4	1.3	1.5	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3
29/08/2000 16:38	2.8	3.1	2.9	2.9	3.1	3.2	3.1	3.0	2.9	2.7	2.5	2.5	2.6	2.5	2.8	2.6	2.4	2.5	2.5	2.5	2.4	2.4	2.5	2.4	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
01/09/2000 08:07	2.4	2.2	2.3	2.2	2.3	2.3	2.3	2.3	2.2	2.2	2.3	2.3	2.5	2.5	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.2	2.2	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
04/09/2000 11:09	1.9	1.9	2.0	2.1	2.3	2.4	2.6	2.6	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.6	2.5	2.5	2.6	2.5	2.5	2.4	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3
08/09/2000 12:59	1.7	1.9	1.9	2.1	2.0	1.9	1.9	2.0	2.1	2.0	2.1	1.9	1.7	1.7	1.6	1.6	1.5	1.3	1.4	1.4	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2
14/09/2000 15:55	3.7	3.2	3.2	3.8	3.7	3.7	3.4	3.9	4.1	3.9	3.7	3.3	3.1	3.0	3.0	3.4	3.5	3.3	3.5	3.5	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7	3.7
22/09/2000 12:36	3.4	3.3	3.2	2.9	2.7	2.6	2.5	2.4	2.2	2.1	2.3	2.3	2.2	2.0	1.9	2.0	2.0	1.9	1.8	1.7	1.6	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
11/10/2000 15:40	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
22/10/2000 11:52	1.6	1.8	1.8	1.6	1.6	1.5	1.5	1.5	1.4	1.4	1.4	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
01/11/2000 18:46	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
17/11/2000 09:57	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
20/12/2000 12:59	1.2	1.1	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
14/01/2001 09:36	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
02/02/2001 11:15	1.1	1.0	1.1	1.1	1.0	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
12/02/2001 09:33	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
22/02/2001 17:10	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2

1999	KEs	KEs	KEs	KEf	KEf	KEf
Date	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %
18/02/1999	0.70	0.72	0.51	0.73	1.03	0.58
02/03/1999	0.62	0.68	0.52	0.69	0.85	0.55
05/03/1999	0.81	1.60	0.66	0.60	0.94	0.61
12/03/1999	1.99	0.54	0.21	1.52	1.00	0.40
15/03/1999	1.26	0.47	0.27	1.19	1.74	0.59
22/03/1999	2.73	1.22	0.31	2.80	1.17	0.29
24/03/1999	3.24	2.06	0.39	3.57	0.95	0.21
26/03/1999	3.50	1.22	0.26	3.03	0.90	0.23
31/03/1999	4.05	1.96	0.33	4.50	1.17	0.21
02/04/1999	3.70	1.18	0.24	3.50	1.11	0.24
07/04/1999	2.11	1.35	0.39	2.91	0.92	0.24
12/04/1999	2.73	0.71	0.21	2.94	0.85	0.22
14/04/1999	2.00	0.37	0.16	1.86	0.40	0.18
19/04/1999	2.27	0.60	0.21	2.15	0.47	0.18
27/04/1999	6.53	1.99	0.23	7.74	1.13	0.13
30/04/1999	8.68	1.68	0.16	9.06	2.12	0.19
05/05/1999	6.74	0.48	0.07	7.15	0.74	0.09
07/05/1999	3.72	0.39	0.10	3.77	0.87	0.19
19/05/1999	2.15	0.69	0.24	2.62	0.79	0.23
27/05/1999	3.81	2.09	0.35	4.95	1.41	0.22
01/06/1999	4.19	1.80	0.30	3.79	1.44	0.28
09/06/1999	4.54	3.56	0.44	3.71	2.59	0.41
11/06/1999	3.93	1.87	0.32	4.35	1.57	0.26
15/06/1999	2.28	0.59	0.21	2.42	0.53	0.18
18/06/1999	1.90	0.66	0.26	1.87	0.75	0.29
22/06/1999	2.72	0.79	0.22	2.12	0.65	0.23
25/06/1999	5.27	0.68	0.11	4.86	1.37	0.22
28/06/1999	4.94	1.68	0.25			0.34
02/07/1999	3.44	3.85	0.53	2.29	3.74	0.62
10/07/1999	4.73	4.10	0.46			0.46
13/07/1999	2.82	2.57	0.48	2.18	1.60	0.42
16/07/1999	3.17	3.46	0.52	3.11	3.08	0.50
27/07/1999	2.55	3.00	0.54	3.58	4.96	0.58
30/07/1999	1.86	2.03	0.52	2.67	2.85	0.52
03/08/1999	1.31	1.41	0.52	2.16	2.62	0.55
10/08/1999	2.89	2.92	0.50	2.90	2.59	0.47
13/08/1999	2.05	2.12	0.51	3.47	0.01	
17/08/1999	1.92	0.72	0.27	2.01	0.93	0.32
20/08/1999	1.43	2.79	0.66	2.44	1.38	0.36
24/08/1999	4.37	2.01	0.31	4.35	3.87	0.47
27/08/1999	3.22	2.59	0.45	2.91	2.30	0.44
01/09/1999	2.01	1.47	0.42	2.39	0.91	0.28
04/09/1999	1.25	1.34	0.52	0.94	1.68	0.64
13/09/1999	1.85	1.54	0.45	1.93	1.47	0.43
16/09/1999	1.83	1.31	0.42	1.71	1.11	0.39
22/09/1999	2.64	3.46	0.57	2.65	2.43	0.48
29/09/1999	1.32	1.41	0.52	1.40	1.56	0.53
08/10/1999	1.49	0.97	0.39	1.55	1.10	0.42
13/10/1999	0.73	0.69	0.49	0.74	0.61	0.45
29/10/1999	0.80	0.73	0.48	0.94	0.70	0.43
12/11/1999	0.68	0.58	0.46	0.65	0.65	0.50
23/11/1999	0.69	0.76	0.52	0.52	0.82	0.61
04/01/2000	0.80	0.45	0.36	0.25	0.42	0.62
23/01/2000	0.57	0.66	0.54	0.61	0.76	0.55
01/02/2000	0.82	0.50	0.38	0.78	0.67	0.46

1999	CAs	CAs	CAs	CAf	CAf	CAf
Date	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %
18/02/1999	0.83	0.89	0.52	0.32	0.73	0.70
24/02/1999	0.53	0.82	0.61	0.24	0.48	0.66
02/03/1999	0.66	0.43	0.40	0.39	0.57	0.59
05/03/1999	0.74	1.10	0.60	0.50	0.49	0.49
12/03/1999	1.13	0.92	0.45	0.25	0.37	0.60
15/03/1999	0.92	0.61	0.40	0.88	1.06	0.55
22/03/1999	2.23	0.90	0.29	1.94	0.71	0.27
24/03/1999	2.31	1.95	0.46	2.16	0.76	0.26
26/03/1999	2.06	0.85	0.29	1.23	0.65	0.35
31/03/1999	2.62	2.42	0.48	3.55	1.16	0.25
07/04/1999	2.08	0.84	0.29	1.04	0.61	0.37
15/04/1999	1.53	0.76	0.33	2.19	1.54	0.41
19/04/1999	1.92	0.69	0.27	1.99	0.48	0.19
27/04/1999	7.15	0.74	0.09	5.33	0.64	0.11
30/04/1999	7.98	0.85	0.10	7.96	1.49	0.16
05/05/1999	4.40	0.17	0.04	6.76	1.43	0.17
07/05/1999	2.27	0.44	0.16	4.54	0.52	0.10
19/05/1999	2.78	0.79	0.22			
27/05/1999	4.52	2.43	0.35	1.70	0.35	0.17
01/06/1999	2.84	1.45	0.34	2.03	0.50	0.20
09/06/1999	3.05	1.62	0.35	2.15	1.08	0.33
11/06/1999	3.44	1.33	0.28	2.70	1.17	0.30
15/06/1999	2.12	0.67	0.24	1.70	0.60	0.26
18/06/1999	1.55	0.79	0.34	1.01	0.59	0.37
22/06/1999	0.60	0.33	0.36	0.38	0.23	0.38
25/06/1999	1.88	0.35	0.16	2.66	0.33	0.11
28/06/1999	5.09	1.24	0.20	4.06	1.10	0.21
02/07/1999	3.19	2.63	0.45	1.83	1.15	0.39
10/07/1999	5.24	8.20	0.61	2.30	2.35	0.51
13/07/1999	2.76	3.29	0.54	0.83	2.63	0.76
16/07/1999	2.99	3.71	0.55	1.60	2.29	0.59
27/07/1999	2.91	6.24	0.68	1.50	1.73	0.54
30/07/1999	2.79	3.58	0.56	1.93	2.16	0.53
03/08/1999	1.89	2.56	0.58	1.45	1.94	0.57
10/08/1999	1.72	1.40	0.45	1.24	1.10	0.47
13/08/1999	1.65	1.60	0.49	1.71	1.55	0.48
17/08/1999	2.50	1.22	0.33	1.26	0.45	0.26
20/08/1999	1.98	0.47	0.19	0.66	0.19	0.23
24/08/1999	4.43	2.58	0.37	1.27	0.60	0.32
27/08/1999	2.46	1.62	0.40	1.80	1.77	0.50
01/09/1999	1.33	1.13	0.46	1.47	1.02	0.41
04/09/1999	1.14	0.44	0.28	0.75	0.59	0.44
13/09/1999	1.73	1.61	0.48	1.08	1.32	0.55
16/09/1999	2.16	0.99	0.31	1.39	1.13	0.45
22/09/1999	1.02	0.32	0.24	0.42	0.34	0.44
29/09/1999	1.18	1.00	0.46	1.01	1.05	0.51
08/10/1999	1.28	0.87	0.41	1.03	1.18	0.53
13/10/1999	0.59	0.59	0.50	0.63	0.51	0.45
19/10/1999	1.14	0.69	0.38	0.36	0.43	0.55
29/10/1999	0.74	0.58	0.44	0.64	0.57	0.47
12/11/1999	0.54	0.45	0.45	0.57	0.59	0.51
23/11/1999	0.49	0.64	0.57	0.52	0.56	0.52
07/12/1999	0.56	0.48	0.46	0.33	0.50	0.60
04/01/2000	0.49	0.31	0.39	0.20	0.43	0.69
23/01/2000	0.48	0.35	0.42	0.58	0.60	0.51
01/02/2000	0.92	0.60	0.39	0.46	0.29	0.39

1999	ROs	ROs	ROs	ROf	ROf	ROf
Date	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %
18/02/1999	0.64	1.08	0.63	0.57	0.95	0.62
24/02/1999	0.69	1.23	0.64	0.33	0.45	0.58
02/03/1999	0.70	0.63	0.47	0.29	1.55	0.84
05/03/1999	0.96	0.52	0.35	0.72	0.69	0.49
12/03/1999	1.16	1.56	0.57	0.51	0.42	0.45
15/03/1999	2.01	0.60	0.23	0.88	0.51	0.37
22/03/1999	3.12	1.53	0.33	2.78	1.09	0.28
24/03/1999	2.44	0.89	0.27	2.29	1.24	0.35
26/03/1999	2.17	0.75	0.26	1.83	1.87	0.51
31/03/1999	2.73	1.28	0.32	2.04	1.06	0.34
02/04/1999	2.58	1.36	0.35	2.74	1.63	0.37
07/04/1999	2.69	0.70	0.21	1.67	0.87	0.34
09/04/1999	2.59	1.28	0.33	1.62	0.71	0.31
15/04/1999	1.34	0.79	0.37	1.55	0.49	0.24
16/04/1999	1.50	0.78	0.34			
19/04/1999	2.29	0.47	0.17	2.26	0.72	0.24
24/04/1999	5.93	0.79	0.12	5.26	1.60	0.23
27/04/1999	8.61	2.88	0.25	6.07	0.93	0.13
30/04/1999	4.40	3.09	0.41	7.58	0.56	0.07
05/05/1999	6.60	0.34	0.05	6.24	2.07	0.25
07/05/1999	4.29	0.31	0.07	4.88	0.96	0.16
19/05/1999	2.31	0.76	0.25	1.64	0.51	0.24
27/05/1999	4.34	1.09	0.20	2.23	0.89	0.28
01/06/1999	2.99	0.92	0.23	2.30	1.50	0.40
09/06/1999	3.06	4.63	0.60	3.30	2.19	0.40
11/06/1999	3.34	2.21	0.40	2.95	2.68	0.48
15/06/1999	1.97	0.64	0.24	1.70	1.07	0.39
16/06/1999	1.70	0.62	0.27	1.44	1.02	0.42
18/06/1999	1.31	0.53	0.29	1.10	0.78	0.41
22/06/1999	0.93	0.33	0.26	0.96	0.49	0.34
25/06/1999	2.86	0.37	0.11	2.21	0.40	0.15
28/06/1999	4.10	1.95	0.32	3.23	1.59	0.33
02/07/1999	2.84	3.06	0.52	2.18	3.49	0.62
10/07/1999	2.74	2.46	0.47	2.56	4.32	0.63
13/07/1999	3.07	3.66	0.54	1.94	2.53	0.57
16/07/1999	2.30	2.40	0.51	1.68	2.32	0.58
27/07/1999	2.55	3.53	0.58	2.46	3.14	0.56
30/07/1999	2.35	3.39	0.59	1.75	2.99	0.63
03/08/1999	2.12	2.85	0.57	1.85	2.95	0.61
10/08/1999	1.89	1.83	0.49	1.62	1.47	0.48
13/08/1999	1.89	2.04	0.52	1.62	1.92	0.54
17/08/1999	0.49	0.56	0.53	1.94	1.56	0.45
20/08/1999	3.44	0.94	0.21	1.16	1.22	0.51
24/08/1999	2.41	3.90	0.62	2.03	1.13	0.36
27/08/1999	2.43	2.98	0.55	1.65	2.12	0.56
01/09/1999	2.04	0.89	0.30	1.45	1.55	0.52
04/09/1999	1.17	0.81	0.41	1.04	0.45	0.30
13/09/1999	1.68	1.46	0.47	1.67	1.23	0.43
16/09/1999	2.01	1.20	0.37	1.69	1.47	0.47
22/09/1999	1.40	1.42	0.50	0.89	1.01	0.53
29/09/1999	0.89	1.49	0.63	1.16	1.47	0.56
08/10/1999	1.52	1.39	0.48	1.21	1.11	0.48
13/10/1999	0.80	0.75	0.48	0.65	0.93	0.59
19/10/1999	0.92	0.73	0.44	0.72	0.62	0.46
29/10/1999	0.85	0.78	0.48	0.88	0.89	0.50
12/11/1999	0.62	0.63	0.50	0.66	0.63	0.49
23/11/1999	0.64	0.72	0.53	0.58	0.84	0.59
07/12/1999	0.63	0.45	0.42	0.53	0.60	0.53

2000	ROs	ROs	ROs	ROf	ROf	ROf
Date	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %	chl.*a*	phéo.*a*	d.i. %
04/01/2000	0.42	0.36	0.46	0.34	0.84	0.71
23/01/2000	0.60	0.49	0.45	0.64	0.60	0.48
01/02/2000	0.73	0.43	0.37	0.43	0.30	0.41
11/02/2000	0.71	0.69	0.49	0.52	0.96	0.65
18/02/2000	0.67	0.68	0.50	0.73	0.68	0.48
03/03/2000	0.79	0.75	0.49	0.69	0.78	0.53
13/03/2000	0.47	1.31	0.74	0.51	0.70	0.58
15/03/2000	0.45	0.71	0.61	0.33	0.65	0.66
17/03/2000	1.05	0.62	0.37	0.67	0.55	0.45
22/03/2000	0.98	0.64	0.39	1.31	0.75	0.37
24/03/2000	1.65	0.43	0.21	1.17	0.83	0.41
27/03/2000	1.28	1.26	0.50	1.20	2.44	0.67
29/03/2000	4.19	1.41	0.25	3.37	0.55	0.14
31/03/2000	4.19	2.83	0.40	3.03	1.27	0.30
03/04/2000	3.98	1.51	0.27	2.74	1.02	0.27
05/04/2000	2.59	0.57	0.18	2.42	0.46	0.16
12/04/2000	1.73	0.73	0.30	1.51	0.88	0.37
14/04/2000	2.07	1.05	0.34	1.75	0.72	0.29
19/04/2000	1.67	0.91	0.35	1.20	1.86	0.61
24/04/2000	2.66	1.23	0.32	1.70	1.26	0.43
26/04/2000	2.94	1.32	0.31	0.98	1.03	0.51
28/04/2000	3.91	1.78	0.31	1.20	0.94	0.44
01/05/2000	7.12	1.49	0.17	3.38	1.46	0.30
03/05/2000	2.99			2.92	5.81	0.67
04/05/2000	3.94	2.10	0.35	3.14	2.42	0.44
05/05/2000	2.31	1.42	0.38	2.45	1.57	0.39
08/05/2000	1.24	0.58	0.32	1.16	0.90	0.44
10/05/2000	1.06	0.53	0.34	0.89	0.72	0.45
12/05/2000	0.77			0.44	0.40	0.47
15/05/2000	1.47	1.48	0.50	1.08	2.70	0.72
17/05/2000	2.65	2.95	0.53	2.26	1.90	0.46
18/05/2000	2.82	2.63	0.48	3.53	2.07	0.37
19/05/2000	2.24	3.45	0.61	1.87	2.09	0.53
20/05/2000	2.26	1.76	0.44	2.45	1.82	0.43
22/05/2000	2.47	2.41	0.49	1.24	4.10	0.77
23/05/2000	1.54	1.56	0.50	1.49	3.13	0.68
24/05/2000	0.89	1.60	0.64	0.89	1.29	0.59
26/05/2000	1.19	1.02	0.46	0.86	1.19	0.58
29/05/2000	1.33	1.03	0.44	1.11	0.60	0.35
31/05/2000	2.86	2.91	0.50	1.76	1.29	0.42
02/06/2000	3.56	1.80	0.34	2.70	1.95	0.42
05/06/2000	2.56	2.09	0.45	2.17	1.64	0.43
07/06/2000	2.96	2.39	0.45	2.70	1.40	0.34
09/06/2000	2.69	4.04	0.60	1.31	5.59	0.81
12/06/2000	1.70	2.88	0.63	1.04	1.97	0.65
16/06/2000	0.96	1.99	0.68	1.61	1.82	0.53
19/06/2000	1.57	5.93	0.79	2.48	4.04	0.62
21/06/2000	3.38	2.85	0.46	2.99	2.36	0.44
26/06/2000	2.31	2.60	0.53	2.55	1.76	0.41
28/06/2000	1.51	3.12	0.67	2.06	2.33	0.53
30/06/2000	2.18	1.52	0.41	2.00	2.06	0.51
05/07/2000	3.12	1.62	0.34	2.56	2.60	0.50
07/07/2000	3.90	2.03	0.34			
10/07/2000	4.50	1.44	0.24	3.69	1.17	0.24
21/07/2000	3.55	1.33	0.27	3.15	1.39	0.31
24/07/2000	2.73	1.12	0.29	2.02	2.02	0.50
28/07/2000	2.18	0.88	0.29	2.48	0.75	0.23
01/08/2000	1.25	1.48	0.54	1.31	1.15	0.47
04/08/2000	1.36	1.37	0.50	1.07	1.42	0.57
09/08/2000	0.66	1.02	0.61	0.62	0.73	0.54
11/08/2000	1.13	1.03	0.48	0.73	0.77	0.51
17/08/2000	2.10	1.89	0.47	1.47	2.95	0.67
22/08/2000	1.72	1.23	0.42	1.66	1.29	0.44
24/08/2000	1.22	1.20	0.49	0.82	1.19	0.59
29/08/2000	2.44	2.13	0.47	1.73	2.07	0.54
01/09/2000	1.60	2.21	0.58	1.71	1.93	0.53
08/09/2000	1.67	1.23	0.43			
14/09/2000	2.59	1.26	0.33	1.46	4.57	0.76
22/09/2000	2.72	2.04	0.43	1.13	1.43	0.56
11/10/2000	0.59	0.95	0.62	0.52	1.07	0.67
22/10/2000	0.85	0.91	0.52	0.47	0.84	0.64
01/11/2000	0.58	0.79	0.58	0.38	1.00	0.72
17/11/2000	0.50	1.05	0.68	0.52	0.81	0.61
20/12/2000	0.65	0.69	0.51	0.33	0.59	0.64
14/01/2001	0.22	0.32	0.59	0.23	0.38	0.62
02/02/2001	0.05	0.03	0.40	0.18	0.25	0.58
12/02/2001	0.32	0.47	0.60	0.33	0.47	0.59
22/02/2001	0.04	0.06	0.57	0.04	0.06	0.57

Suivi de la chlorophylle/phéophytine *a* (filtrations ; µg.l^{-1}) sur les sites ateliers

1999	KEs	KEs	KEs	KEf	KEf	KEf
Date	MES	MIP	MOP	MES	MIP	MOP
18/02/1999	11.10	8.37	2.73	11.89	11.25	0.63
02/03/1999	9.79	7.52	2.27	10.24	7.68	2.55
05/03/1999	4.10	3.13	0.97	3.91	2.32	1.60
12/03/1999	2.93	1.62	1.30	2.69	1.47	1.22
15/03/1999	3.02	1.49	1.53	3.63	3.35	
22/03/1999	4.63	2.23	2.40	5.69	3.94	1.75
24/03/1999	3.10	1.93	1.18	6.65	4.81	1.85
26/03/1999	3.28	2.05	1.23	3.53	2.11	1.42
31/03/1999	3.76	2.11	1.65	4.09	2.39	1.70
02/04/1999	6.47	4.23	2.24	14.10	10.47	3.64
07/04/1999	6.09	4.04	2.05	3.40	2.07	1.33
12/04/1999	4.82	3.10	1.72	4.73	3.13	1.60
14/04/1999	4.13	2.62	1.51	3.70	1.91	1.79
16/04/1999	4.49	3.34	1.16			
19/04/1999	3.52	2.19	1.33	3.74	2.28	1.46
27/04/1999	4.66	2.65	2.01	3.65	2.21	1.44
30/04/1999	4.60	2.47	2.12	4.96	2.88	2.07
05/05/1999	3.26	1.65	1.61	3.13	1.61	1.52
07/05/1999	2.91	1.66	1.25	3.69	2.16	1.53
19/05/1999	3.92	2.46	1.47	3.24	2.07	1.17
27/05/1999	5.57	3.17	2.40	4.01	2.01	2.00
01/06/1999	4.06	2.38	1.68	7.08	4.27	2.82
09/06/1999	6.34	3.88	2.46	2.83	1.33	1.51
11/06/1999	6.18	3.93	2.24	4.05	2.38	1.67
15/06/1999	3.54	2.21	1.33	3.58	2.25	1.34
18/06/1999	2.86	1.63	1.24	6.37	4.19	2.18
22/06/1999	2.67	1.45	1.22	2.97	1.69	1.29
25/06/1999	3.19	1.53	1.66	3.16	1.75	1.41
28/06/1999	5.07	2.89	2.18	4.34	2.35	1.99
02/07/1999	3.03	1.52	1.51	4.06	2.15	1.92
13/07/1999	4.68	2.55	2.13	5.21	2.98	2.22
16/07/1999	5.51	3.40	2.11	3.98	2.14	1.85
27/07/1999	8.73	5.25	3.49	7.09	3.91	3.19
30/07/1999	4.75	2.79	1.96	6.79	4.12	2.67
03/08/1999	2.75	1.60	1.16	5.44	3.60	1.84
10/08/1999	8.28	5.68	2.60	6.33	4.06	2.27
13/08/1999	3.07	2.33	0.73	3.66	2.33	1.33
17/08/1999	4.30	2.91	1.40	3.44	2.24	1.19
20/08/1999	3.96	2.34	1.62	3.71	2.00	1.71
24/08/1999	3.02	1.27	1.75	6.64	3.59	3.05
27/08/1999	3.87	2.04	1.84	3.72	1.94	1.78
01/09/1999	2.97	1.42	1.55	3.73	1.87	1.86
04/09/1999	4.57	2.14	2.43	3.73	1.99	1.74
13/09/1999	3.65	2.28	1.37	3.45	2.22	1.23
16/09/1999	3.22	2.04	1.18	6.47	4.49	1.98
22/09/1999	3.19	1.71	1.48	3.32	1.94	1.38
29/09/1999	4.35	2.95	1.40	4.44	3.03	1.41
08/10/1999	3.28	2.15	1.13	3.87	2.54	1.33
13/10/1999	3.89	2.70	1.19	5.37	3.99	1.38
29/10/1999	3.21	2.08	1.13	3.21	2.05	1.17
12/11/1999	3.37	2.31	1.06	3.92	2.68	1.25
23/11/1999	3.71	2.61	1.10	3.17	2.24	0.93
04/01/2000	4.49	3.21	1.29	4.31	3.00	1.32
23/01/2000	14.75	13.08	1.67	7.25	5.88	1.36
01/02/2000	4.07	2.78	1.29	6.85	4.94	1.91

1999	CAs	CAs	CAs	CAf	CAf	CAf
Date	MES	MIP	MOP	MES	MIP	MOP
18/02/1999	10.51	8.51	2.00	9.07	7.17	1.90
24/02/1999	8.37	7.05	1.31	8.90	7.22	1.68
02/03/1999	14.99	12.01	2.98	15.04	11.53	3.51
05/03/1999	3.55	2.71	0.84	4.52	3.16	1.36
12/03/1999	2.77	1.69	1.08	3.17	1.86	1.31
15/03/1999	2.85	1.60	1.25			
22/03/1999	3.75	2.68	1.07	3.18	1.95	1.22
24/03/1999	2.90	1.88	1.03	2.87	1.81	1.06
26/03/1999	3.01	1.88	1.13	2.73	1.86	0.87
31/03/1999	3.57	2.03	1.54			
07/04/1999	7.25	5.10	2.15	2.65	1.58	1.07
15/04/1999	3.68	2.31	1.37	3.81	2.39	1.42
16/04/1999	2.30	1.59	0.71			
19/04/1999	3.19	1.99	1.21	4.03	2.36	1.67
27/04/1999	4.51	2.49	2.02	4.20	2.94	1.26
30/04/1999	5.26	2.65	2.61	3.47	1.86	1.61
05/05/1999	2.73	1.26	1.47	3.11	1.51	1.61
07/05/1999	3.22	1.89	1.32	3.55	2.15	1.40
19/05/1999	2.30	1.14	1.16	2.95	1.73	1.22
27/05/1999	3.59	1.56	2.03	2.50	0.38	0.89
01/06/1999	3.29	1.92	1.38	4.23	2.43	1.80
09/06/1999	3.26	1.86	1.40	2.86	1.58	1.29
11/06/1999	3.55	1.94	1.61	3.27	1.86	1.41
15/06/1999	2.94	1.65	1.29	3.15	1.85	1.29
18/06/1999	2.78	1.54	1.24	3.04	1.78	1.27
22/06/1999	2.61	1.42	1.19	2.32	1.32	1.01
25/06/1999	2.47	1.30	1.17	2.94	1.65	1.30
28/06/1999	2.94	1.55	1.38	3.01	1.62	1.39
02/07/1999	3.05	1.42	1.64	2.57	1.26	1.31
13/07/1999	4.97	2.76	2.21	4.88	2.60	2.28
16/07/1999	3.13	1.58	1.55	13.78	9.52	4.26
27/07/1999				6.79	4.27	2.52
30/07/1999	7.74	4.60	3.14	5.70	3.50	2.21
03/08/1999	4.88	3.19	1.69	3.20	1.88	1.32
10/08/1999	6.30	4.32	1.98	6.33	4.33	2.00
13/08/1999	3.21	2.11	1.09	3.31	2.02	1.29
17/08/1999	3.55	2.27	1.28	3.63	2.36	1.27
20/08/1999	4.11	2.73	1.38	2.99	1.98	1.01
24/08/1999	6.14	3.62	2.52	3.78	2.21	1.58
27/08/1999	3.66	2.01	1.66	3.42	1.72	1.70
01/09/1999	3.28	2.03	1.25	2.97	1.58	1.39
04/09/1999	3.05	1.65	1.41	2.70	1.40	1.31
13/09/1999	3.76	2.64	1.12	4.04	2.75	1.29
16/09/1999	3.23	2.12	1.11	3.30	2.17	1.13
22/09/1999	2.68	1.69	0.99	3.00	1.92	1.08
29/09/1999	3.78	2.61	1.17	3.60	2.38	1.22
08/10/1999	3.26	2.16	1.10	3.37	2.28	1.10
13/10/1999	3.14	2.13	1.01	2.83	1.92	0.91
19/10/1999	3.55	2.30	1.25	2.47	1.53	0.94
29/10/1999	3.12	2.13	0.99	2.81	1.85	0.96
12/11/1999	4.16	2.87	1.29	3.01	2.04	0.98
23/11/1999	3.85	2.89	0.95	4.69	3.51	1.18
07/12/1999	6.77	5.16	1.61	4.88	3.65	1.24
04/01/2000	3.49	2.47	1.02	4.48	3.25	1.23
23/01/2000	4.93	3.61	1.32	6.19	4.51	1.68
01/02/2000	7.28	5.44	1.85	2.99	2.05	0.94

1999	ROs	ROs	ROs	ROf	ROf	ROf
Date	MES	MIP	MOP	MES	MIP	MOP
18/02/1999	9.90	8.20	1.70	13.54	9.11	4.43
24/02/1999	9.61	7.86	1.74	9.23	7.39	1.84
02/03/1999	15.00	12.16	2.84	12.77	9.99	2.78
05/03/1999	3.37	2.41	0.95	5.41	4.10	1.31
12/03/1999	2.77	1.57	1.19	3.14	1.99	1.16
15/03/1999	2.81	1.62	1.19	2.94	1.88	1.06
22/03/1999	2.95	1.57	1.38	4.16	2.75	1.41
24/03/1999				2.99	1.74	1.25
26/03/1999				3.15	1.89	1.26
31/03/1999	3.01	1.89	1.13	3.37	2.15	1.22
02/04/1999	3.04	2.01	1.03	3.91	2.72	1.18
07/04/1999	3.29	1.88	1.41	2.86	1.89	0.97
09/04/1999	2.65	1.57	1.08	2.98	2.14	0.84
15/04/1999	3.64	2.53	1.11	3.42	2.24	1.18
16/04/1999	2.37	1.58	0.80			
19/04/1999	2.62	1.71	0.91	4.08	2.56	1.52
24/04/1999	2.36	1.55	0.81	2.76	1.90	0.86
27/04/1999	4.21	2.38	1.83	4.71	3.11	1.61
30/04/1999	5.11	3.52	1.60	3.35	1.90	1.46
05/05/1999	3.10	1.69	1.41	3.69	2.37	1.32
07/05/1999	2.46	1.40	1.06	3.33	2.11	1.23
19/05/1999	2.70	1.92	0.79	3.77	2.64	1.14
27/05/1999	3.49	2.36	1.13	2.80	1.87	0.94
01/06/1999	3.42	2.16	1.26	3.42	2.18	1.24
09/06/1999	5.96	2.96	3.00	5.92	3.13	2.79
11/06/1999	3.49	2.18	1.32	3.90	2.59	1.30
15/06/1999	2.71	1.50	1.21	3.58	2.34	1.24
16/06/1999	3.16	1.88	1.28	3.31	2.00	1.31
18/06/1999	3.01	1.82	1.19	2.96	1.79	1.17
22/06/1999	1.87	1.01	0.86	2.01	1.06	0.94
25/06/1999	2.38	1.18	1.19	2.36	1.29	1.08
28/06/1999	3.11	1.58	1.52	3.00	1.55	1.45
02/07/1999	3.30	1.57	1.74	6.90	4.12	2.78
10/07/1999	6.50	3.84	2.66	5.47	2.90	2.58
13/07/1999	5.87	3.47	2.39	6.45	3.98	2.47
16/07/1999	4.86	2.79	2.08	5.90	3.71	2.19
27/07/1999	2.95	1.44	1.51	5.71	3.54	2.16
30/07/1999	3.11	1.51	1.60	3.17	1.58	1.59
03/08/1999	5.14	3.41	1.73	3.09	1.81	1.28
10/08/1999	3.07	1.70	1.36	3.30	2.00	1.30
13/08/1999	2.51	1.43	1.08	3.12	1.93	1.20
17/08/1999	3.24	1.91	1.33	7.21	5.05	2.16
20/08/1999	4.21	2.65	1.56	2.56	1.38	1.18
24/08/1999	6.92	4.59	2.33	4.78	2.69	2.09
27/08/1999	3.48	1.81	1.67	3.47	1.84	1.64
01/09/1999	2.68	1.44	1.24	2.96	1.53	1.43
04/09/1999	2.55	1.26	1.30	2.75	1.44	1.31
13/09/1999	3.21	1.96	1.25	3.27	1.99	1.28
16/09/1999	2.52	1.49	1.04	2.65	1.59	1.07
22/09/1999	2.72	1.54	1.18	2.79	1.71	1.08
29/09/1999	3.95	2.59	1.36	3.90	2.64	1.26
08/10/1999	3.56	2.36	1.20	5.70	4.14	1.57
13/10/1999	4.98	3.35	1.63	3.28	2.26	1.02
19/10/1999	2.48	1.49	0.99	2.76	1.66	1.10
29/10/1999	2.88	1.98	0.90	3.08	1.97	1.12
12/11/1999	3.54	2.46	1.08	3.07	2.03	1.04
23/11/1999	3.49	2.53	0.95	4.77	3.65	1.12
07/12/1999	4.70	3.47	1.23	8.07	6.58	1.49

2000	ROs	ROs	ROs	ROf	ROf	ROf
Date	MES	MIP	MOP	MES	MIP	MOP
04/01/2000	3.72	2.65	1.08	6.85	5.25	1.61
23/01/2000	4.38	3.29	1.09	7.63	5.87	1.77
01/02/2000	3.57	2.43	1.15	3.47	2.40	1.07
11/02/2000	4.61	3.32	1.30	7.10	5.39	1.71
18/02/2000	5.68	3.80	1.88	7.86	5.92	1.94
03/03/2000	3.68	2.29	1.38	3.74	2.67	1.08
13/03/2000	1.91	1.19	0.72	2.56	1.71	0.86
15/03/2000	2.59	1.64	0.95	3.46	2.20	1.26
17/03/2000	3.66	2.10		3.69	2.30	
22/03/2000	3.15	1.87	1.28	5.22	3.09	2.13
24/03/2000	2.83	1.64	1.19	3.42	2.09	1.33
27/03/2000	3.13	1.95	1.19	3.26	1.97	1.29
29/03/2000	3.02	1.54	1.48	3.75	2.15	1.60
31/03/2000	2.27	1.31	0.96	2.55	1.63	0.92
03/04/2000	4.46	2.59	1.88	3.67	2.22	1.45
05/04/2000	3.11	1.76	1.35	2.39	1.44	0.95
12/04/2000	2.83	1.55	1.27	2.94	1.63	1.31
14/04/2000	3.54	1.87	1.66	3.05	1.83	1.22
19/04/2000	5.70	3.70	2.01	3.08	1.78	1.30
24/04/2000	3.07	1.93	1.13	4.02	2.49	1.53
26/04/2000	3.35	2.03	1.32	3.23	2.07	1.16
28/04/2000	2.81	1.58	1.23	3.27	2.04	1.23
01/05/2000	8.18	4.11	4.08	3.91	2.32	1.59
03/05/2000	7.72	5.83	1.90	13.81	10.28	3.54
05/05/2000	3.37	2.30	1.07	4.15	2.78	1.37
08/05/2000	3.10	2.05	1.05	3.70	2.46	1.25
10/05/2000	2.92	1.80	1.12	3.53	2.35	1.18
12/05/2000	2.83	1.70	1.12	2.99	1.68	1.31
15/05/2000	2.99	1.85	1.14	2.79	1.62	1.17
29/05/2000	3.02	1.76	1.26	2.58	1.57	1.01
31/05/2000	3.11	1.80	1.31	2.43	1.42	1.01
05/06/2000	3.32	1.96	1.36	3.42	2.06	1.36
07/06/2000	3.09	1.79	1.30			
09/06/2000	3.30	1.69	1.61	3.15	1.82	1.33
19/06/2000			1.60			1.58
21/06/2000	3.71	2.08	1.63	3.58	2.05	1.53
26/06/2000	3.26	1.76	1.50	3.63	2.07	1.56
30/06/2000	2.28	1.30	0.98	3.66	2.37	1.30
05/07/2000	3.34	2.19	1.15	3.46	2.24	1.22
10/07/2000	2.85	1.70	1.15	3.48	2.28	1.20
21/07/2000	3.23	1.91	1.32	2.85	1.76	1.10
24/07/2000	3.72	2.34	1.39	3.32	2.02	1.30
28/07/2000	2.66	1.52	1.14	3.43	2.15	1.28
01/08/2000	3.04	2.01	1.03	3.63	2.51	1.12
04/08/2000	3.05	2.02	1.03	3.42	2.37	1.05
09/08/2000	5.33	3.67	1.66	3.31	2.23	1.07
11/08/2000	2.41	1.35	1.07	3.20	2.18	1.02
17/08/2000	3.54	2.40	1.14	3.50	2.32	1.18
22/08/2000	4.07	2.77	1.30	3.33	2.17	1.16
24/08/2000	3.86	2.46	1.40	4.08	2.76	1.32
29/08/2000	3.07	2.03	1.04	3.46	2.27	1.19
01/09/2000	3.45	2.26	1.20	4.65	3.23	1.42
08/09/2000	3.40	2.26	1.14			
14/09/2000	6.82	4.95	1.87	6.37	4.75	1.63
22/09/2000	4.54	3.18	1.35			1.46
11/10/2000	7.96	5.88	2.08	8.17	5.79	2.38
22/10/2000	3.34	2.18	1.17	7.69	5.54	2.15
01/11/2000	3.24	2.18	1.07	3.39	2.45	0.94
17/11/2000	4.33	2.91	1.42	5.62	4.07	1.55
20/12/2000	8.59	5.08	3.51	8.43	5.35	3.08
14/01/2001	7.65	4.65	3.01	9.47	6.29	3.18
02/02/2001	9.64	5.62	4.02	8.74	5.44	3.30
12/02/2001	9.64	6.71	2.93	13.26	9.09	4.17
22/02/2001	5.88	3.67	2.21	8.04	6.02	2.02

Suivi des matières en suspension (mg.l^{-1}) sur les sites ateliers

Suivi des concentrations en sels nutritifs (µM) des eaux de surface à RO en 2000

date	NH_4	NO_3+NO_2	NID	$Si(OH)_4$	PO_4	Si/N	N/P	Si/P
18/02/2000	1.199	26.70	27.90	11.00	0.6232	0.39	44.8	17.7
03/03/2000	0.719	27.20	27.92	10.50	0.5587	0.38	50.0	18.8
13/03/2000	0.538	29.90	30.44	9.70	0.4844	0.32	62.8	20.0
15/03/2000	0.100	28.00	28.10	9.10	0.4497	0.32	62.5	20.2
17/03/2000	0.311	26.50	26.81	8.30	0.4349	0.31	61.7	19.1
22/03/2000								
24/03/2000	0.420	14.30	14.72	4.30	0.3952	0.29	37.2	10.9
27/03/2000	0.326	14.20	14.53	3.80	0.3704	0.26	39.2	10.3
28/03/2000	0.387	16.20	16.59	5.10	0.0384	0.31	432.0	132.8
29/03/2000	0.309	25.20	25.51	5.50	0.2763	0.22	92.3	19.9
31/03/2000	1.280	17.50	18.78	3.30	0.2465	0.18	76.2	13.4
03/04/2000	0.400	12.40	12.80	1.80	0.1821	0.14	70.3	9.9
05/04/2000	0.953	11.90	12.85	1.50	0.2069	0.12	62.1	7.3
07/04/2000	0.876	10.40	11.28	1.20	0.1871	0.11	60.3	6.4
12/04/2000	0.012	8.80	8.81	1.50	0.1276	0.17	69.1	11.8
14/04/2000	0.316	7.90	8.22	1.50	0.0483	0.18	170.1	31.0
19/04/2000	0.615	9.40	10.02	2.20	0.0880	0.22	113.9	25.0
24/04/2000	0.593	14.60	15.19	3.70	0.0632	0.24	240.5	58.6
26/04/2000	0.283	26.40	26.68	6.20	0.0582	0.23	458.3	106.5
28/04/2000	0.272	23.50	23.77	4.70	0.0483	0.20	492.1	97.3
01/05/2000	0.217	25.50	25.72	2.30	0.0731	0.09	351.9	31.5
03/05/2000	0.300	22.80	23.10	0.00	0.0582	0.00	396.8	0.0
05/05/2000	1.031	10.70	11.73	0.30	0.0731	0.03	160.5	4.1
08/05/2000	1.407	9.90	11.31	0.70	0.1425	0.06	79.4	4.9
10/05/2000	1.214	14.70	15.91	1.30	0.1276	0.08	124.7	10.2
12/05/2000	1.839	13.10	14.94	1.50	0.1722	0.10	86.8	8.7
15/05/2000	0.555	17.20	17.76	1.80	0.0880	0.10	201.9	20.5
17/05/2000	0.316	10.90	11.22	0.70	0.0780	0.06	143.7	9.0
18/05/2000	0.527	10.00	10.53	1.80	0.0929	0.17	113.3	19.4
19/05/2000	0.305	9.80	10.11	0.60	0.0880	0.06	114.9	6.8
20/05/2000	0.444	9.30	9.74	0.90	0.0880	0.09	110.8	10.2
21/05/2000	0.433	9.30	9.73	1.10	0.0979	0.11	99.4	11.2
23/05/2000	0.843	9.80	10.64		0.0731	0.00	145.6	0.0
24/05/2000	0.881	12.40	13.28	2.30	0.0830	0.17	160.0	27.7
26/05/2000	1.142	10.30	11.44	2.00	0.0094	0.17	1212.9	212.0
31/05/2000	0.582	15.80	16.38	3.80	0.0094	0.23	1736.5	402.8
02/06/2000	0.305	11.10	11.41	3.90	0.0000	0.34		
05/06/2000	0.372	9.80	10.17	6.00	0.0189	0.59	539.1	318.0
07/06/2000	0.217	10.30	10.52	6.60	0.0000	0.63		
09/06/2000	0.189	10.80	10.99	4.20	0.0000	0.38		
12/06/2000	0.726	8.00	8.73	2.80	0.0283	0.32	308.3	98.9
16/06/2000	0.000	8.60	8.60	1.50	0.0000	0.17		
19/06/2000	0.000	4.50	4.50	0.00	0.0000	0.00		
21/06/2000	0.000	3.00	3.00	0.39	0.0000	0.13		
26/06/2000	0.206	5.70	5.91	0.17	0.0000	0.03		
28/06/2000	0.377	3.90	4.28	0.27	0.0000	0.06		
30/06/2000	0.433	2.10	2.53	0.42	0.0283	0.17	89.5	14.8
07/07/2000	0.925	0.91	1.83	0.45	0.0000	0.25		
12/07/2000	0.976	0.21	1.18	0.23	0.0000	0.19		
21/07/2000	0.034	0.41	0.45	0.39	0.0000	0.87		
24/07/2000	0.010	0.19	0.20	0.46	0.0000	2.30		
09/08/2000	1.453	0.70	2.15	3.60	0.0590	1.67	36.5	61.0
17/08/2000	0.909	0.50	1.41	3.00	0.0590	2.13	23.9	50.8
24/08/2000		0.90		4.10	0.1352		0.0	30.3
01/09/2000	1.094	1.30	2.39	3.60	0.1543	1.50	15.5	23.3
08/09/2000	0.490	1.18	1.67	3.97	0.1321	2.38	12.6	30.1
14/09/2000	0.510	0.97	1.48	2.12	0.1604	1.43	9.3	13.2
22/09/2000	1.102	1.60	2.70	3.60	0.1162	1.33	23.3	31.0
11/10/2000	2.202	4.40	6.60	6.70	0.2114	1.01	31.2	31.7
22/10/2000	2.041	9.60	11.64	8.70	0.2876	0.75	40.5	30.3
01/11/2000	2.603			8.10	0.4495		0.0	18.0
17/11/2000	0.098	21.90	22.00	11.00	0.4210	0.50	52.3	26.1
20/12/2000	2.171	72.40	74.57	22.60	0.5162	0.30	144.5	43.8
14/01/2001	0.761	43.80	44.56	17.80	0.5352	0.40	83.3	33.3
02/02/2001	1.302	70.60	71.90	24.80	0.5352	0.34	134.3	46.3
12/02/2001		34.90		14.60	0.3638		0.0	40.1
22/02/2001	1.390	24.60	25.99	10.40	0.3448	0.40	75.4	30.2

Suivi sédimentologique (granulométrie, matière organique, pigments) des sites ateliers

RO	Date	11/05/99	08/06/99	06/07/99	04/08/99	03/09/99	05/10/99	02/11/99	25/02/00	29/03/00	28/04/00	12/05/00	09/06/00	10/07/00	09/08/00	13/10/00	Moy
%grain	10000	0.60	0.09	1.17	0.91	0.47	0.84	0.09		0.98		0.28	0.15	0.37	1.87	0.61	0.65
	5000	2.84	2.56	2.82	2.72	4.34	2.13	3.32		3.71		7.22	3.85	3.83	4.91	4.00	3.71
	2000	14.95	14.63	15.38	16.15	18.27	14.97	18.06		18.77		20.43	15.70	11.91	16.29	19.51	16.54
	1000	15.87	18.54	17.20	16.56	15.97	16.27	19.53		22.34		14.60	17.32	18.75	17.11	17.91	17.54
	500	13.41	14.54	15.00	12.65	12.24	12.65	14.38		17.11		11.71	16.31	16.00	14.52	12.48	14.08
	200	22.40	20.86	22.34	21.11	20.39	22.41	19.04		16.86		15.16	18.64	20.86	16.77	16.35	19.48
	160	6.92	5.64	5.92	6.34	5.56	6.21	5.54		4.45		4.59	4.54	6.16	5.14	5.45	5.57
	100	9.52	8.15	5.44	9.47	7.50	7.62	5.16		3.39		6.77	5.02	7.72	4.59	7.03	6.72
	80	1.67	2.56	1.55	1.66	1.99	2.66	2.23		1.68		2.14	2.73	1.53	1.68	2.34	2.03
	63	0.97	0.82	0.49	0.92	0.70	0.79	0.78		0.50		0.93	0.83	0.81	0.55	0.83	0.76
	<63	10.88	11.60	12.69	11.50	12.57	13.45	11.86		10.22		16.18	14.90	12.07	16.57	13.50	12.92
%m.o.	Total	4.35	4.11	3.47	5.13	3.18	3.50	3.30		3.83		6.38	3.91	3.97	7.19	3.89	4.29
	0 - 3 cm	4.68	2.92	3.19	6.12	3.08	4.15	4.77		3.65		5.17	5.22	5.55	7.15	3.84	4.57
	< 3 cm	4.07	4.34	3.50	4.84	3.65	3.49	2.92		5.43		5.42	4.04	3.65	7.17	3.86	4.25
pigments	[Chl a] (µg/g)	1.16	0.73	1.92	1.00	2.02	1.19	0.69		0.45		2.07	2.73	1.68	1.10	2.94	
	[Phéo a] (µg/g)	4.20	2.29	5.21	2.78	3.61	3.72	3.29		1.01		4.34	2.01	5.15	3.71	6.98	

CA	Date	11/05/99	08/06/99	06/07/99	04/08/99	03/09/99	05/10/99	02/11/99	25/02/00	29/03/00	28/04/00	12/05/00	09/06/00	10/07/00	09/08/00	13/10/00	Moy
%grain	10000	9.42	6.47	13.63	9.06	9.85	5.99	11.71			8.52						9.33
	5000	0.64	0.46	1.34	0.74	0.73	0.56	0.72			0.61						0.72
	2000	2.17	0.96	2.33	1.31	2.60	2.56	3.63			3.20						2.34
	1000	5.46	3.51	3.71	3.88	3.97	6.17	5.00			6.05						4.72
	500	12.87	11.57	9.35	11.16	10.42	14.06	9.33			11.38						11.27
	200	17.99	15.32	16.82	17.32	16.84	15.93	15.80			13.46						16.18
	160	5.26	4.07	4.82	4.99	4.92	4.56	4.60			4.33						4.69
	100	9.74	9.17	10.39	10.99	11.20	9.79	9.87			10.38						10.19
	80	3.28	3.26	3.66	3.94	3.86	3.59	3.52			3.65						3.59
	63	1.96	2.22	2.25	2.60	2.31	2.24	2.18			2.16						2.24
	<63	31.22	42.98	31.70	34.02	33.31	34.56	33.64			36.26						34.71
%m.o.	Total	9.28	9.92	11.29	9.62	9.13	7.92	10.02			8.67						9.48
	0 - 3 cm	9.26	9.79	10.41	9.64	9.26	6.66	9.07			8.38						9.06
	< 3 cm	9.90	10.21	14.69	11.08	9.42	9.82	10.59			9.59						10.66
pigments	[Chl a] (µg/g)	1.67	0.92	2.10	4.51	0.96	0.82	1.40			2.24						
	[Phéo a] (µg/g)	9.74	8.72	11.49	13.39	9.46	9.66	9.54			11.10						

KE	Date	11/05/99	08/06/99	06/07/99	04/08/99	03/09/99	05/10/99	02/11/99	25/02/00	29/03/00	28/04/00	12/05/00	09/06/00	10/07/00	09/08/00	13/10/00	Moy
%grain	10000			1.84	2.17	0.12	1.54		1.45		0.99						1.35
	5000			8.12	9.37	9.80	10.35		10.59		7.02						9.21
	2000			35.36	36.47	34.67	32.59		32.57		36.77						34.74
	1000			7.30	8.72	8.40	6.79		7.16		8.86						7.87
	500			4.50	4.97	3.27	3.53		3.37		4.87						4.08
	200			5.52	4.85	3.87	4.45		3.72		4.92						4.55
	160			1.60	1.11	1.04	1.11		0.84		0.98						1.11
	100			2.48	2.20	2.68	2.45		1.84		2.25						2.32
	80			2.79	1.83	2.05	1.64		1.27		1.49						1.84
	63			1.90	1.56	1.86	1.64		1.28		1.25						1.58
	<63			28.60	26.75	32.24	33.92		35.90		30.61						31.34
%m.o.	Total			7.78	5.52	6.18	6.88		5.40		4.90						6.04
	0 - 3 cm			7.33	5.29	5.85	6.68		5.34		4.57						5.84
	< 3 cm			5.99	5.54	6.98	6.23		5.99		5.31						6.01
pigments	[Chl a] (µg/g)			4.94	5.67	2.86	2.40		9.16		7.77						
	[Phéo a] (µg/g)			3.55	0.70	2.60	5.03		3.17		4.19						

Liste des taxons des collecteurs plans à RO 1999-2000

Classification de référence : *Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas* (Howson et Picton, 1999).

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	
7	a1	PROTOZOA			*Foraminifera*	*spp.*
6	c1	PORIFERA			*Porifera*	*spp.*
6	d58	CNIDARIA			*Hydrozoa*	*spp.*
2	d627	CNIDARIA			*Hexacorallia*	*spp.*
6	e1	Ctenophora			*Ctenophora*	*spp.*
2	f1	Platyhelminthes			*Platyhelminthes*	*spp.*
8	g1	Nemertea			*Nemertea*	*spp.*
8	hd1	Nematoda			*Nematoda*	*spp.*
6	l1	Chaetognatha			*Chaetognatha*	*spp.*
8	n1	SIPUNCULA			*Sipuncula*	*spp.*
2	p17	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Aphroditidae*	*spp.*
2	p54	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Polynoidae*	*spp.*
2	p107	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SIGALIONIDAE	*Sigalionidae*	*spp.*
2	p138	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	PHYLLODOCIDAE	*Phyllodocidae*	*spp.*
2	p293	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	HESIONIDAE	*Hesionidae*	*spp.*
2	p346	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SYLLIDAE	*Syllidae*	*spp.*
5	p458	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEREIDIDAE	*Nereididae*	*spp.*
2	p528	ANNELIDA	AMPHINOMIDA	EUPHROSINIDAE	*Euphrosinidae*	*spp.*
2	p560	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Eunicidae*	*spp.*
8	p572	ANNELIDA	EUNICIDA	LUMBRINERIDAE	*Lumbrineridae*	*spp.*
2	p598c	ANNELIDA	EUNICIDA	DORVILLEIDAE	*Dorvilleidae*	*spp.*
8	p653b	ANNELIDA		CHLOROHAEMIDAE	*Chlorohaemidae*	*spp.*
7	p674	ANNELIDA	ORBINIIDA	PARAONIDAE	*Paraonidae*	*spp.*
7	p720	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Spionidae*	*spp.*
7	p803	ANNELIDA	SPIONIDA	MAGELONIDAE	*Magelonidae*	*spp.*
7	p822	ANNELIDA	SPIONIDA	CIRRATULIDAE	*Cirratulidae*	*spp.*
7	p880	ANNELIDA	FLABELLIGERIDA	FLABELLIGERIDAE	*Flabelligeridae*	*spp.*
8	p920	ANNELIDA	CAPITELLIDA	CAPITELLIDAE	*Capitellidae*	*spp.*
8	p1027	ANNELIDA	OPHELIIDA	SCALIBREGMATIDAE	*Scalibregmatidae*	*spp.*
8	p1100	ANNELIDA	TEREBELLIDA	PECTINARIIDAE	*Pectinariidae*	*spp.*
6	p1112	ANNELIDA	TEREBELLIDA	SABELLARIIDAE	*Sabellariidae*	*spp.*
7	p1179	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Terebellidae*	*spp.*
6	p1264	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Sabellidae*	*spp.*
6	p1341	ANNELIDA	SABELLIDA	SERPULIDAE	*Serpulidae*	*spp.*
6	p1391	ANNELIDA	SABELLIDA	SPIRORBIDAE	*Spirorbidae*	*spp.*
2	q2	CHELICERATA			*Pycnogonida*	*spp.*
2	q54	CHELICERATA	ACARIFORMES		*Acariformes*	*spp.*
6	r1a	CRUSTACEA			*Crustacea*	*spp. (zoé)*
6	r68	CRUSTACEA	THORACICA	ARCHAEOBALANIDAE	*Cirripedia*	*spp.*
6	r142	CRUSTACEA			*Copepoda*	*spp.*
6	r2412	CRUSTACEA			*Ostracoda*	*spp.*
7	s5	CRUSTACEA	LEPTOSTRACA	NEBALIIDAE	*Malacostraca*	*spp.*
0	s97	CRUSTACEA	AMPHIPODA		*Amphipoda*	*spp.*
2	s637	CRUSTACEA	AMPHIPODA	CAPRELLIDAE	*Caprellida*	*spp.*
2	s790	CRUSTACEA	ISOPODA		*Isopoda*	*spp.*
5	s1175	CRUSTACEA	TANAIDACEA	APSEUDIDAE	*Tanaidacea*	*spp.*
7	s1183	CRUSTACEA	CUMACEA		*Cumacea*	*spp.*
5	s1292	CRUSTACEA	DECAPODA		*Caridea*	*spp.*
3	s1445	CRUSTACEA	DECAPODA	PAGURIDAE	*Paguridae*	*spp.*
6	s1470	CRUSTACEA	DECAPODA	GALATHEIDAE	*Galatheidae*	*spp.*
6	s1482	CRUSTACEA	DECAPODA	PORCELLANIDAE	*Porcellanidae*	*spp.*
2	s1535	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Majidae*	*spp.*
2	s1615	CRUSTACEA	DECAPODA	XANTHIDAE	*Xanthidae*	*spp.*
9	w46	MOLLUSCA			*Polyplacophora*	*spp.*
9	w89	MOLLUSCA			*Prosobranchia*	*spp.*
2	w106	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Fissurellidae*	*spp.*
9	w140	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Trochidae*	*spp.*
9	w198	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	SKENEIDAE	*Skeneidae*	*spp.*
9	w222	MOLLUSCA	PATELLOGASTROPODA	LOTTIIDAE	*Lottidae*	*spp.*
6	w270	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TURITELLIDAE	*Turritellidae*	*spp.*
9	w312	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	SKENEOPSIDAE	*Skeneopsidae*	*spp.*
9	w324	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Rissoidae*	*spp.*
6	w436	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Calyptraeidae*	*spp.*
3	w708	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Buccinidae*	*spp.*
9	w901	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	OMALOGYRIDAE	*Omalogyridae*	*spp.*
2	w906	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	PYRAMIDELLIDAE	*Pyramidellidae*	*spp.*
2	w1243	MOLLUSCA	NUDIBRANCHIA		*Nudibranchia*	*spp.*
6	w1560	MOLLUSCA			*Pelecypoda*	*spp.*
6	w1691	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Mytilidae*	*spp.*
6	w1771	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Pectinidae*	*spp.*
6	w1806	MOLLUSCA	OSTREOIDA	ANOMIIDAE	*Anomiidae*	*spp.*
7	w1884	MOLLUSCA	VENEROIDA	LEPTONIDAE	*Leptonidae*	*spp.*
7	w1888	MOLLUSCA	VENEROIDA	MONTACUTIDAE	*Montacutidae*	*spp.*
6	w1938	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Cardiidae*	*spp.*
7	w2059	MOLLUSCA	VENEROIDA	SEMELIDAE	*Semellidae*	*spp.*
6	w2086	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Veneridae*	*spp.*
6	y1	BRYOZOA			*Bryozoa*	*spp.*
6	zb1	ECHINODERMATA			*Crinoidea*	*spp.*
2	zb96	ECHINODERMATA	FORCIPULATIDA	ASTERIIDAE	*Asteroidea*	*spp.*
6	zb105	ECHINODERMATA			*Ophiuroidea*	*spp.*
4	zb193	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	PARECHINIDAE	*Echinoidea*	*spp.*
6	zb229	ECHINODERMATA			*Holothurioidea*	*spp.*
6	zd2	CHORDATA			*Ascidiacea*	*spp.*
1	zmrs1	ALGAE			*Algae*	*spp.*
6	w436	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Calyptraea*	*chinensis*
6	w439	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Crepidula*	*fornicata*
6	w1771	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Pecten*	*maximus*
6	w1773	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Aequipecten*	*opercularis*
6	w1779	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Chlamys*	*varia*

Densités moyennes (ind.m^{-2}) sur les collecteurs-plans à RO

Taxon		07/04/1999	11/05	08/06	06/07	04/08	03/09	05/10	02/11	19/02/2000	29/03	12/05	09/06	10/07	09/08	13/10	01/11
Foraminifera	*spp.*	meio	1511	17789	24270	20748	178	21830	13707		333	6378	11400	12756	17578	34800	29289
Porifera	*spp.*		667	20704	14556	9600	2444	8733	6626		933	4644	6556	5500	8844	1867	3511
Hydrozoa	*spp.*	meio-%recouv	85	94	92	85	5	97	98		86	94	92	87	43	66	55
Hexacorallia	*spp.*							4									
Ctenophora	*spp.*											30					
Platyhelminthes	*spp.*		4	4		7	4	4					4	4	4	44	15
Nemertea	*spp.*		170	756	444	233	100	941	4			33	256	19	15	433	470
Nematoda	*spp.*	meio	2326	6919	5130	6274	1119	2826	1556		239	1507	3111	1989	2007	967	2970
Chaetognatha	*spp.*					4											
Sipuncula	*spp.*					4									15		
Polychaeta	*Errantia*			1248	385	244	156	33	70								
Aphroditidae	*spp.*		296	163	48	56	15	15	78								
Polynoidae	*spp.*		4	359	130	122		30			22	4	4	56	33	15	19
Sigalionidae	*spp.*				15												
Phyllodocidae	*spp.*		11	33	15	4	4					4	222		4		37
Hesionidae	*spp.*		15	456	30	22	170		4			26	33	67	63	48	4
Syllidae	*spp.*		1059	1767	1178	1044	541	996	670		572	815	5037	752	1404	826	1404
Nereididae	*spp.*			30	15	22	44	41	26				22	4	4		4
Euphrosinidae	*spp.*												4				4
Eunicidae	*spp.*				41	7						11	11		30	4	19
Lumbrineridae	*spp.*								7								
Dorvilleidae	*spp.*		15	226	48	7	22	4	44				15	7	30	7	15
Polychaeta	*Sedentaria*		44	44	533	156	133	4	44								
Chlorohaemidae	*spp.*															4	4
Paraonidae	*spp.*								11		22	4		4			7
Spionidae	*spp.*				4			15				7	11	22	52	48	30
Magelonidae	*spp.*														22		
Cirratulidae	*spp.*					4			37		6		44	15	15	7	59
Flabelligeridae	*spp.*			4		19		15	4								
Capitellidae	*spp.*				7												
Scalibregmatidae	*spp.*								4								
Pectinariidae	*spp.*								4								
Sabellariidae	*spp.*			37	26		4	22				22	22		22	44	26
Terebellidae	*spp.*			474	15	11	26	15	11			4	7				19
Sabellidae	*spp.*				30										7	4	19
Serpulidae	*spp.*		67	1441	3959	1719	344	3315	3263			111	211	4607	6867	5741	7104
Spirorbidae	*spp.*		70	444	978	719	109422	1844	2356			81	400	393	578	3444	4837
Pycnogonida	*spp.*			33	19	4						4	30				4
Acariformes	*spp.*	meio	70	481	993	1244	230	648	456			256	437	163	756	274	330
Crustacea	*spp. (zoé)*			15	11	11	4	11	4			15	7	4			
Cirripedia	*spp.*			119	89	111		44	44			22	22	4	48	44	44
Copepoda	*spp.*	meio	24119	75407	118159	74585	115381	30300	14767		3533	97367	138552	91593	73470	24485	47185
Ostracoda	*spp.*	meio	3141	9244	7441	3696	889	1307	359		22	6415	7881	3248	1641	1278	1311
Malacostraca	*spp.*								211								
Amphipoda	*spp.*		11	52	89	144	363	267	74			70	85	152	200	37	289
Caprellida	*spp.*		4	15	22	44	581						7	11	30	33	7
Isopoda	*spp.*		15	4	48	452	230	22	30			4	7	15		30	15
Tanaidacea	*spp.*																
Cumacea	*spp.*			81		4	44	15	15					4	4		
Caridea	*spp.*		4	22	4		7		215			4	4				4
Paguridae	*spp.*		4	7	4			4				4	4				
Galatheidae	*spp.*					4							4				
Porcellanidae	*spp.*		4	4	26		19										4
Majidae	*spp.*								4								
Xanthidae	*spp.*																4
Polyplacophora	*spp.*				81	19	4		15			41	26	67	4	7	30
Prosobranchia	*spp.*		19	730	1322	1470	163	26	244		22	300	26	2956	385	74	274
Fissurellidae	*spp.*					4		7	4								11
Trochidae	*spp.*		4	7	474	270	100	33	41				30	156	52	107	137
Skeneidae	*spp.*											4					
Lottidae	*spp.*		19		185	200	56	78	185					7	567	478	604
Turritellidae	*spp.*			4		4											
Skeneopsidae	*spp.*																4
Rissoidae	*spp.*				26	37	59	70	15		6	11	37	15	7	44	44
Calyptraeidae	*spp.*		63	2715	4111	1596	200	915	752			537	1359	1067	752	748	859
Buccinidae	*spp.*			4		4		7	7					4		41	67
Omalogyridae	*spp.*																
Pyramidellidae	*spp.*			4	15	152	4	4				4		44	22		4
Nudibranchia	*spp.*		11	122	11	11	107	4			144	896	544	70	26		
Pelecypoda	*spp.*		422	426	322	170	111	26	219			1011	4	633	148	59	37
Mytilidae	*spp.*			4	52	52		26	7					119	37	93	22
Pectinidae	*spp.*		4	33	19	22							22	78		15	4
Anomiidae	*spp.*		89	2415	4830	1259		448	574			348	1126	396	989	644	559
Leptonidae	*spp.*				4	7		7	130								
Montacutidae	*spp.*											4					
Cardiidae	*spp.*			52	59		4					15		67		15	
Semellidae	*spp.*						4										
Veneridae	*spp.*			4	126	30		4				252	30	267	393	63	85
Bryozoa	*spp.*		756	8570	29200	31178	36600	38578	14719		533	1244	9600	24844	27667	92911	97178
Crinoidea	*spp.*		15														
Asteroidea	*spp.*				4									33	4		4
Ophiuroidea	*spp.*		4	41	22	7		19	19			19	7		22		59
Echinoidea	*spp.*			15	7	7											
Holothurioidea	*spp.*											4	4		22	11	4
Ascidiacea	*spp.*		178	1189	3367	600	15	144	696				7	4	4		4
Algae	*spp.*	veget	222	9337	35948	26756	3889	6844	2670			800	4956	8933	7356	6356	4867

Liste des taxons de la macrofaune à RO,CA et KE en 1999-2000

Classification de référence = Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding se

Richesse taxonomique totale 175 139 106

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce	RO	CA	KE
2	d627	CNIDARIA			*Hexacorallia*	*spp.*			
2	f1	Platyhelminthes			*Platyhelminthes*	*spp.*			
8	g1	Nemertea			*Nemertea*	*spp.*			
8	hd1	Nematoda			*Nematoda*	*spp.*			
8	n16	SIPUNCULA	GOLFINGIIFORMES	GOLFINGIIDAE	*Golfingia*	*spp.*			
8	n25	SIPUNCULA	GOLFINGIIFORMES	GOLFINGIIDAE	*Nephasoma*	*minutum*			
8	n34	SIPUNCULA	GOLFINGIIFORMES	PHASCOLIONIDAE	*Phascolion*	*strombus*			
8	n40	SIPUNCULA			*Phascolosomatidae*	*spp.*			
2	p17	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Aphroditidae*	*spp.*			
2	p19	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Aphrodita*	*aculeata*			
2	p21	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Hermonia*	*hystrix*			
2	p34	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Alentia*	*gelatinosa*			
2	p54	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Harmothoe*	*spp.*			
2	p82	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Lepidonotus*	*squamatus*			
2	p94a	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	PHOLOIDAE	*Pholoe*	*minuta*			
2	p107	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SIGALIONIDAE	*Sthenelais*	*boa*			
2	p114	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	PHYLLODOCIDAE	*Phyllodocidae*	*spp.*			
2	p196	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	ALCIOPIDAE	*Alciopidae*	*spp.*			
2	p254	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	GLYCERIDAE	*Glyceridae*	*spp.*			
2	p278	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SPHAERODORIDAE	*Sphaerodoridae*	*spp.*			
2	p293	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	HESIONIDAE	*Hesionidae*	*spp.*			
2	p344	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	PILARGIDAE	*Pilargis*	*verrucosa*			
2	p346	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SYLLIDAE	*Syllidae*	*spp.*			
2	p355	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SYLLIDAE	*Eurysyllis*	*tuberculata*			
2	p358	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SYLLIDAE	*Syllis*	*spp.*			
2	p385	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	SYLLIDAE	*Odontosyllis*	*spp.*			
5	p458	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEREIDIDAE	*Nereididae*	*spp.*			
5	p472	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEREIDIDAE	*Nereis*	*spp.*			
5	p484	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEREIDIDAE	*Platynereis*	*dumerilii*			
2	p490	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEPHTYIDAE	*Nephtyidae*	*spp.*			
2	p494	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	NEPHTYIDAE	*Nephtys*	*spp.*			
5	p512	ANNELIDA	AMPHINOMIDA	AMPHINOMIDAE	*Amphinomidae*	*spp.*			
2	p528	ANNELIDA	AMPHINOMIDA	EUPHROSINIDAE	*Euphrosine*	*foliosa*			
2	p540	ANNELIDA	EUNICIDA	ONUPHIDAE	*Hyalinoecia*	*spp.*			
2	p553	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Eunicidae*	*spp.*			
2	p554	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Eunice*	*spp.*			
2	p566	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Marphysa*	*sanguinea*			
2	p568	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Nematonereis*	*unicornis*			
8	p572	ANNELIDA	EUNICIDA	LUMBRINERIDAE	*Lumbrineris*	*spp.*			
2	p598c	ANNELIDA	EUNICIDA	DORVILLEIDAE	*Staurocephalus*	*spp.*			
8	p653b	ANNELIDA		CHLOROHAEMIDAE	*Chlorohaemidae*	*spp.*			
8	p655	ANNELIDA	ORBINIIDA	ORBINIIDAE	*Orbiniidae*	*spp.*			
8	p664	ANNELIDA	ORBINIIDA	ORBINIIDAE	*Orbinia*	*latreillii*			
8	p672	ANNELIDA	ORBINIIDA	ORBINIIDAE	*Scoloplos*	*armiger*			
7	p703	ANNELIDA	ORBINIIDA	PARAONIDAE	*Paraonis*	*spp.*			
7	p718	ANNELIDA	SPIONIDA	POECILOCHAETIDAE	*Poecilochaetus*	*serpens*			
7	p720	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Spionidae*	*spp.*			
7	p720a	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Nerine*	*cirratulus*			
7	p722	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Aonides*	*oxycephala*			
7	p734	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Laonice*	*cirrata*			
7	p747	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Minuspio*	*cirrifera*			
7	p757a	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Polydora*	*antennata*			
7	p765	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Prionospio*	*fallax*			
7	p776	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Pygospio*	*elegans*			
7	p790	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Spio*	*filicornis*			
7	p794	ANNELIDA	SPIONIDA	SPIONIDAE	*Spiophanes*	*bombyx*			
6	p814	ANNELIDA	SPIONIDA	CHAETOPTERIDAE	*Chaetopterus*	*variopedatus*			
7	p822	ANNELIDA	SPIONIDA	CIRRATULIDAE	*Cirratulidae*	*spp.*			
7	p828	ANNELIDA	SPIONIDA	CIRRATULIDAE	*Caulleriella*	*spp.*			
7	p834	ANNELIDA	SPIONIDA	CIRRATULIDAE	*Chaetozone*	*setosa*			
7	p883	ANNELIDA	FLABELLIGERIDA	FLABELLIGERIDAE	*Pherusa*	*eruca*			
8	p903	ANNELIDA	CAPITELLIDA	CAPITELLIDAE	*Capitellidae*	*spp.*			
8	p907	ANNELIDA	CAPITELLIDA	CAPITELLIDAE	*Capitella*	*capitata*			
8	p917	ANNELIDA	CAPITELLIDA	CAPITELLIDAE	*Heteromastus*	*filiformis*			
8	p921	ANNELIDA	CAPITELLIDA	CAPITELLIDAE	*Notomastus*	*latericeus*			
7	p938	ANNELIDA	CAPITELLIDA	MALDANIDAE	*Maldanidae*	*spp.*			
7	p957	ANNELIDA	CAPITELLIDA	MALDANIDAE	*Clymenura*	*clypeata*			
7	p963	ANNELIDA	CAPITELLIDA	MALDANIDAE	*Euclymene*	*lumbricoides*			
7	p964	ANNELIDA	CAPITELLIDA	MALDANIDAE	*Euclymene*	*oerstedii*			
8	p1020	ANNELIDA	OPHELIIDA	SCALIBREGMATIDAE	*Scalibregmatidae*	*spp.*			
8	p1027	ANNELIDA	OPHELIIDA	SCALIBREGMATIDAE	*Scalibregma*	*inflatum*			
7	p1098	ANNELIDA	OWENIIDA	OWENIIDAE	*Owenia*	*fusiformis*			
8	p1102	ANNELIDA	TEREBELLIDA	PECTINARIIDAE	*Amphictene*	*auricoma*			
8	p1107	ANNELIDA	TEREBELLIDA	PECTINARIIDAE	*Lagis*	*koreni*			
6	p1112	ANNELIDA	TEREBELLIDA	SABELLARIIDAE	*Sabellariidae*	*spp.*			
6	p1117	ANNELIDA	TEREBELLIDA	SABELLARIIDAE	*Sabellaria*	*spinulosa*			
7	p1124	ANNELIDA	TEREBELLIDA	AMPHARETIDAE	*Melinna*	*palmata*			
7	p1138	ANNELIDA	TEREBELLIDA	AMPHARETIDAE	*Ampharete*	*grubei*			
7	p1142	ANNELIDA	TEREBELLIDA	AMPHARETIDAE	*Amphicteis*	*gunneri*			
7	p1160	ANNELIDA	TEREBELLIDA	AMPHARETIDAE	*Sabellides*	*octocirrata*			
7	p1175	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TRICHOBRANCHIDAE	*Terebellides*	*stroemi*			
7	p1177	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TRICHOBRANCHIDAE	*Trichobranchus*	*glacialis*			
7	p1179	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Terebellidae*	*spp.*			
7	p1181	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Amphitrite*	*spp.*			
7	p1188	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Eupolymnia*	*spp.*			
7	p1216	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Pista*	*spp.*			
7	p1229	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Amaeana*	*trilobata*			

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce	RO	CA	KE
6	p1281a	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Euchone*	*rosea*	■		
6	p1297	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Megalomma*	*vesiculosum*	■	■	
6	p1316	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Pseudopotamilla*	*reniformis*	■	■	
6	p1320	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Sabella*	*pavonina*	■		
6	p1323a	ANNELIDA	SABELLIDA	SABELLIDAE	*Bispira*	*fabricii*	■		
6	p1324	ANNELIDA	SABELLIDA	SERPULIDAE	*Serpulidae*	*spp.*			■
6	p1341	ANNELIDA	SABELLIDA	SERPULIDAE	*Pomatoceros*	*triqueter*	■	■	
6	p1343	ANNELIDA	SABELLIDA	SERPULIDAE	*Serpula*	*vermicularis*	■	■	
6	p1348	ANNELIDA	SABELLIDA	SERPULIDAE	*Apomatus*	*similis*		■	
2	q15	CHELICERATA		AMMOTHEIDAE	*Achelia*	*echinata*		■	
2	q30	CHELICERATA		ENDEIDAE	*Endeis*	*spinosa*			■
6	r62	CRUSTACEA	THORACICA	TETRACLITIDAE	*Acasta*	*spongites*		■	
6	r68	CRUSTACEA	THORACICA	ARCHAEOBALANIDAE	*Elminius*	*modestus*	■	■	
6	r70	CRUSTACEA	THORACICA	ARCHAEOBALANIDAE	*Semibalanus*	*balanoides*		■	
7	s6	CRUSTACEA	LEPTOSTRACA	NEBALIIDAE	*Nebalia*	*bipes*		■	
2	s109	CRUSTACEA	AMPHIPODA	EUSIRIDAE	*Eusirus*	*longipes*		■	
2	s110	CRUSTACEA	AMPHIPODA	CALLIOPIIDAE	*Calliopiidae*	*spp.*			■
7	s178	CRUSTACEA	AMPHIPODA	LEUCOTHOIDAE	*Leucothoe*	*lilljeborgi*		■	
7	s180	CRUSTACEA	AMPHIPODA	LEUCOTHOIDAE	*Leucothoe*	*spinicarpa*		■	■
6	s248	CRUSTACEA	AMPHIPODA	UROTHOIDAE	*Urothoe*	*elegans*	■		
3	s261	CRUSTACEA	AMPHIPODA	PHOXOCEPHALIDAE	*Metaphoxus*	*spp.*		■	
3	s303	CRUSTACEA	AMPHIPODA	LYSIANASSIDAE	*Lysianassa*	*ceratina*		■	■
3	s305	CRUSTACEA	AMPHIPODA	LYSIANASSIDAE	*Lysianassa*	*plumosa*	■		
2	s380	CRUSTACEA	AMPHIPODA	IPHIMEDIIDAE	*Iphimedia*	*minuta*			■
2	s400	CRUSTACEA	AMPHIPODA	LILJEBORGIIDAE	*Listriella*	*picta*			■
5	s415	CRUSTACEA	AMPHIPODA	DEXAMINIDAE	*Dexamine*	*spinosa*		■	■
6	s423	CRUSTACEA	AMPHIPODA	AMPELISCIDAE	*Ampelisca*	*spp.*	■	■	
5	s495	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Melitidae*	*spp.*			■
5	s497	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Abludomelita*	*gladiosa*			■
5	s502	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Ceradocus*	*semiserratus*	■		■
5	s506	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Cheirocratus*	*sundevallii*		■	■
5	s514	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Gammarella*	*fucicola*	■		■
5	s516	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Maera*	*grossimana*	■	■	■
5	s519	CRUSTACEA	AMPHIPODA	MELITIDAE	*Maera*	*othonis*	■	■	
5	s533	CRUSTACEA	AMPHIPODA	AMPITHOIDAE	*Ampithoe*	*ramondi*			■
5	s534	CRUSTACEA	AMPHIPODA	AMPITHOIDAE	*Ampithoe*	*rubricata*	■		
6	s567	CRUSTACEA	AMPHIPODA	ISCHYROCERIDAE	*Ischyrocerus*	*anguipes*		■	■
5	s579	CRUSTACEA	AMPHIPODA	AORIDAE	*Aora*	*gracilis*		■	■
5	s586	CRUSTACEA	AMPHIPODA	AORIDAE	*Leptocheirus*	*spp.*		■	
6	s605	CRUSTACEA	AMPHIPODA	COROPHIIDAE	*Corophium*	*spp.*	■	■	■
7	s623	CRUSTACEA	AMPHIPODA	PODOCERIDAE	*Podoceridae*	*spp.*			■
2	s637	CRUSTACEA	AMPHIPODA	CAPRELLIDAE	*Caprellida*	*spp.*		■	
2	s657	CRUSTACEA	AMPHIPODA	PHTISICIDAE	*Phtisica*	*marina*			■
2	s795	CRUSTACEA	ISOPODA	GNATHIIDAE	*Gnathia*	*maxillaris*	■	■	■
5	s802	CRUSTACEA	ISOPODA	ANTHURIDAE	*Anthura*	*gracilis*	■	■	■
2	s805	CRUSTACEA	ISOPODA	ANTHURIDAE	*Cyathura*	*carinata*			■
2	s845	CRUSTACEA	ISOPODA	CIROLANIDAE	*Cirolana*	*cranchii*	■		
5	s863	CRUSTACEA	ISOPODA	SPHAEROMATIDAE	*Cymodoce*	*truncata*			■
5	s892	CRUSTACEA	ISOPODA	JANIRIDAE	*Janira*	*maculosa*		■	
5	s894	CRUSTACEA	ISOPODA	JANIRIDAE	*Janiropsis*	*breviremis*			■
7	s1177	CRUSTACEA	TANAIDACEA	APSEUDIDAE	*Apseudes*	*talpa*	■	■	■
5	s1333	CRUSTACEA	DECAPODA	ALPHEIDAE	*Athanus*	*nitescens*	■	■	■
5	s1360	CRUSTACEA	DECAPODA	HIPPOLYTIDAE	*Thoralus*	*cranchii*	■	■	■
3	s1445	CRUSTACEA	DECAPODA	PAGURIDAE	*Paguridae*	*spp.*	■	■	■
6	s1472	CRUSTACEA	DECAPODA	GALATHEIDAE	*Galathea*	*intermedia*	■	■	■
6	s1476	CRUSTACEA	DECAPODA	GALATHEIDAE	*Galathea*	*strigosa*	■	■	
6	s1482	CRUSTACEA	DECAPODA	PORCELLANIDAE	*Pisidia*	*longicornis*	■	■	■
6	s1508	CRUSTACEA	DECAPODA	LEUCOSIIDAE	*Ebalia*	*tuberosa*	■	■	
2	s1526	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Inachus*	*dorsettensis*	■	■	■
2	s1532	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Macropodia*	*rostrata*	■	■	
2	s1535	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Eurynome*	*spp.*	■	■	■
2	s1555	CRUSTACEA	DECAPODA	ATELECYCLIDAE	*Atelecyclus*	*rotundatus*	■	■	
2	s1578	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*arcuatus*	■	■	■
2	s1584	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*pusillus*	■	■	
2	s1615	CRUSTACEA	DECAPODA	XANTHIDAE	*Pilumnus*	*hirtellus*		■	■
9	w54	MOLLUSCA	NEOLORICATA	LEPTOCHITONIDAE	*Leptochiton*	*cancellatus*	■	■	
9	w65	MOLLUSCA	NEOLORICATA	HANLEYIDAE	*Hanleya*	*hanleyi*	■		
9	w75	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ISCHNOCHITONIDAE	*Callochiton*	*septemvalvis*	■	■	■
9	w79	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ISCHNOCHITONIDAE	*Lepidochitona*	*cinerea*	■	■	■
9	w82	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ISCHNOCHITONIDAE	*Tonicella*	*rubra*	■	■	■
9	w86	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ACANTHOCHITONIDAE	*Acanthochitona*	*crinita*	■	■	■
2	w107	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Emarginula*	*rosea*	■	■	
2	w112	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Puncturella*	*noachina*			■
2	w116	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Diodora*	*graeca*	■	■	■
9	w159	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Gibbula*	*magus*		■	■
9	w163	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Gibbula*	*cineraria*	■	■	■
9	w165	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Gibbula*	*umbilicalis*	■	■	■
9	w167	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Jujubinus*	*spp.*	■	■	■
9	w224	MOLLUSCA	PATELLOGASTROPODA	LOTTIIDAE	*Tectura*	*virginea*	■	■	■
9	w263	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CERITHIIDAE	*Bittium*	*reticulatum*	■	■	■
6	w270	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TURITELLIDAE	*Turritella*	*communis*	■	■	
9	w327	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Rissoa*	*guerinii*			■
9	w330	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Rissoa*	*lilacina*			■
9	w334	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Rissoa*	*parva*	■	■	■
9	w338	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Alvania*	*beanii*	■	■	■
9	w340	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Alvania*	*cancellata*	■	■	
9	w348	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Alvania*	*semistriata*			■
2	w361	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Manzonia*	*crassa*	■	■	■
9	w371	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Onoba*	*semicostata*	■		■

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce	RO	CA	KE
9	w377	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	RISSOIDAE	*Pusillina*	*sarsi*			
6	w436	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Calyptraea*	*chinensis*			
6	w439	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Crepidula*	*fornicata*			
2	w459	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TRIVIIDAE	*Trivia*	*arctica*			
2	w461	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TRIVIIDAE	*Trivia*	*monacha*			
2	w491	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	NATICIDAE	*Polinices*	*pulchellus*			
2	w634	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	EULIMIDAE	*Melanella*	*alba*			
2	w685	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	MURICIDAE	*Ocenebra*	*erinacea*			
3	w708	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Buccinum*	*undatum*			
3	w745	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Hinia*	*reticulata*			
3	w747	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Hinia*	*incrassata*			
2	w797	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	TURRIDAE	*Mangelia*	*attenuata*			
2	w804	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	TURRIDAE	*Mangelia*	*coarctata*			
2	w862	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	TURRIDAE	*Raphitoma*	*purpurea*			
2	w922	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	PYRAMIDELLIDAE	*Brachystomia*	*eulimoides*			
2	w971	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	PYRAMIDELLIDAE	*Turbonilla*	*lactea*			
2	w992	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	PYRAMIDELLIDAE	*Eulimella*	*laevis*			
2	w993	MOLLUSCA	HETEROSTROPHA	PYRAMIDELLIDAE	*Eulimella*	*scillae*			
2	wa	MOLLUSCA			*Opisthobranchia*	*spp.*			
2	w1038	MOLLUSCA	CEPHALASPIDEA	PHILINIDAE	*Philine*	*aperta*			
4	w1152	MOLLUSCA	ANASPIDEA	APLYSIIDAE	*Aplysia*	*punctata*			
2	w1159	MOLLUSCA	NOTASPIDEA	PLEUROBRANCHIDAE	*Berthella*	*plumula*			
2	w1243	MOLLUSCA	NUDIBRANCHIA		*Nudibranchia*	*spp.*			
2	w1299	MOLLUSCA	NUDIBRANCHIA	GONIODORIDIDAE	*Goniodorididae*	*spp.*			
2	w1381	MOLLUSCA	NUDIBRANCHIA	DISCODORIDIDAE	*Discodoris*	*millegrana*			
7	w1570	MOLLUSCA	NUCULOIDA	NUCULIDAE	*Nucula*	*nucleus*			
6	w1688	MOLLUSCA	ARCOIDA	GLYCYMERIDIDAE	*Glycymeris*	*glycymeris*			
6	w1701	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolus*	*barbatus*			
6	w1702	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolus*	*modiolus*			
6	w1718	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolarca*	*tumida*			
6	w1773	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Aequipecten*	*opercularis*			
6	w1776	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Chlamys*	*distorta*			
6	w1779	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Chlamys*	*varia*			
6	w1807	MOLLUSCA	OSTREOIDA	ANOMIIDAE	*Anomia*	*ephippium*			
7	w1824	MOLLUSCA	VENEROIDA	LUCINIDAE	*Loripes*	*lucinalis*			
7	w1829	MOLLUSCA	VENEROIDA	LUCINIDAE	*Lucinoma*	*borealis*			
7	w1837	MOLLUSCA	VENEROIDA	THYASIRIDAE	*Thyasira*	*flexuosa*			
7	w1884	MOLLUSCA	VENEROIDA	LEPTONIDAE	*Leptonidae*	*spp.*			
6	w1949	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Parvicardium*	*exiguum*			
6	w1955	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Plagiocardium*	*papillosum*			
6	w2021	MOLLUSCA	VENEROIDA	TELLINIDAE	*Moerella*	*donacina*			
6	w2046	MOLLUSCA	VENEROIDA	PSAMMOBIIDAE	*Gari*	*depressa*			
6	w2049	MOLLUSCA	VENEROIDA	PSAMMOBIIDAE	*Gari*	*tellinella*			
7	w2059	MOLLUSCA	VENEROIDA	SEMELIDAE	*Abra*	*alba*			
6	w2089	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Venus*	*verrucosa*			
6	w2091	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Circomphalus*	*casina*			
6	w2095	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Gouldia*	*minima*			
6	w2098	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Chamelea*	*gallina*			
6	w2100	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Clausinella*	*fasciata*			
6	w2109	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Tapetinae*	*spp.*			
6	w2112	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Tapes*	*aureus*			
6	w2113	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Tapes*	*rhomboides*			
6	w2119	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Irus*	*irus*			
6	w2130	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Dosinia*	*exoleta*			
6	w2157	MOLLUSCA	MYOIDA	CORBULIDAE	*Corbula*	*gibba*			
6	w2166	MOLLUSCA	MYOIDA	HIATELLIDAE	*Hiatella*	*arctica*			
6	w2247	MOLLUSCA	PHOLADOMYOIDA	LYONSIIDAE	*Lyonsia*	*norwegica*			
6	za2	PHORONIDA		PHORONIDAE	*Phoronidae*	*spp.*			
2	zb62	ECHINODERMATA	VALVATIDA	ASTERINIDAE	*Anseropoda*	*placenta*			
6	zb124	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIOTRICHIIDAE	*Ophiothrix*	*fragilis*			
6	zb128	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIOCOMIDAE	*Ophiocomina*	*nigra*			
2	zb151	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	AMPHIURIDAE	*Amphiura*	*brachiata*			
2	zb161	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	AMPHIURIDAE	*Amphipholis*	*squamata*			
2	zb168	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIURIDAE	*Ophiura*	*albida*			
4	zb193	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	PARECHINIDAE	*Psammechinus*	*miliaris*			
6	zb229	ECHINODERMATA			*Holothurioidea*	*spp.*			
6	zb262	ECHINODERMATA	DENDROCHIROTIDA	PHYLLOPHORIDAE	*Thyone*	*fusus*			
6	zb266	ECHINODERMATA	DENDROCHIROTIDA	CUCUMARIIDAE	*Cucumariidae*	*spp.*			
4	zb296	ECHINODERMATA	APODIDA	SYNAPTIDAE	*Leptosynapta*	*inhaerens*			
7	zb300	ECHINODERMATA	APODIDA	SYNAPTIDAE	*Labidoplax*	*digitata*			
6	zd83	CHORDATA	PHLEBOBRANCHIATA	ASCIDIIDAE	*Ascidiella*	*spp.*			
6	zd105	CHORDATA	PLEUROGONA	STYELIDAE	*Styela*	*coriacea*			
6	zd146	CHORDATA	PLEUROGONA	MOLGULIDAE	*Molgula*	*spp.*			
2	zg84	CHORDATA	GOBIESOCIFORMES	GOBIESOCIDAE	*Apletodon*	*dentatus*			
2	zg89	CHORDATA	GOBIESOCIFORMES	GOBIESOCIDAE	*Lepadogaster*	*lepadogaster*			
2	zg470	CHORDATA	PERCIFORMES	GOBIIDAE	*Gobiusculus*	*flavescens*			
2	zg479	CHORDATA	PERCIFORMES	GOBIIDAE	*Pomatoschistus*	*minutus*			

Densités moyennes (ind.m^{-2}) de macrofaune sur les sites ateliers

Taxon	espèce	ROP99	ROE99	ROA99	ROHa99	ROP00	ROE00	ROA00	CAP99	CAE99	CAA99	CAHa99	CAP00	CAE00	KEE99	KEA99	KEHb99	KEP00	KEE00
Hexacorallia	*spp.*	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	10.7	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0
Platyhelminthes	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	5.3	8.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nemertea	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	42.7	13.3	8.0	0.0	2.7	0.0	5.3	2.7	0.0	208.0	64.0	188.0	8.0	12.0
Nematoda	*spp.*	0.0	13.3	2.7	12.0	8.0	2.7	8.0	5.3	5.3	32.0	18.7	2.7	18.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Golfingia	*spp.*	4.0	21.3	21.3	16.0	13.3	24.0	18.7	32.0	10.7	13.3	21.3	13.3	8.0	8.0	4.0	0.0	0.0	0.0
Nephasoma	*minutum*	0.0	2.7	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Phascolion	*strombus*	0.0	2.7	2.7	4.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Phascolosomatidae	*spp.*	12.0	0.0	24.0	4.0	0.0	10.7	26.7	8.0	18.7	13.3	18.7	0.0	32.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Aphroditidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1016.0	756.0	296.0	408.0	208.0
Aphrodita	*aculeata*	0.0	0.0	5.3	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Hermonia	*hystrix*	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	5.3	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Alentia	*gelatinosa*	0.0	5.3	2.7	12.0	8.0	0.0	13.3	0.0	2.7	5.3	5.3	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Harmothoe	*spp.*	36.0	93.3	72.0	36.0	77.3	53.3	50.7	8.0	72.0	85.3	77.3	13.3	42.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lepidonotus	*squamatus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pholoe	*minuta*	4.0	21.3	21.3	4.0	48.0	13.3	13.3	2.7	2.7	13.3	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Sthenelais	*boa*	4.0	5.3	21.3	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	13.3	2.7	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Phyllodocidae	*spp.*	0.0	18.7	8.0	8.0	34.7	16.0	5.3	16.0	10.7	18.7	10.7	2.7	5.3	48.0	32.0	56.0	84.0	56.0
Alciopidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Glyceridae	*spp.*	0.0	5.3	2.7	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	40.0	4.0	0.0	4.0	0.0
Sphaerodoridae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	12.0	48.0	0.0	0.0
Hesionidae	*spp.*	16.0	0.0	0.0	4.0	77.3	0.0	2.7	42.7	56.0	16.0	42.7	0.0	10.7	24.0	88.0	328.0	24.0	0.0
Pilargis	*verrucosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Syllidae	*spp.*	12.0	0.0	0.0	4.0	8.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	144.0	244.0	568.0	28.0	28.0
Eurysyllis	*tuberculata*	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Syllis	*spp.*	0.0	2.7	5.3	4.0	13.3	10.7	0.0	2.7	5.3	2.7	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Odontosyllis	*spp.*	0.0	0.0	0.0	8.0	21.3	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nereididae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	320.0	208.0	32.0	76.0	104.0
Nereis	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Platynereis	*dumerilii*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	178.7	32.0	13.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nephtyidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	16.0	0.0	4.0
Nephtys	*spp.*	16.0	29.3	56.0	8.0	18.7	8.0	13.3	18.7	50.7	32.0	42.7	2.7	58.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Amphinomidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	0.0	0.0	0.0
Euphrosine	*foliosa*	4.0	5.3	2.7	0.0	2.7	0.0	5.3	0.0	5.3	5.3	5.3	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Hyalinoecia	*spp.*	0.0	0.0	8.0	0.0	2.7	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Eunicidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	432.0	320.0	236.0	224.0	552.0
Eunice	*spp.*	92.0	154.7	253.3	116.0	224.0	309.3	202.7	74.7	157.3	120.0	106.7	37.3	141.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Marphysa	*sanguinea*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nematonereis	*unicornis*	24.0	10.7	2.7	4.0	0.0	13.3	0.0	5.3	18.7	21.3	42.7	0.0	48.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lumbrineris	*spp.*	116.0	208.0	216.0	120.0	186.7	141.3	106.7	40.0	56.0	69.3	34.7	16.0	21.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Staurocephalus	*spp.*	0.0	13.3	8.0	0.0	29.3	5.3	0.0	5.3	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chlorohaemidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	64.0	100.0	160.0	64.0	88.0
Orbiniidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0
Orbinia	*latreillii*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	5.3	2.7	5.3	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Scoloplos	*armiger*	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Paraonis	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32.0	194.7	5.3	16.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Poecilochaetus	*serpens*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Spionidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	664.0	176.0	180.0	284.0	404.0
Nerine	*cirratulus*	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Aonides	*oxycephala*	8.0	2.7	2.7	0.0	5.3	5.3	5.3	0.0	5.3	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Laonice	*cirrata*	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Minuspio	*cirrifera*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	16.0	10.7	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Polydora	*antennata*	4.0	0.0	0.0	4.0	0.0	5.3	0.0	16.0	50.7	10.7	26.7	0.0	21.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Taxon	espèce	ROP99	ROE99	ROA99	ROHa99	ROP00	ROE00	ROA00	CAP99	CAE99	CAA99	CAHa99	CAP00	CAE00	KEE99	KEA99	KEHb99	KEP00	KEE00
Prionospio	*fallax*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	13.3	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pygospio	*elegans*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Spio	*filicornis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Spiophanes	*bombyx*	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chaetopterus	*variopedatus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Cirratulidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	592.0	2528.0	3900.0	440.0	1268.0
Caulleriella	*spp.*	56.0	125.3	186.7	140.0	282.7	109.3	61.3	341.3	560.0	298.7	456.0	16.0	298.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chaetozone	*setosa*	68.0	320.0	120.0	232.0	146.7	69.3	18.7	120.0	274.7	98.7	160.0	8.0	48.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pherusa	*eruca*	4.0	16.0	10.7	16.0	21.3	2.7	8.0	10.7	13.3	21.3	21.3	8.0	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Capitellidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	176.0	328.0	540.0	80.0	440.0
Capitella	*capitata*	4.0	85.3	5.3	16.0	53.3	8.0	8.0	2.7	18.7	10.7	5.3	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Heteromastus	*filiformis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Notomastus	*latericeus*	52.0	101.3	80.0	92.0	80.0	90.7	66.7	80.0	133.3	133.3	144.0	58.7	130.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Maldanidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	16.0	12.0	0.0	40.0
Clymenura	*clypeata*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Euclymene	*lumbricoides*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Euclymene	*oerstedii*	28.0	85.3	74.7	44.0	61.3	42.7	8.0	29.3	21.3	21.3	34.7	2.7	21.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Scalibregmatidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	352.0	112.0	48.0	44.0	104.0
Scalibregma	*inflatum*	24.0	176.0	34.7	52.0	45.3	5.3	10.7	18.7	56.0	18.7	56.0	5.3	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Owenia	*fusiformis*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Amphictene	*auricoma*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lagis	*koreni*	0.0	10.7	0.0	12.0	2.7	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Sabellariidae	*spp.*	4.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	4.0	0.0	8.0	20.0
Sabellaria	*spinulosa*	8.0	5.3	5.3	8.0	5.3	0.0	0.0	24.0	29.3	40.0	72.0	5.3	26.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Melinna	*palmata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	8.0	5.3	5.3	0.0	18.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ampharete	*grubei*	0.0	2.7	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	5.3	8.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Amphicteis	*gunneri*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Sabellides	*octocirrata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Terebellides	*stroemi*	16.0	13.3	34.7	12.0	13.3	8.0	13.3	26.7	42.7	40.0	29.3	5.3	21.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Trichobranchus	*glacialis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Terebellidae	*spp.*	40.0	18.7	18.7	8.0	5.3	2.7	5.3	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	312.0	388.0	72.0	248.0	232.0
Amphitrite	*spp.*	16.0	5.3	66.7	16.0	13.3	0.0	5.3	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Eupolymnia	*spp.*	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	2.7	2.7	10.7	5.3	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pista	*spp.*	20.0	96.0	98.7	68.0	48.0	26.7	29.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Amaeana	*trilobata*	16.0	16.0	0.0	4.0	66.7	37.3	18.7	10.7	58.7	26.7	18.7	2.7	50.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Euchone	*rosea*	8.0	13.3	5.3	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Megalomma	*vesiculosum*	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pseudopotamilla	*reniformis*	0.0	2.7	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Sabella	*pavonina*	4.0	2.7	0.0	0.0	2.7	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Bispira	*fabricii*	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Serpulidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	248.0	128.0	200.0	288.0	172.0
Pomatoceros	*triqueter*	252.0	778.7	514.7	264.0	344.0	146.7	42.7	53.3	114.7	154.7	96.0	5.3	122.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Serpula	*vermicularis*	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.3	37.3	21.3	29.3	13.3	29.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Apomatus	*similis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.3	16.0	40.0	0.0	18.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Achelia	*echinata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Endeis	*spinosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	0.0	0.0	8.0	0.0
Acasta	*spongites*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	34.7	0.0	26.7	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Elminius	*modestus*	28.0	8.0	2.7	20.0	0.0	0.0	0.0	3946.7	3552.0	1642.7	5882.7	1466.7	5408.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Semibalanus	*balanoides*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	144.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nebalia	*bipes*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Eusirus	*longipes*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	2.7	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Calliopiidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0
Leucothoe	*liljeborgi*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Leucothoe	*spinicarpa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	13.3	5.3	0.0	5.3	168.0	108.0	248.0	92.0	28.0

Taxon	espèce	ROP99	ROE99	ROA99	ROHa99	ROP00	ROE00	ROA00	CAP99	CAE99	CAA99	CAHa99	CAP00	CAE00	KEE99	KEA99	KEHb99	KEP00	KEE00
Urothoe	*elegans*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Metaphoxus	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lysianassa	*ceratina*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.7	48.0	21.3	21.3	2.7	13.3	40.0	104.0	60.0	104.0	40.0
Lysianassa	*plumosa*	8.0	2.7	24.0	8.0	5.3	10.7	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Iphimedia	*minuta*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	56.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Listriella	*picta*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	48.0	0.0	0.0	0.0	4.0
Dexamine	*spinosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	24.0	132.0	32.0	0.0	12.0
Ampelisca	*spp.*	0.0	5.3	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Melitidae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	668.0	3384.0
Abludomelita	*gladiosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1976.0	2692.0	356.0	0.0	0.0
Ceradocus	*semiserratus*	4.0	0.0	2.7	16.0	16.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	696.0	120.0	12.0	0.0	0.0
Cheirocratus	*sundevallii*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	112.0	28.0	0.0	0.0	0.0
Gammarella	*fucicola*	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2120.0	4720.0	1148.0	0.0	0.0
Maera	*grossimana*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	13.3	58.7	40.0	32.0	8.0	24.0	216.0	1228.0	132.0	0.0	0.0
Maera	*othonis*	12.0	10.7	8.0	4.0	10.7	48.0	53.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ampithoe	*ramondi*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	40.0	296.0	4.0	44.0	20.0
Ampithoe	*rubricata*	0.0	5.3	0.0	12.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ischyrocerus	*anguipes*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	120.0	32.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0
Aora	*gracilis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	1040.0	1500.0	52.0	4.0	116.0
Leptocheirus	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Corophium	*spp.*	0.0	0.0	2.7	4.0	8.0	0.0	2.7	5.3	10.7	42.7	8.0	0.0	5.3	64.0	140.0	56.0	0.0	0.0
Podoceridae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0
Caprellida	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Phtisica	*marina*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	168.0	88.0	0.0	0.0	76.0
Gnathia	*maxillaris*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	8.0	13.3	10.7	0.0	0.0	40.0	12.0	0.0	0.0	0.0
Anthura	*gracilis*	8.0	18.7	10.7	32.0	24.0	5.3	0.0	18.7	2.7	13.3	53.3	0.0	18.7	104.0	152.0	128.0	48.0	28.0
Cyathura	*carinata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	0.0
Cirolana	*cranchii*	0.0	0.0	10.7	0.0	0.0	0.0	13.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Cymodoce	*truncata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	64.0	68.0	80.0	16.0	20.0
Janira	*maculosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	21.3	10.7	0.0	0.0	4384.0	1392.0	444.0	144.0	4240.0
Janiropsis	*breviremis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0
Apseudes	*talpa*	0.0	2.7	0.0	4.0	8.0	0.0	24.0	109.3	293.3	293.3	272.0	8.0	66.7	64.0	128.0	84.0	0.0	120.0
Athanus	*nitescens*	0.0	5.3	26.7	52.0	21.3	0.0	29.3	42.7	66.7	74.7	101.3	29.3	50.7	288.0	656.0	704.0	360.0	208.0
Thoralus	*cranchii*	0.0	0.0	29.3	28.0	2.7	0.0	18.7	0.0	0.0	72.0	61.3	8.0	13.3	616.0	556.0	68.0	80.0	284.0
Paguridae	*spp.*	64.0	18.7	16.0	48.0	29.3	10.7	21.3	0.0	8.0	2.7	0.0	0.0	5.3	24.0	4.0	4.0	16.0	16.0
Galathea	*intermedia*	16.0	5.3	8.0	40.0	5.3	8.0	13.3	2.7	0.0	2.7	2.7	0.0	5.3	208.0	92.0	56.0	40.0	172.0
Galathea	*strigosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pisidia	*longicornis*	0.0	24.0	26.7	20.0	5.3	13.3	40.0	0.0	45.3	5.3	2.7	2.7	21.3	472.0	596.0	760.0	680.0	1348.0
Ebalia	*tuberosa*	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Inachus	*dorsettensis*	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	5.3	0.0	0.0	8.0	0.0	4.0	0.0	0.0
Macropodia	*rostrata*	0.0	0.0	2.7	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Eurynome	*spp.*	4.0	24.0	29.3	20.0	34.7	10.7	37.3	2.7	8.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	12.0	0.0	4.0	4.0
Atelecyclus	*rotundatus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Liocarcinus	*arcuatus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	5.3	21.3	8.0	8.0	13.3	136.0	68.0	40.0	16.0	32.0
Liocarcinus	*pusillus*	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pilumnus	*hirtellus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	4.0	0.0
Leptochiton	*cancellatus*	328.0	346.7	309.3	232.0	605.3	109.3	208.0	2.7	2.7	5.3	5.3	2.7	5.3	56.0	52.0	0.0	32.0	28.0
Hanleya	*hanleyi*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Callochiton	*septemvalvis*	4.0	2.7	5.3	4.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	16.0	24.0	8.0	8.0	0.0
Lepidochitona	*cinerea*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	128.0	0.0	0.0	8.0	12.0
Tonicella	*rubra*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	56.0	28.0	40.0	96.0	8.0
Acanthochitona	*crinita*	0.0	10.7	5.3	4.0	13.3	5.3	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	80.0	88.0	48.0	60.0	64.0
Emarginula	*rosea*	20.0	5.3	0.0	12.0	8.0	5.3	10.7	0.0	0.0	2.7	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Puncturella	*noachina*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0

Taxon	espèce	ROP99	ROE99	ROA99	ROHa99	ROP00	ROE00	ROA00	CAP99	CAE99	CAA99	CAHa99	CAP00	CAE00	KEE99	KEA99	KEHb99	KEP00	KEE00
Diodora	*graeca*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	16.0	0.0	0.0	0.0	4.0
Gibbula	*magus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	4.0	8.0
Gibbula	*cineraria*	4.0	8.0	5.3	44.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	2.7	48.0	44.0	164.0	60.0	132.0
Gibbula	*umbilicalis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Jujubinus	*spp.*	32.0	58.7	56.0	132.0	13.3	21.3	2.7	16.0	21.3	13.3	8.0	5.3	13.3	216.0	628.0	1348.0	276.0	352.0
Tectura	*virginea*	20.0	53.3	24.0	8.0	21.3	29.3	48.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	232.0	88.0	56.0	8.0	0.0
Bittium	*reticulatum*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32.0	16.0	12.0	0.0	0.0
Turritella	*communis*	0.0	2.7	5.3	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Rissoa	*guerinii*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	28.0	0.0	0.0
Rissoa	*lilacina*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.0	36.0	36.0	0.0	0.0
Rissoa	*parva*	4.0	2.7	2.7	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.7	0.0	0.0	216.0	620.0	192.0	0.0	0.0
Alvania	*beanii*	8.0	32.0	2.7	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0
Alvania	*cancellata*	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Alvania	*semistriata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	264.0	56.0	0.0	0.0
Manzonia	*crassa*	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	112.0	144.0	12.0	0.0	0.0
Onoba	*semicostata*	8.0	5.3	0.0	12.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	72.0	64.0	4.0	0.0	0.0
Pusillina	*sarsi*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	72.0	104.0	140.0	24.0	0.0
Calyptraea	*chinensis*	236.0	317.3	162.7	244.0	197.3	77.3	152.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	232.0	152.0	164.0	208.0	140.0
Crepidula	***fornicata***	2320.0	2837.3	1021.3	2328.0	1624.0	365.3	861.3	1536.0	1480.0	1386.7	2272.0	864.0	1549.3	72.0	52.0	80.0	0.0	48.0
Trivia	*arctica*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Trivia	*monacha*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0
Polinices	*pulchellus*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Melanella	*alba*	4.0	5.3	5.3	16.0	2.7	5.3	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ocenebra	*erinacea*	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	2.7	0.0	2.7	2.7	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Buccinum	*undatum*	4.0	5.3	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Hinia	*reticulata*	24.0	40.0	5.3	8.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32.0	16.0	36.0	0.0	4.0
Hinia	*incrassata*	0.0	2.7	29.3	92.0	37.3	8.0	10.7	2.7	5.3	5.3	26.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Mangelia	*attenuata*	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0
Mangelia	*coarctata*	0.0	2.7	8.0	4.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Raphitoma	*purpurea*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Brachystomia	*eulimoides*	4.0	21.3	16.0	252.0	37.3	2.7	0.0	5.3	0.0	0.0	34.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Turbonilla	*lactea*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	64.0	20.0	0.0	0.0
Eulimella	*laevis*	16.0	13.3	0.0	4.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Eulimella	*scillae*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Opisthobranchia	*spp.*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Philine	*aperta*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Aplysia	*punctata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0
Berthella	*plumula*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0
Nudibranchia	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	4.0
Goniodoridídae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Discodoris	*millegrana*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nucula	*nucleus*	16.0	26.7	18.7	64.0	37.3	0.0	18.7	5.3	13.3	2.7	8.0	5.3	10.7	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Glycymeris	*glycymeris*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Modiolus	*barbatus*	8.0	5.3	5.3	4.0	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	4.0	4.0	0.0	0.0
Modiolus	*modiolus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Modiolarca	*tumida*	4.0	0.0	5.3	12.0	5.3	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	2.7	0.0	18.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Aequipecten	*opercularis*	0.0	2.7	5.3	0.0	2.7	5.3	2.7	2.7	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chlamys	*distorta*	8.0	2.7	0.0	0.0	2.7	2.7	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chlamys	*varia*	4.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	13.3	5.3	10.7	0.0	10.7	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Anomia	*ephippium*	232.0	274.7	365.3	376.0	128.0	69.3	400.0	229.3	114.7	117.3	306.7	74.7	194.7	80.0	40.0	76.0	8.0	20.0
Loripes	*lucinalis*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lucinoma	*borealis*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	20.0
Thyasira	*flexuosa*	0.0	0.0	2.7	0.0	5.3	10.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Leptonidae	*spp.*	20.0	66.7	26.7	8.0	0.0	0.0	0.0	18.7	26.7	5.3	8.0	2.7	5.3	48.0	8.0	0.0	1076.0	28.0

Taxon	espèce	ROP99	ROE99	ROA99	ROHa99	ROP00	ROE00	ROA00	CAP99	CAE99	CAA99	CAHa99	CAP00	CAE00	KEE99	KEA99	KEHb99	KEP00	KEE00
Parvicardium	*exiguum*	0.0	0.0	5.3	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	96.0	76.0	32.0	24.0	44.0
Plagiocardium	*papillosum*	0.0	18.7	0.0	0.0	5.3	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Moerella	*donacina*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Gari	*depressa*	4.0	0.0	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Gari	*tellinella*	0.0	2.7	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Abra	*alba*	4.0	34.7	5.3	8.0	0.0	0.0	0.0	8.0	29.3	10.7	5.3	0.0	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Venus	*verrucosa*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Circomphalus	*casina*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Gouldia	*minima*	4.0	0.0	5.3	4.0	2.7	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chamelea	*gallina*	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Clausinella	*fasciata*	4.0	13.3	10.7	4.0	8.0	2.7	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Tapetinae	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	152.0	88.0	4.0	48.0	44.0
Tapes	*aureus*	28.0	0.0	5.3	8.0	0.0	2.7	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Tapes	*rhomboides*	0.0	8.0	10.7	0.0	16.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Irus	*irus*	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Dosinia	*exoleta*	8.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	8.0	0.0	0.0
Corbula	*gibba*	8.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Hiatella	*arctica*	0.0	18.7	5.3	12.0	26.7	8.0	0.0	0.0	5.3	2.7	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0
Lyonsia	*norwegica*	12.0	2.7	0.0	4.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Phoronidae	*spp.*	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Anseropoda	*placenta*	4.0	2.7	16.0	12.0	2.7	0.0	8.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ophiothrix	*fragilis*	12.0	37.3	24.0	56.0	82.7	40.0	53.3	0.0	8.0	2.7	10.7	2.7	8.0	0.0	28.0	68.0	36.0	8.0
Ophiocomina	*nigra*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	168.0	292.0	200.0	0.0	0.0
Amphiura	*brachiata*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Amphipholis	*squamata*	4.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0	5.3	0.0	8.0	10.7	29.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	84.0	76.0
Ophiura	*albida*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Psammechinus	*miliaris*	4.0	18.7	16.0	20.0	5.3	5.3	18.7	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	2.7	8.0	4.0	0.0	0.0	0.0
Holothurioidea	*spp.*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	36.0	0.0	0.0	0.0
Thyone	*fusus*	4.0	8.0	16.0	4.0	5.3	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Cucumariidae	*spp.*	4.0	5.3	18.7	8.0	13.3	13.3	21.3	2.7	5.3	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Leptosynapta	*inhaerens*	4.0	2.7	8.0	4.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Labidoplax	*digitata*	0.0	0.0	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ascidiella	*spp.*	0.0	13.3	18.7	28.0	0.0	16.0	16.0	0.0	5.3	10.7	8.0	0.0	0.0	0.0	8.0	8.0	0.0	0.0
Styela	*coriacea*	68.0	181.3	72.0	180.0	178.7	53.3	98.7	58.7	141.3	117.3	88.0	96.0	162.7	8.0	0.0	0.0	4.0	4.0
Molgula	*spp.*	8.0	16.0	45.3	8.0	18.7	50.7	5.3	5.3	0.0	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Apletodon	*dentatus*	0.0	2.7	2.7	0.0	5.3	5.3	2.7	0.0	0.0	2.7	2.7	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Lepadogaster	*lepadogaster*	0.0	2.7	0.0	0.0	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Gobiusculus	*flavescens*	4.0	0.0	5.3	0.0	2.7	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0
Pomatoschistus	*minutus*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	2.7	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Liste des taxons de la mégafaune de la rade de Brest fin octobre 2000

Classification de référence = Species directory of the marine fauna of the British isles and surrounding seas (Howson et Picton, 1999).

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce
6	c1	PORIFERA			*Porifera*	*spp.*
2	d597	CNIDARIA	ALCYONACEA	ALCYONIIDAE	*Alcyonium*	*digitatum*
2	d627	CNIDARIA			*Hexacorallia*	*spp.*
2	d679	CNIDARIA	ACTINAIRIA	ACTINIIDAE	*Anemonia*	*viridis*
2	d692	CNIDARIA	ACTINAIRIA	AURELIANIIDAE	*Aureliania*	*heterocera*
2	d741	CNIDARIA	ACTINIARIA	HORMATHIIDAE	*Calliactis*	*parasitica*
2	d743	CNIDARIA	ACTINIARIA	HORMATHIIDAE	*Adamsia*	*carciniopados*
2	f1	PLATYHELMINTHE			*Platyhelminthes*	*spp.*
8	n1	SIPUNCULA			*Sipuncula*	*spp.*
7	o1	ECHIURA			*Echiura*	*spp.*
2	p19	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Aphrodita*	*aculeata*
2	p21	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	APHRODITIDAE	*Hermonia*	*hystrix*
2	p34	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Alentia*	*gelatinosa*
2	p82	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	POLYNOIDAE	*Lepidonotus*	*squamatus*
2	p294a	ANNELIDA	PHYLLODOCIDA	HESIONIDAE	*Hesione*	*pantherina*
2	p560	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Eunice*	*vittata*
2	p563	ANNELIDA	EUNICIDA	EUNICIDAE	*Marphysa*	*spp.*
6	p814	ANNELIDA	SPIONIDA	CHAETOPTERIDAE	*Chaetopterus*	*variopedatus*
7	p1098	ANNELIDA	OWENIIDA	OWENIIDAE	*Owenia*	*fusiformis*
7	p1195	ANNELIDA	TEREBELLIDA	TEREBELLIDAE	*Lanice*	*conchilega*
6	r22	CRUSTACEA	THORACICA	SCALPELLIDAE	*Scalpellum*	*scalpellum*
6	r68	CRUSTACEA	THORACICA	ARCHAEOBALANIDAE	*Elminius*	*modestus*
6	r70	CRUSTACEA	THORACICA	ARCHAEOBALANIDAE	*Semibalanus*	*balanoides*
6	r79	CRUSTACEA	THORACICA	BALANIDAE	*Balanus*	*perforatus*
2	s849	CRUSTACEA	ISOPODA	CIROLANIDAE	*Conilera*	*cylindracea*
5	s863	CRUSTACEA	ISOPODA	SPHAEROMATIDAE	*Cymodoce*	*truncata*
5	s1293	CRUSTACEA	DECAPODA		*Caridea*	*spp.*
6	s1420	CRUSTACEA	DECAPODA	UPOGEBIIDAE	*Upogebia*	*pusilla*
3	s1445	CRUSTACEA	DECAPODA	PAGURIDAE	*Paguridae*	*spp.*
6	s1470	CRUSTACEA	DECAPODA	GALATHEIDAE	*Galathea*	*spp.*
6	s1482	CRUSTACEA	DECAPODA	PORCELLANIDAE	*Pisidia*	*longicornis*
6	s1504	CRUSTACEA	DECAPODA	LEUCOSIIDAE	*Ebalia*	*spp.*
2	s1515	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Maja*	*squinado*
2	s1525	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Inachus*	*spp.*
2	s1529	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Macropodia*	*spp.*
2	s1535	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Eurynome*	*spp.*
2	s1539	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Pisa*	*armata*
2	s1540	CRUSTACEA	DECAPODA	MAJIDAE	*Pisa*	*tetraodon*
2	s1555	CRUSTACEA	DECAPODA	ATELECYCLIDAE	*Atelecyclus*	*rotundatus*
2	s1556	CRUSTACEA	DECAPODA	ATELECYCLIDAE	*Atelecyclus*	*undecimdentatus*
2	s1566	CRUSTACEA	DECAPODA	CANCRIDAE	*Cancer*	*pagurus*
2	s1578	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*arcuatus*
2	s1580	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*depurator*
2	s1581	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*holsatus*
2	s1582	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*marmoreus*
2	s1584	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Liocarcinus*	*pusillus*
2	s1589	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Necora*	*puber*
5	s1594	CRUSTACEA	DECAPODA	PORTUNIDAE	*Carcinus*	*maenas*
2	s1615	CRUSTACEA	DECAPODA	XANTHIDAE	*Pilumnus*	*hirtellus*
2	s1619	CRUSTACEA	DECAPODA	XANTHIDAE	*Xantho*	*incisus*
2	s1620	CRUSTACEA	DECAPODA	XANTHIDAE	*Xantho*	*pilipes*
7	s1638	CRUSTACEA	DECAPODA	PINNOTHERIDAE	*Pinnotheres*	*pisum*
7	s1641	CRUSTACEA	DECAPODA	PINNOTHERIDAE	*Asthenognathus*	*atlanticus*
9	w75	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ISCHNOCHITONIDAE	*Callochiton*	*septemvalvis*
9	w85	MOLLUSCA	NEOLORICATA	ACANTHOCHITONIDAE	*Acanthochitona*	*spp.*
4	w99	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	HALIOTIDAE	*Haliotis*	*tuberculata*
2	w105	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Emarginula*	*crassa*
2	w116	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	FISSURELLIDAE	*Diodora*	*graeca*
9	w159	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Gibbula*	*magus*
9	w163	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Gibbula*	*cineraria*
9	w167	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Jujubinus*	*spp.*
9	w182	MOLLUSCA	ARCHAEOGASTROPODA	TROCHIDAE	*Calliostoma*	*zizyphinum*
9	w224	MOLLUSCA	PATELLOGASTROPODA	LOTTIIDAE	*Tectura*	*virginea*
6	w270	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TURITELLIDAE	*Turritella*	*communis*
9	w289	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	LACUNIDAE	*Lacuna*	*pallidula*
2	w430	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	APORRHAIIDAE	*Aporrhais*	*pespelecani*
6	w436	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	*Calyptraea*	*chinensis*
6	w439	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CALYPTRAEIDAE	***Crepidula***	***fornicata***
7	w443	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	CAPULIDAE	*Capulus*	*ungaricus*
2	w459	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TRIVIIDAE	*Trivia*	*arctica*
2	w461	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	TRIVIIDAE	*Trivia*	*monacha*
2	w634	MOLLUSCA	MESOGASTROPODA	EULIMIDAE	*Melanella*	*alba*
2	w685	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	MURICIDAE	*Ocenebra*	*erinacea*
3	w708	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Buccinum*	*undatum*
3	w745	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Hinia*	*reticulata*
3	w747	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	BUCCINIDAE	*Hinia*	*incrassata*
2	w831	MOLLUSCA	NEOGASTROPODA	TURRIDAE	*Comarmondia*	*gracilis*

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce
2	w1019	MOLLUSCA	CEPHALASPIDEA	SCAPHANDRIDAE	*Scaphander*	*lignarius*
2	w1023	MOLLUSCA	CEPHALASPIDEA	SCAPHANDRIDAE	*Roxania*	*utriculus*
2	w1038	MOLLUSCA	CEPHALASPIDEA	PHILINIDAE	*Philine*	*aperta*
4	w1152	MOLLUSCA	ANASPIDEA	APLYSIIDAE	*Aplysia*	*punctata*
2	w1159	MOLLUSCA	NOTASPIDEA	PLEUROBRANCHIDAE	*Berthella*	*plumula*
2	w1243	MOLLUSCA	NUDIBRANCHIA		*Nudibranchia*	*spp.*
8	w1515b	MOLLUSCA	DENTALIIDAE	DENTALIIDAE	*Dentalium*	*novemcostatum*
8	w1519	MOLLUSCA	DENTALIIDA	DENTALIIDAE	*Antalis*	*entalis*
7	w1570	MOLLUSCA	NUCULOIDA	NUCULIDAE	*Nucula*	*nucleus*
6	w1688	MOLLUSCA	ARCOIDA	GLYCYMERIDIDAE	*Glycymeris*	*glycymeris*
6	w1695	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Mytilus*	*edulis*
6	w1696	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Mytilus*	*galloprovincialis*
6	w1700	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolus*	*adriaticus*
6	w1701	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolus*	*barbatus*
6	w1718	MOLLUSCA	MYTYLOIDA	MYTILIDAE	*Modiolarca*	*tumida*
6	w1758	MOLLUSCA	OSTREOIDA	OSTREIDAE	*Ostrea*	*edulis*
6	w1761	MOLLUSCA	OSTREOIDA	OSTREIDAE	*Crassostrea*	*gigas*
6	w1771	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Pecten*	*maximus*
6	w1773	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Aequipecten*	*opercularis*
6	w1776	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Chlamys*	*distorta*
6	w1779	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Chlamys*	*varia*
6	w1786	MOLLUSCA	OSTREOIDA	PECTINIDAE	*Palliolum*	*tigerinum*
6	w1807	MOLLUSCA	OSTREOIDA	ANOMIIDAE	*Anomia*	*ephippium*
6	w1827	MOLLUSCA	VENEROIDA	LUCINIDAE	*Myrtea*	*spinifera*
6	w1944	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Acanthocardia*	*paucicostata*
6	w1946	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Acanthocardia*	*tuberculata*
6	w1949	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Parvicardium*	*exiguum*
6	w1955	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Plagiocardium*	*papillosum*
6	w1959	MOLLUSCA	VENEROIDA	CARDIIDAE	*Laevicardium*	*crassum*
6	w1972	MOLLUSCA	VENEROIDA	MACTRIDAE	*Mactra*	*stultorum*
6	w1975	MOLLUSCA	VENEROIDA	MACTRIDAE	*Spisula*	*elliptica*
6	w1984	MOLLUSCA	VENEROIDA	MACTRIDAE	*Lutraria*	*lutraria*
6	w1999	MOLLUSCA	VENEROIDA	PHARIDAE	*Ensis*	*ensis*
6	w2001	MOLLUSCA	VENEROIDA	PHARIDAE	*Ensis*	*siliqua*
6	w2006	MOLLUSCA	VENEROIDA	PHARIDAE	*Phaxas*	*pellucidus*
6	w2011	MOLLUSCA	VENEROIDA	TELLINIDAE	*Angulus*	*squalidus*
6	w2015	MOLLUSCA	VENEROIDA	TELLINIDAE	*Arcopagia*	*crassa*
6	w2046	MOLLUSCA	VENEROIDA	PSAMMOBIIDAE	*Gari*	*depressa*
6	w2049	MOLLUSCA	VENEROIDA	PSAMMOBIIDAE	*Gari*	*tellinella*
6	w2051	MOLLUSCA	VENEROIDA	PSAMMOBIIDAE	*Gari*	*fervensis*
7	w2059	MOLLUSCA	VENEROIDA	SEMELIDAE	*Abra*	*alba*
6	w2089	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Venus*	*verrucosa*
6	w2091	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Circomphalus*	*casina*
6	w2095	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Gouldia*	*minima*
6	w2098	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Chamelea*	*gallina*
6	w2100	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Clausinella*	*fasciata*
6	w2112	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Tapes*	*aureus*
6	w2113	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Venerupis*	*rhomboides*
6	w2115	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Tapes*	*decussatus*
6	w2124	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Venerupis*	*senegalensis*
6	w2128	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Dosinia*	*lupinus*
6	w2130	MOLLUSCA	VENEROIDA	VENERIDAE	*Dosinia*	*exoleta*
6	w2157	MOLLUSCA	MYOIDA	CORBULIDAE	*Corbula*	*gibba*
6	w2166	MOLLUSCA	MYOIDA	HIATELLIDAE	*Hiatella*	*arctica*
6	w2247	MOLLUSCA	PHOLADOMYOIDA	LYONSIIDAE	*Lyonsia*	*norwegica*
6	w2251	MOLLUSCA	PHOLADOMYOIDA	PANDORIDAE	*Pandora*	*inaequivalvis*
2	w2307	MOLLUSCA	SEPIOIDEA	SEPIIDAE	*Sepia*	*officinalis*
2	w2329	MOLLUSCA	SEPIOIDEA	SEPIOLIDAE	*Sepiola*	*atlantica*
2	zb59	ECHINODERMATA	VALVATIDA	ASTERINIDAE	*Asterina*	*gibbosa*
2	zb62	ECHINODERMATA	VALVATIDA	ASTERINIDAE	*Anseropoda*	*placenta*
2	zb86	ECHINODERMATA	SPINULOSIDA	ECHINASTERIDAE	*Henricia*	*sanguinolenta*
2	zb100	ECHINODERMATA	FORCIPULATIDA	ASTERIIDAE	*Asterias*	*rubens*
2	zb104	ECHINODERMATA	FORCIPULATIDA	ASTERIIDAE	*Marthasterias*	*glacialis*
6	zb124	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIOTRICHIIDAE	*Ophiothrix*	*fragilis*
6	zb128	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIOCOMIDAE	*Ophiocomina*	*nigra*
2	zb168	ECHINODERMATA	OPHIURIDA	OPHIURIDAE	*Ophiura*	*albida*
4	zb193	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	PARECHINIDAE	*Psammechinus*	*miliaris*
4	zb198	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	ECHINIDAE	*Echinus*	*esculentus*
4	zb202	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	ECHINIDAE	*Paracentrotus*	*lividus*
4	zb208	ECHINODERMATA	ECHINOIDA	TOXOPNEUSTIDAE	*Sphaerechinus*	*granularis*
9	zb212	ECHINODERMATA	CLYPEASTEROIDEA	FIBULARIIDAE	*Echinocyamus*	*pusillus*
8	zb219	ECHINODERMATA	SPATANGOIDA	SPATANGIDAE	*Spatangus*	*purpureus*
8	zb223	ECHINODERMATA	SPATANGOIDA	LOVENIIDAE	*Echinocardium*	*cordatum*
6	zb229	ECHINODERMATA			*Holothurioidea*	*spp.*
6	zb262	ECHINODERMATA	DENDROCHIROTIDA	PHYLLOPHORIDAE	*Thyone*	*fusus*
6	zb266	ECHINODERMATA	DENDROCHIROTIDA	CUCUMARIIDAE	*Cucumariidae*	*spp.*
6	zd2	CHORDATA			*Ascidiacea*	*spp.*
6	zd83	CHORDATA	PHLEBOBRANCHIATA	ASCIDIIDAE	*Ascidiella*	*spp.*
6	zd95	CHORDATA	ENTEROGONA	ASCIDIIDAE	*Phallusia*	*mammillata*
6	zd104	CHORDATA	PLEUROGONA	STYELIDAE	*Styela*	*clava*

code troph	code Sp. Dir	Emb	Ordre	Famille	Taxon	espèce
6	zd105	CHORDATA	PLEUROGONA	STYELIDAE	*Styela*	*coriacea*
6	zd146	CHORDATA	PLEUROGONA	MOLGULIDAE	*Molgula*	*spp.*
2	zg11	CHORDATA	ANGUILLIFORMES	ANGUILLIDAE	*Anguilla*	*anguilla*
2	zg84	CHORDATA	GOBIESOCIFORMES	GOBIESOCIDAE	*Apletodon*	*dentatus*
2	zg111	CHORDATA	GADIFORMES	GADIDAE	*Ciliata*	*mustela*
2	zg239	CHORDATA	SYNGNATHIFORMES	SYNGNATIDAE	*Hippocampus*	*hippocampus*
2	zg242	CHORDATA	SYNGNATHIFORMES	SYNGNATIDAE	*Nerophis*	*lumbriciformis*
2	zg244	CHORDATA	SYNGNATHIFORMES	SYNGNATIDAE	*Syngnathus*	*spp.*
2	zg283	CHORDATA	SCORPAENIFORMES	COTTIDAE	*Taurulus*	*bubalis*
2	zg386	CHORDATA	PERCIFORMES	LABRIDAE	*Labridae*	*spp.*
2	zg444	CHORDATA	PERCIFORMES	AMMODYTIDAE	*Ammodytes*	*tobianus*
2	zg452	CHORDATA	PERCIFORMES	CALLIONYMIDAE	*Callionymus*	*lyra*
2	zg455	CHORDATA	PERCIFORMES	GOBIIDAE	*Gobiidae*	*spp.*
2	zg558	CHORDATA	PLEURONECTIFORMES	SCOPHTHALMIDAE	*Zeugopterus*	*punctatus*
2	zg588	CHORDATA	PLEURONECTIFORMES	SOLEIDAE	*Microchirus*	*variegatus*

Tableau III-2 : Description générale des modes d'alimentation caractérisant les groupes trophiques de la faune benthique en rade de Brest (Grall, 2002 ; d'après Hily et Bouteille, 1999).

Groupe trophique	Groupe trophique	Environnement	Nature	Etat	Rapport de taille
0	Inconnu				
1	Autotrophes				
2	Prédateurs	indifférent	animal	vivant	macrophage
3	Nécrophages	indifférent	animal	mort	macrophage
4	Herbivores	interface	végétal	vivant	macrophage
5	Détritivores	interface	végétal	mort	macrophage
6	Suspensivores	colonne d'eau	mixte	mixte	microphage
7	Déposivores sélectifs	interface	mixte	mixte	microphage
8	Déposivores non sélectifs	sédiment	mixte	mixte	microphage
9	Microbrouteurs	interface	mixte	vivant	microphage

Strate CG : Cailloutis et graviers du centre rade (9 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 60.6

Nt 5499

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Ophiocomina	*nigra*	1680	30.55	55.6	26.3	804.5
Balanus	*perforatus*	969	17.62	55.6	39.4	694.3
Ophiothrix	*fragilis*	1138	20.69	55.6	17.1	353.4
Crepidula	***fornicata***	828	15.06	88.9	13.5	203.0
Psammechinus	*miliaris*	182	3.31	88.9	21.5	71.0
Aequipecten	*opercularis*	92	1.67	77.8	17.8	29.8
Ocenebra	*erinacea*	51	0.93	100.0	26.5	24.6
Calyptraea	*chinensis*	81	1.47	88.9	15.8	23.3
Pilumnus	*hirtellus*	35	0.64	33.3	25.3	16.1
Pisidia	*longicornis*	30	0.55	44.4	24.6	13.4
Asterias	*rubens*	20	0.36	44.4	30.2	11.0
Clausinella	*fasciata*	25	0.45	66.7	24.1	10.9
Alcyonium	*digitatum*	12	0.22	55.6	49.0	10.7
Eurynome	*spp.*	34	0.62	77.8	16.2	10.0
Calliostoma	*zizyphinum*	18	0.33	66.7	29.4	9.6
Anomia	*ephippium*	44	0.80	55.6	11.9	9.5
Styela	*coriacea*	36	0.65	66.7	11.3	7.4
Liocarcinus	*pusillus*	15	0.27	66.7	24.2	6.6
Glycymeris	*glycymeris*	10	0.18	22.2	28.2	5.1
Hinia	*incrassata*	8	0.15	55.6	35.1	5.1
Inachus	*spp.*	22	0.40	44.4	12.6	5.0
Echinus	*esculentus*	8	0.15	33.3	34.1	5.0
Venerupis	*rhomboides*	12	0.22	55.6	18.6	4.1
Paguridae	*spp.*	17	0.31	66.7	11.8	3.7
Diodora	*graeca*	10	0.18	55.6	19.6	3.6
Apletodon	*dentatus*	8	0.15	33.3	21.6	3.1
Pecten	*maximus*	9	0.16	55.6	18.0	2.9
Porifera	*spp.*	8	0.15	88.9	20.1	2.9
Ebalia	*spp.*	7	0.13	44.4	22.7	2.9
Conilera	*cylindracea*	2	0.04	22.2	76.9	2.8
Buccinum	*undatum*	8	0.15	44.4	17.9	2.6
Ciliata	*mustela*	2	0.04	11.1	66.8	2.4
Ascidiella	*spp.*	15	0.27	33.3	8.5	2.3
Gibbula	*cineraria*	6	0.11	22.2	15.5	1.7
Nudibranchia	*spp.*	3	0.05	22.2	25.0	1.4
Trivia	*arctica*	1	0.02	11.1	54.6	1.0
Xantho	*incisus*	1	0.02	11.1	54.6	1.0
Galathea	*spp.*	4	0.07	33.3	12.6	0.9
Aureliania	*heterocera*	1	0.02	11.1	44.4	0.8
Chlamys	*varia*	4	0.07	33.3	10.7	0.8
Gouldia	*minima*	3	0.05	22.2	14.1	0.8
Lacuna	*pallidula*	3	0.05	22.2	11.7	0.6
Chlamys	*distorta*	3	0.05	22.2	11.2	0.6
Gari	*tellinella*	2	0.04	11.1	14.7	0.5
Modiolus	*barbatus*	2	0.04	22.2	11.6	0.4
Phallusia	*mammillata*	3	0.05	22.2	7.6	0.4
Marthasterias	*glacialis*	1	0.02	11.1	21.4	0.4
Anseropoda	*placenta*	2	0.04	22.2	9.6	0.3
Hexacorallia	*spp.*	2	0.04	11.1	8.9	0.3
Liocarcinus	*depurator*	1	0.02	11.1	16.9	0.3
Macropodia	*spp.*	2	0.04	22.2	7.9	0.3
Plagiocardium	*papillosum*	2	0.04	22.2	7.5	0.3
Turritella	*communis*	3	0.05	11.1	5.0	0.3
Ostrea	*edulis*	1	0.02	11.1	14.2	0.3
Gibbula	*magus*	2	0.04	22.2	6.0	0.2
Labridae	*spp.*	1	0.02	11.1	10.3	0.2
Hinia	*reticulata*	2	0.04	22.2	4.8	0.2
Hiatella	*arctica*	1	0.02	11.1	9.0	0.2
Styela	*clava*	1	0.02	11.1	8.0	0.1
Venus	*verrucosa*	1	0.02	11.1	5.8	0.1
Callionymus	*lyra*	1	0.02	11.1	5.7	0.1
Ophiura	*albida*	1	0.02	11.1	5.5	0.1
Hermonia	*hystrix*	1	0.02	11.1	5.0	0.1
Acanthochitona	*spp.*	1	0.02	11.1	4.6	0.1
Liocarcinus	*arcuatus*	1	0.02	11.1	3.6	0.1

Bt 6366.45

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	2230.03	35.03	88.9	13.5	472.2
Balanus	*perforatus*	721.42	11.33	55.6	39.4	446.5
Ophiocomina	*nigra*	508.85	7.99	55.6	26.3	210.5
Glycymeris	*glycymeris*	434.77	6.83	22.2	28.2	192.6
Ophiothrix	*fragilis*	642.6	10.09	55.6	17.1	172.4
Pecten	*maximus*	600.91	9.44	55.6	18.0	169.8
Aequipecten	*opercularis*	480	7.54	77.8	17.8	134.4
Echinus	*esculentus*	162.45	2.55	33.3	34.1	87.1
Psammechinus	*miliaris*	139.3	2.19	88.9	21.5	47.0
Porifera	*spp.*	94.68	1.49	88.9	20.1	29.8
Buccinum	*undatum*	84.35	1.32	44.4	17.9	23.7
Ocenebra	*erinacea*	52.46	0.82	100.0	26.5	21.8
Asterias	*rubens*	35.17	0.55	44.4	30.2	16.7
Clausinella	*fasciata*	33.88	0.53	66.7	24.1	12.8
Marthasterias	*glacialis*	25	0.39	11.1	21.4	8.4
Calliostoma	*zizyphinum*	17.97	0.28	66.7	29.4	8.3
Pilumnus	*hirtellus*	12.23	0.19	33.3	25.3	4.9
Alcyonium	*digitatum*	5.37	0.08	55.6	49.0	4.1
Xantho	*incisus*	4.48	0.07	11.1	54.6	3.8
Venerupis	*rhomboides*	5.24	0.08	55.6	18.6	1.5
Styela	*coriacea*	8.21	0.13	66.7	11.3	1.5
Calyptraea	*chinensis*	5.77	0.09	88.9	15.8	1.4
Eurynome	*spp.*	4.7	0.07	77.8	16.2	1.2
Ciliata	*mustela*	1	0.02	11.1	66.8	1.0
Liocarcinus	*pusillus*	2.74	0.04	66.7	24.2	1.0
Paguridae	*spp.*	5.57	0.09	66.7	11.8	1.0
Pisidia	*longicornis*	2.46	0.04	44.4	24.6	1.0
Ebalia	*spp.*	2.39	0.04	44.4	22.7	0.9
Inachus	*spp.*	4.05	0.06	44.4	12.6	0.8
Hinia	*incrassata*	1.21	0.02	55.6	35.1	0.7
Diodora	*graeca*	2.03	0.03	55.6	19.6	0.6
Lacuna	*pallidula*	2.75	0.04	22.2	11.7	0.5
Anomia	*ephippium*	2.54	0.04	55.6	11.9	0.5
Chlamys	*distorta*	2.48	0.04	22.2	11.2	0.4
Nudibranchia	*spp.*	0.99	0.02	22.2	25.0	0.4
Gibbula	*cineraria*	1.51	0.02	22.2	15.5	0.4
Gibbula	*magus*	3.86	0.06	22.2	6.0	0.4
Anseropoda	*placenta*	2.01	0.03	22.2	9.6	0.3
Ostrea	*edulis*	1.2	0.02	11.1	14.2	0.3
Ascidiella	*spp.*	1.91	0.03	33.3	8.5	0.3
Trivia	*arctica*	0.26	0.00	11.1	54.6	0.2
Apletodon	*dentatus*	0.59	0.01	33.3	21.6	0.2
Venus	*verrucosa*	2.15	0.03	11.1	5.8	0.2
Hinia	*reticulata*	2.37	0.04	22.2	4.8	0.2
Hexacorallia	*spp.*	1.2	0.02	11.1	8.9	0.2
Gari	*tellinella*	0.71	0.01	11.1	14.7	0.2
Plagiocardium	*papillosum*	1.37	0.02	22.2	7.5	0.2
Gouldia	*minima*	0.72	0.01	22.2	14.1	0.2
Labridae	*spp.*	0.91	0.01	11.1	10.3	0.1
Chlamys	*varia*	0.68	0.01	33.3	10.7	0.1
Galathea	*spp.*	0.57	0.01	33.3	12.6	0.1
Liocarcinus	*depurator*	0.42	0.01	11.1	16.9	0.1
Turritella	*communis*	1.15	0.02	11.1	5.0	0.1
Conilera	*cylindracea*	0.07	0.00	22.2	76.9	0.1
Modiolus	*barbatus*	0.41	0.01	22.2	11.6	0.1
Phallusia	*mammillata*	0.61	0.01	22.2	7.6	0.1
Aureliania	*heterocera*	0.07	0.00	11.1	44.4	0.0
Macropodia	*spp.*	0.31	0.00	22.2	7.9	0.0
Styela	*clava*	0.26	0.00	11.1	8.0	0.0
Hermonia	*hystrix*	0.4	0.01	11.1	5.0	0.0
Callionymus	*lyra*	0.3	0.00	11.1	5.7	0.0
Hiatella	*arctica*	0.18	0.00	11.1	9.0	0.0
Ophiura	*albida*	0.1	0.00	11.1	5.5	0.0
Liocarcinus	*arcuatus*	0.06	0.00	11.1	3.6	0.0
Acanthochitona	*spp.*	0.04	0.00	11.1	4.6	0.0

Strate GS : sédiments grossiers (sables et graviers) et cailloutis (9 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 45.1

Nt 3267

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Ophiocomina	*nigra*	838	25.65	66.7	31.6	810.6
Ophiothrix	*fragilis*	939	28.74	77.8	23.9	687.1
Aequipecten	*opercularis*	178	5.45	88.9	20.4	111.0
Molgula	*spp.*	76	2.33	66.7	36.6	85.1
Styela	*coriacea*	196	6.00	77.8	13.2	79.4
Psammechinus	*miliaris*	111	3.40	88.9	21.5	72.9
Crepidula	***fornicata***	175	5.36	88.9	13.5	72.2
Phallusia	*mammillata*	114	3.49	44.4	15.2	53.0
Eurynome	*spp.*	70	2.14	88.9	18.5	39.6
Calyptraea	*chinensis*	72	2.20	88.9	15.8	34.8
Venerupis	*rhomboides*	34	1.04	77.8	26.1	27.1
Anomia	*ephippium*	45	1.38	77.8	16.6	22.9
Clausinella	*fasciata*	31	0.95	66.7	24.1	22.8
Plagiocardium	*papillosum*	24	0.73	77.8	26.4	19.4
Alentia	*gelatinosa*	5	0.15	11.1	100.0	15.3
Anseropoda	*placenta*	17	0.52	66.7	28.7	14.9
Hinia	*reticulata*	49	1.50	44.4	9.5	14.3
Inachus	*spp.*	27	0.83	55.6	15.7	13.0
Pisidia	*longicornis*	20	0.61	33.3	18.5	11.3
Hermonia	*hystrix*	11	0.34	55.6	24.8	8.3
Lyonsia	*norwegica*	11	0.34	55.6	24.0	8.1
Marthasterias	*glacialis*	4	0.12	33.3	64.2	7.9
Pilumnus	*hirtellus*	12	0.37	22.2	16.8	6.2
Calliostoma	*zizyphinum*	7	0.21	55.6	24.5	5.3
Paguridae	*spp.*	16	0.49	55.6	9.9	4.8
Chlamys	*distorta*	7	0.21	44.4	22.4	4.8
Ophiura	*albida*	9	0.28	33.3	16.5	4.6
Pecten	*maximus*	10	0.31	44.4	14.4	4.4
Ascidiacea	*spp.*	5	0.15	22.2	28.7	4.4
Laevicardium	*crassum*	5	0.15	22.2	26.8	4.1
Gari	*depressa*	2	0.06	11.1	64.8	4.0
Diodora	*graeca*	8	0.24	44.4	15.7	3.8
Turritella	*communis*	6	0.18	44.4	19.8	3.6
Ascidiella	*spp.*	10	0.31	44.4	11.3	3.5
Chamelea	*gallina*	5	0.15	33.3	22.5	3.4
Balanus	*perforatus*	7	0.21	22.2	15.8	3.4
Hexacorallia	*spp.*	4	0.12	33.3	26.6	3.3
Ocenebra	*erinacea*	9	0.28	44.4	11.8	3.2
Arcopagia	*crassa*	1	0.03	11.1	100.0	3.1
Aureliania	*heterocera*	2	0.06	11.1	44.4	2.7
Macropodia	*spp.*	7	0.21	33.3	11.8	2.5
Antalis	*entalis*	1	0.03	11.1	76.9	2.4
Asterias	*rubens*	3	0.09	33.3	22.7	2.1
Liocarcinus	*depurator*	2	0.06	22.2	33.9	2.1
Porifera	*spp.*	5	0.15	55.6	12.5	1.9
Echinocyamus	*pusillus*	1	0.03	11.1	62.5	1.9
Asterina	*gibbosa*	1	0.03	11.1	62.0	1.9
Gari	*tellinella*	2	0.06	22.2	29.5	1.8
Glycymeris	*glycymeris*	2	0.06	22.2	28.2	1.7
Platyhelminthes	*spp.*	1	0.03	11.1	55.0	1.7
Buccinum	*undatum*	4	0.12	33.3	13.4	1.6
Ebalia	*spp.*	3	0.09	33.3	17.0	1.6
Palliolum	*tigerinum*	1	0.03	11.1	50.2	1.5
Liocarcinus	*arcuatus*	13	0.40	11.1	3.6	1.4
Galathea	*spp.*	5	0.15	22.2	8.4	1.3
Parvicardium	*exiguum*	5	0.15	11.1	7.6	1.2
Dentalium	*novemcostatum*	2	0.06	11.1	17.7	1.1
Echinus	*esculentus*	3	0.09	11.1	11.4	1.0
Chlamys	*varia*	3	0.09	33.3	10.7	1.0
Semibalanus	*balanoides*	2	0.06	11.1	14.7	0.9
Phaxas	*pellucidus*	1	0.03	11.1	29.3	0.9
Modiolarca	*tumida*	3	0.09	11.1	9.2	0.8
Gobiidae	*spp.*	3	0.09	22.2	9.2	0.8
Thyone	*fusus*	2	0.06	22.2	13.2	0.8
Caridea	*spp.*	3	0.09	11.1	8.5	0.8
Callionymus	*lyra*	2	0.06	22.2	11.3	0.7
Dosinia	*exoleta*	1	0.03	11.1	22.4	0.7
Liocarcinus	*pusillus*	2	0.06	22.2	8.1	0.5
Modiolus	*adriaticus*	1	0.03	11.1	15.7	0.5
Abra	*alba*	1	0.03	11.1	13.0	0.4
Chaetopterus	*variopedatus*	1	0.03	11.1	11.4	0.3
Labridae	*spp.*	1	0.03	11.1	10.3	0.3
Alcyonium	*digitatum*	1	0.03	11.1	9.8	0.3
Styela	*clava*	1	0.03	11.1	8.0	0.2
Apletodon	*dentatus*	1	0.03	11.1	7.2	0.2
Gouldia	*minima*	1	0.03	11.1	7.0	0.2
Venus	*verrucosa*	1	0.03	11.1	5.8	0.2
Lacuna	*pallidula*	1	0.03	11.1	5.8	0.2
Acanthochitona	*spp.*	1	0.03	11.1	4.6	0.1
Gibbula	*magus*	1	0.03	11.1	3.0	0.1

Bt 2931.79

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Aequipecten	*opercularis*	838.44	28.60	88.9	20.4	582.5
Marthasterias	*glacialis*	197.05	6.72	33.3	64.2	431.8
Ophiothrix	*fragilis*	445.09	15.18	77.8	23.9	362.9
Ophiocomina	*nigra*	208.7	7.12	66.7	31.6	224.9
Pecten	*maximus*	285.36	9.73	44.4	14.4	140.1
Crepidula	***fornicata***	267.87	9.14	88.9	13.5	123.2
Glycymeris	*glycymeris*	73.84	2.52	22.2	28.2	71.0
Molgula	*spp.*	49.66	1.69	66.7	36.6	61.9
Psammechinus	*miliaris*	52.34	1.79	88.9	21.5	38.3
Buccinum	*undatum*	78.57	2.68	33.3	13.4	35.9
Clausinella	*fasciata*	35.18	1.20	66.7	24.1	28.9
Echinus	*esculentus*	59	2.01	11.1	11.4	22.9
Styela	*coriacea*	50.27	1.71	77.8	13.2	22.7
Anseropoda	*placenta*	20.54	0.70	66.7	28.7	20.1
Hinia	*reticulata*	58.21	1.99	44.4	9.5	18.9
Phallusia	*mammillata*	29.75	1.01	44.4	15.2	15.4
Venerupis	*rhomboides*	17.13	0.58	77.8	26.1	15.2
Plagiocardium	*papillosum*	11.7	0.40	77.8	26.4	10.5
Eurynome	*spp.*	11.71	0.40	88.9	18.5	7.4
Porifera	*spp.*	16.1	0.55	55.6	12.5	6.9
Calliostoma	*zizyphinum*	7.78	0.27	55.6	24.5	6.5
Turritella	*communis*	8.54	0.29	44.4	19.8	5.8
Chlamys	*distorta*	4.91	0.17	44.4	22.4	3.7
Ocenebra	*erinacea*	9.3	0.32	44.4	11.8	3.7
Laevicardium	*crassum*	4	0.14	22.2	26.8	3.7
Inachus	*spp.*	6.7	0.23	55.6	15.7	3.6
Balanus	*perforatus*	6.51	0.22	22.2	15.8	3.5
Pilumnus	*hirtellus*	5.97	0.20	22.2	16.8	3.4
Hermonia	*hystrix*	3.97	0.14	55.6	24.8	3.4
Asterias	*rubens*	4.19	0.14	33.3	22.7	3.2
Lyonsia	*norwegica*	3.84	0.13	55.6	24.0	3.1
Venus	*verrucosa*	15.04	0.51	11.1	5.8	3.0
Arcopagia	*crassa*	0.8	0.03	11.1	100.0	2.7
Calyptraea	*chinensis*	4.46	0.15	88.9	15.8	2.4
Palliolum	*tigerinum*	1.31	0.04	11.1	50.2	2.2
Chamelea	*gallina*	2.69	0.09	33.3	22.5	2.1
Alentia	*gelatinosa*	0.6	0.02	11.1	100.0	2.0
Anomia	*ephippium*	3.08	0.11	77.8	16.6	1.7
Liocarcinus	*depurator*	1.36	0.05	22.2	33.9	1.6
Gari	*depressa*	0.7	0.02	11.1	64.8	1.5
Pisidia	*longicornis*	2.08	0.07	33.3	18.5	1.3
Chaetopterus	*variopedatus*	3.3	0.11	11.1	11.4	1.3
Antalis	*entalis*	0.4	0.01	11.1	76.9	1.0
Ebalia	*spp.*	1.65	0.06	33.3	17.0	1.0
Diodora	*graeca*	1.3	0.04	44.4	15.7	0.7
Dentalium	*novemcostatum*	1.11	0.04	11.1	17.7	0.7
Hexacorallia	*spp.*	0.64	0.02	33.3	26.6	0.6
Aureliania	*heterocera*	0.36	0.01	11.1	44.4	0.5
Chlamys	*varia*	1.48	0.05	33.3	10.7	0.5
Paguridae	*spp.*	1.53	0.05	55.6	9.9	0.5
Liocarcinus	*arcuatus*	3.88	0.13	11.1	3.6	0.5
Parvicardium	*exiguum*	1.8	0.06	11.1	7.6	0.5
Ascidiella	*spp.*	1.2	0.04	44.4	11.3	0.5
Gari	*tellinella*	0.45	0.02	22.2	29.5	0.5
Ophiura	*albida*	0.72	0.02	33.3	16.5	0.4
Ascidiacea	*spp.*	0.33	0.01	22.2	28.7	0.3
Asterina	*gibbosa*	0.15	0.01	11.1	62.0	0.3
Echinocyamus	*pusillus*	0.12	0.00	11.1	62.5	0.3
Dosinia	*exoleta*	0.32	0.01	11.1	22.4	0.2
Thyone	*fusus*	0.51	0.02	22.2	13.2	0.2
Liocarcinus	*pusillus*	0.75	0.03	22.2	8.1	0.2
Alcyonium	*digitatum*	0.54	0.02	11.1	9.8	0.2
Semibalanus	*balanoides*	0.33	0.01	11.1	14.7	0.2
Lacuna	*pallidula*	0.79	0.03	11.1	5.8	0.2
Macropodia	*spp.*	0.34	0.01	33.3	11.8	0.1
Callionymus	*lyra*	0.34	0.01	22.2	11.3	0.1
Galathea	*spp.*	0.4	0.01	22.2	8.4	0.1
Gobiidae	*spp.*	0.34	0.01	22.2	9.2	0.1
Styela	*clava*	0.36	0.01	11.1	8.0	0.1
Gouldia	*minima*	0.4	0.01	11.1	7.0	0.1
Platyhelminthes	*spp.*	0.05	0.00	11.1	55.0	0.1
Modiolus	*adriaticus*	0.16	0.01	11.1	15.7	0.1
Modiolarca	*tumida*	0.25	0.01	11.1	9.2	0.1
Caridea	*spp.*	0.25	0.01	11.1	8.5	0.1
Labridae	*spp.*	0.17	0.01	11.1	10.3	0.1
Phaxas	*pellucidus*	0.06	0.00	11.1	29.3	0.1
Gibbula	*magus*	0.32	0.01	11.1	3.0	0.0
Abra	*alba*	0.07	0.00	11.1	13.0	0.0
Acanthochitona	*spp.*	0.18	0.01	11.1	4.6	0.0
Apletodon	*dentatus*	0.1	0.00	11.1	7.2	0.0

Strate GV : sédiments grossiers (sables et graviers) envasés et cailloutis (5 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 22.7

Nt 2090

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Ophiothrix	*fragilis*	1049	50.19	40.0	12.3	617.1
Ophiocomina	*nigra*	244	11.67	40.0	19.0	221.4
Styela	*coriacea*	156	7.46	100.0	17.0	127.0
Liocarcinus	*arcuatus*	93	4.45	40.0	13.1	58.2
Hinia	*reticulata*	66	3.16	60.0	12.9	40.6
Calyptraea	*chinensis*	39	1.87	100.0	17.8	33.2
Caridea	*spp.*	18	0.86	40.0	30.7	26.5
Ascidiella	*spp.*	36	1.72	60.0	15.3	26.3
Galathea	*spp.*	36	1.72	40.0	15.1	26.0
Crepidula	***fornicata***	32	1.53	100.0	15.2	23.2
Semibalanus	*balanoides*	15	0.72	20.0	26.5	19.0
Venerupis	*rhomboides*	29	1.39	40.0	13.4	18.6
Paguridae	*spp.*	18	0.86	100.0	17.7	15.3
Lyonsia	*norwegica*	18	0.86	40.0	17.3	14.9
Psammechinus	*miliaris*	21	1.00	60.0	14.5	14.6
Labridae	*spp.*	8	0.38	40.0	37.3	14.3
Syngnathus	*spp.*	4	0.19	60.0	61.9	11.8
Aequipecten	*opercularis*	17	0.81	60.0	13.7	11.2
Anseropoda	*placenta*	13	0.62	40.0	17.2	10.7
Gobiidae	*spp.*	13	0.62	40.0	16.6	10.3
Gibbula	*magus*	13	0.62	60.0	16.2	10.1
Anomia	*ephippium*	16	0.77	60.0	12.8	9.8
Clausinella	*fasciata*	13	0.62	40.0	14.4	9.0
Liocarcinus	*marmoreus*	2	0.10	20.0	82.9	7.9
Gibbula	*cineraria*	11	0.53	20.0	14.0	7.3
Taurulus	*bubalis*	3	0.14	20.0	49.5	7.1
Phallusia	*mammillata*	10	0.48	40.0	13.7	6.5
Pecten	*maximus*	7	0.33	60.0	19.4	6.5
Macropodia	*spp.*	6	0.29	60.0	21.2	6.1
Gouldia	*minima*	5	0.24	40.0	25.3	6.1
Nucula	*nucleus*	4	0.19	60.0	30.6	5.9
Plagiocardium	*papillosum*	6	0.29	60.0	20.4	5.8
Jujubinus	*spp.*	2	0.10	40.0	55.9	5.4
Thyone	*fusus*	4	0.19	40.0	23.8	4.6
Eurynome	*spp.*	11	0.53	40.0	8.3	4.4
Liocarcinus	*pusillus*	6	0.29	40.0	14.5	4.2
Styela	*clava*	3	0.14	40.0	28.7	4.1
Lacuna	*pallidula*	4	0.19	40.0	21.0	4.0
Circomphalus	*casina*	1	0.05	20.0	83.9	4.0
Chaetopterus	*variopedatus*	2	0.10	40.0	41.0	3.9
Pisa	*tetraodon*	1	0.05	20.0	80.8	3.9
Necora	*puber*	1	0.05	20.0	71.2	3.4
Pandora	*inaequivalvis*	1	0.05	20.0	61.2	2.9
Turritella	*communis*	3	0.14	40.0	17.9	2.6
Philine	*aperta*	1	0.05	20.0	47.5	2.3
Parvicardium	*exiguum*	3	0.14	20.0	13.6	2.0
Asterias	*rubens*	3	0.14	20.0	13.6	2.0
Porifera	*spp.*	3	0.14	60.0	13.5	1.9
Hexacorallia	*spp.*	2	0.10	20.0	15.9	1.5
Modiolus	*adriaticus*	1	0.05	20.0	28.2	1.3
Anemonia	*viridis*	1	0.05	20.0	27.1	1.3
Gari	*tellinella*	1	0.05	20.0	26.5	1.3
Abra	*alba*	1	0.05	20.0	23.4	1.1
Nudibranchia	*spp.*	1	0.05	20.0	22.5	1.1
Ocenebra	*erinacea*	2	0.10	40.0	10.6	1.0
Echinus	*esculentus*	1	0.05	20.0	20.5	1.0
Calliostoma	*zizyphinum*	2	0.10	20.0	8.8	0.8
Modiolarca	*tumida*	1	0.05	20.0	16.6	0.8
Hiatella	*arctica*	1	0.05	20.0	16.2	0.8
Balanus	*perforatus*	1	0.05	20.0	14.2	0.7
Apletodon	*dentatus*	1	0.05	20.0	13.0	0.6
Ebalia	*spp.*	1	0.05	20.0	10.2	0.5
Ophiura	*albida*	1	0.05	20.0	9.9	0.5
Acanthochitona	*spp.*	1	0.05	20.0	8.3	0.4
Inachus	*spp.*	1	0.05	20.0	5.7	0.3

Bt 1404.24

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Ophiothrix	*fragilis*	575.8	41.00	40.0	12.3	504.1
Pecten	*maximus*	118.98	8.47	60.0	19.4	164.6
Aequipecten	*opercularis*	105.25	7.50	60.0	13.7	103.0
Crepidula	***fornicata***	77.2	5.50	100.0	15.2	83.4
Hinia	*reticulata*	86.44	6.16	60.0	12.9	79.2
Ophiocomina	*nigra*	57.6	4.10	40.0	19.0	77.8
Echinus	*esculentus*	45	3.20	20.0	20.5	65.6
Gibbula	*magus*	40.45	2.88	60.0	16.2	46.6
Styela	*coriacea*	36.24	2.58	100.0	17.0	43.9
Liocarcinus	*arcuatus*	43.74	3.11	40.0	13.1	40.8
Porifera	*spp.*	37.97	2.70	60.0	13.5	36.6
Psammechinus	*miliaris*	21.63	1.54	60.0	14.5	22.3
Venerupis	*rhomboides*	21.9	1.56	40.0	13.4	20.9
Chaetopterus	*variopedatus*	6.6	0.47	40.0	41.0	19.2
Pisa	*tetraodon*	3.1	0.22	20.0	80.8	17.8
Clausinella	*fasciata*	16.32	1.16	40.0	14.4	16.8
Necora	*puber*	2.87	0.20	20.0	71.2	14.6
Labridae	*spp.*	5.23	0.37	40.0	37.3	13.9
Syngnathus	*spp.*	2.87	0.20	60.0	61.9	12.6
Taurulus	*bubalis*	2.92	0.21	20.0	49.5	10.3
Asterias	*rubens*	10.3	0.73	20.0	13.6	10.0
Lyonsia	*norwegica*	8.03	0.57	40.0	17.3	9.9
Anseropoda	*placenta*	7.83	0.56	40.0	17.2	9.6
Gibbula	*cineraria*	6.65	0.47	20.0	14.0	6.6
Ascidiella	*spp.*	5.94	0.42	60.0	15.3	6.5
Gobiidae	*spp.*	4.57	0.33	40.0	16.6	5.4
Ocenebra	*erinacea*	6.95	0.49	40.0	10.6	5.2
Lacuna	*pallidula*	3.45	0.25	40.0	21.0	5.2
Liocarcinus	*marmoreus*	0.85	0.06	20.0	82.9	5.0
Nucula	*nucleus*	2.17	0.15	60.0	30.6	4.7
Galathea	*spp.*	4.18	0.30	40.0	15.1	4.5
Plagiocardium	*papillosum*	3.08	0.22	60.0	20.4	4.5
Semibalanus	*balanoides*	2.3	0.16	20.0	26.5	4.3
Calyptraea	*chinensis*	3.3	0.24	100.0	17.8	4.2
Turritella	*communis*	3.05	0.22	40.0	17.9	3.9
Jujubinus	*spp.*	0.85	0.06	40.0	55.9	3.4
Gouldia	*minima*	1.83	0.13	40.0	25.3	3.3
Caridea	*spp.*	1.24	0.09	40.0	30.7	2.7
Paguridae	*spp.*	1.81	0.13	100.0	17.7	2.3
Circomphalus	*casina*	0.35	0.02	20.0	83.9	2.1
Gari	*tellinella*	1.02	0.07	20.0	26.5	1.9
Phallusia	*mammillata*	1.93	0.14	40.0	13.7	1.9
Liocarcinus	*pusillus*	1.76	0.13	40.0	14.5	1.8
Anomia	*ephippium*	1.89	0.13	60.0	12.8	1.7
Thyone	*fusus*	0.94	0.07	40.0	23.8	1.6
Parvicardium	*exiguum*	1.41	0.10	20.0	13.6	1.4
Eurynome	*spp.*	1.85	0.13	40.0	8.3	1.1
Acanthochitona	*spp.*	1.65	0.12	20.0	8.3	1.0
Styela	*clava*	0.46	0.03	40.0	28.7	0.9
Calliostoma	*zizyphinum*	1.4	0.10	20.0	8.8	0.9
Ebalia	*spp.*	1	0.07	20.0	10.2	0.7
Philine	*aperta*	0.2	0.01	20.0	47.5	0.7
Macropodia	*spp.*	0.39	0.03	60.0	21.2	0.6
Pandora	*inaequivalvis*	0.13	0.01	20.0	61.2	0.6
Anemonia	*viridis*	0.25	0.02	20.0	27.1	0.5
Modiolus	*adriaticus*	0.2	0.01	20.0	28.2	0.4
Hexacorallia	*spp.*	0.25	0.02	20.0	15.9	0.3
Balanus	*perforatus*	0.27	0.02	20.0	14.2	0.3
Nudibranchia	*spp.*	0.07	0.00	20.0	22.5	0.1
Ophiura	*albida*	0.1	0.01	20.0	9.9	0.1
Hiatella	*arctica*	0.05	0.00	20.0	16.2	0.1
Apletodon	*dentatus*	0.05	0.00	20.0	13.0	0.0
Modiolarca	*tumida*	0.03	0.00	20.0	16.6	0.0
Abra	*alba*	0.02	0.00	20.0	23.4	0.0
Inachus	*spp.*	0.08	0.01	20.0	5.7	0.0

Strate SA : sables au sens large (grossiers, moyens, fins, hétérogènes ou envasés) (30 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 177.1

Nt 46284

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	36354	78.55	96.7	14.7	1151.4
Styela	*coriacea*	1543	3.33	96.7	16.4	54.8
Calyptraea	*chinensis*	934	2.02	86.7	15.4	31.1
Ophiura	*albida*	451	0.97	60.0	29.8	29.0
Hinia	*reticulata*	794	1.72	76.7	16.4	28.2
Ophiothrix	*fragilis*	530	1.15	70.0	21.5	24.6
Aequipecten	*opercularis*	422	0.91	83.3	19.1	17.4
Eurynome	*spp.*	415	0.90	93.3	19.4	17.4
Ophiocomina	*nigra*	619	1.34	26.7	12.6	16.9
Gibbula	*magus*	445	0.96	56.7	15.3	14.7
Psammechinus	*miliaris*	376	0.81	66.7	16.1	13.1
Molgula	*spp.*	178	0.38	46.7	25.6	9.8
Chamelea	*gallina*	145	0.31	43.3	29.2	9.1
Anomia	*ephippium*	219	0.47	83.3	17.8	8.4
Paguridae	*spp.*	262	0.57	76.7	13.6	7.7
Phallusia	*mammillata*	147	0.32	70.0	23.9	7.6
Ascidiella	*spp.*	209	0.45	63.3	16.1	7.3
Laevicardium	*crassum*	58	0.13	40.0	48.2	6.0
Inachus	*spp.*	113	0.24	80.0	22.6	5.5
Venerupis	*rhomboides*	112	0.24	63.3	21.2	5.1
Spisula	*elliptica*	43	0.09	16.7	53.2	4.9
Buccinum	*undatum*	77	0.17	73.3	29.5	4.9
Lyonsia	*norwegica*	81	0.18	60.0	25.9	4.5
Asterias	*rubens*	85	0.18	33.3	22.7	4.2
Lanice	*conchilega*	19	0.04	10.0	100.0	4.1
Plagiocardium	*papillosum*	87	0.19	63.3	21.5	4.0
Clausinella	*fasciata*	86	0.19	60.0	21.7	4.0
Turritella	*communis*	66	0.14	56.7	25.3	3.6
Tapes	*aureus*	90	0.19	20.0	17.6	3.4
Glycymeris	*glycymeris*	61	0.13	20.0	25.4	3.3
Anseropoda	*placenta*	82	0.18	43.3	18.6	3.3
Hermonia	*hystrix*	55	0.12	50.0	22.3	2.7
Gouldia	*minima*	38	0.08	46.7	29.5	2.4
Chlamys	*distorta*	47	0.10	46.7	23.5	2.4
Aporrhais	*pespelecani*	36	0.08	30.0	28.0	2.2
Ocenebra	*erinacea*	60	0.13	63.3	16.8	2.2
Pecten	*maximus*	47	0.10	63.3	20.5	2.1
Diodora	*graeca*	38	0.08	46.7	16.5	1.4
Callionymus	*lyra*	30	0.06	40.0	20.4	1.3
Atelecyclus	*rotundatus*	6	0.01	16.7	100.0	1.3
Venus	*verrucosa*	37	0.08	30.0	15.8	1.3
Ensis	*ensis*	7	0.02	13.3	83.1	1.3
Acanthocardia	*paucicostata*	20	0.04	10.0	29.0	1.3
Macropodia	*spp.*	49	0.11	33.3	11.8	1.2
Lacuna	*pallidula*	22	0.05	46.7	24.5	1.2
Acanthochitona	*spp.*	37	0.08	33.3	13.9	1.1
Liocarcinus	*arcuatus*	50	0.11	30.0	9.8	1.1
Ascidiacea	*spp.*	16	0.03	23.3	30.1	1.0
Chlamys	*varia*	37	0.08	40.0	12.9	1.0
Pisidia	*longicornis*	22	0.05	36.7	20.3	1.0
Gari	*fervensis*	10	0.02	16.7	41.2	0.9
Alcyonium	*digitatum*	15	0.03	30.0	26.4	0.9
Liocarcinus	*pusillus*	27	0.06	40.0	14.5	0.8
Hiatella	*arctica*	18	0.04	26.7	21.6	0.8
Nucula	*nucleus*	21	0.05	33.3	17.0	0.8
Thyone	*fusus*	30	0.06	20.0	11.9	0.8
Calliostoma	*zizyphinum*	20	0.04	40.0	17.6	0.8
Ebalia	*spp.*	17	0.04	40.0	20.4	0.8
Comarmondia	*gracilis*	4	0.01	13.3	83.1	0.7
Phaxas	*pellucidus*	9	0.02	13.3	35.1	0.7
Galathea	*spp.*	48	0.10	16.7	6.3	0.7
Aplysia	*punctata*	13	0.03	13.3	22.5	0.6
Parvicardium	*exiguum*	18	0.04	23.3	15.9	0.6
Pandora	*inaequivalvis*	9	0.02	10.0	30.6	0.6
Liocarcinus	*depurator*	9	0.02	20.0	30.5	0.6
Abra	*alba*	14	0.03	16.7	19.5	0.6
Hinia	*incrassata*	18	0.04	23.3	14.8	0.6
Berthella	*plumula*	6	0.01	20.0	43.1	0.6
Gobiidae	*spp.*	21	0.05	26.7	11.0	0.5
Owenia	*fusiformis*	2	0.00	3.3	100.0	0.4
Scalpellum	*scalpellum*	2	0.00	3.3	100.0	0.4
Zeugopterus	*punctatus*	2	0.00	6.7	100.0	0.4
Porifera	*spp.*	16	0.03	53.3	12.0	0.4
Hexacorallia	*spp.*	13	0.03	16.7	13.3	0.4
Modiolarca	*tumida*	12	0.03	16.7	13.9	0.4
Lutraria	*lutraria*	2	0.00	6.7	82.6	0.4
Dosinia	*exoleta*	6	0.01	13.3	26.9	0.3
Nudibranchia	*spp.*	8	0.02	16.7	18.7	0.3
Calliactis	*parasitica*	4	0.01	13.3	32.9	0.3
Dentalium	*novemcostatum*	6	0.01	13.3	21.3	0.3
Angulus	*squalidus*	2	0.00	6.7	55.2	0.2
Chaetopterus	*variopedatus*	8	0.02	13.3	13.7	0.2
Gari	*tellinella*	8	0.02	10.0	13.3	0.2
Ammodytes	*tobianus*	1	0.00	3.3	100.0	0.2
Cancer	*pagurus*	1	0.00	3.3	100.0	0.2
Mactra	*stultorum*	1	0.00	3.3	100.0	0.2
Maja	*squinado*	1	0.00	3.3	100.0	0.2

Bt 104045.633

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	91695.19	88.13	96.7	14.7	1291.9
Glycymeris	*glycymeris*	2038.2	1.96	20.0	25.4	49.7
Pecten	*maximus*	1949.36	1.87	63.3	20.5	38.4
Asterias	*rubens*	1415.49	1.36	33.3	22.7	30.8
Buccinum	*undatum*	789.98	0.76	73.3	29.5	22.4
Laevicardium	*crassum*	353.43	0.34	40.0	48.2	16.4
Hinia	*reticulata*	917.35	0.88	76.7	16.4	14.5
Aequipecten	*opercularis*	725.2	0.70	83.3	19.1	13.3
Cancer	*pagurus*	90	0.09	3.3	100.0	8.7
Atelecyclus	*rotundatus*	64.35	0.06	16.7	100.0	6.2
Gibbula	*magus*	395.26	0.38	56.7	15.3	5.8
Aporrhais	*pespelecani*	176.46	0.17	30.0	28.0	4.7
Styela	*coriacea*	296.72	0.29	96.7	16.4	4.7
Maja	*squinado*	48.213	0.05	3.3	100.0	4.6
Psammechinus	*miliaris*	295.77	0.28	66.7	16.1	4.6
Venus	*verrucosa*	258.72	0.25	30.0	15.8	3.9
Ophiothrix	*fragilis*	174.31	0.17	70.0	21.5	3.6
Acanthocardia	*tuberculata*	105.7	0.10	6.7	33.0	3.4
Tapes	*aureus*	195.68	0.19	20.0	17.6	3.3
Clausinella	*fasciata*	148.46	0.14	60.0	21.7	3.1
Chamelea	*gallina*	99.08	0.10	43.3	29.2	2.8
Echinus	*esculentus*	193.3	0.19	13.3	13.7	2.5
Chlamys	*varia*	183.89	0.18	40.0	12.9	2.3
Ophiocomina	*nigra*	150.02	0.14	26.7	12.6	1.8
Ocenebra	*erinacea*	111.19	0.11	63.3	16.8	1.8
Turritella	*communis*	67.93	0.07	56.7	25.3	1.7
Ensis	*siliqua*	22	0.02	3.3	70.3	1.5
Venerupis	*rhomboides*	62.18	0.06	63.3	21.2	1.3
Eurynome	*spp.*	65.68	0.06	93.3	19.4	1.2
Calyptraea	*chinensis*	78.07	0.08	86.7	15.4	1.2
Chlamys	*distorta*	50.69	0.05	46.7	23.5	1.1
Plagiocardium	*papillosum*	51.25	0.05	63.3	21.5	1.1
Spisula	*elliptica*	20.26	0.02	16.7	53.2	1.0
Phallusia	*mammillata*	43.15	0.04	70.0	23.9	1.0
Molgula	*spp.*	36.96	0.04	46.7	25.6	0.9
Ophiura	*albida*	29.04	0.03	60.0	29.8	0.8
Lyonsia	*norwegica*	31.34	0.03	60.0	25.9	0.8
Inachus	*spp.*	30.19	0.03	80.0	22.6	0.7
Porifera	*spp.*	54.07	0.05	53.3	12.0	0.6
Acanthocardia	*paucicostata*	20.51	0.02	10.0	29.0	0.6
Lanice	*conchilega*	5.75	0.01	10.0	100.0	0.6
Gouldia	*minima*	18.93	0.02	46.7	29.5	0.5
Paguridae	*spp.*	39.15	0.04	76.7	13.6	0.5
Anseropoda	*placenta*	26.25	0.03	43.3	18.6	0.5
Paracentrotus	*lividus*	21.8	0.02	6.7	19.7	0.4
Gari	*fervensis*	10.32	0.01	16.7	41.2	0.4
Marthasterias	*glacialis*	64.6	0.06	3.3	6.4	0.4
Hermonia	*hystrix*	18.42	0.02	50.0	22.3	0.4
Lacuna	*pallidula*	16.26	0.02	46.7	24.5	0.4
Calliostoma	*zizyphinum*	21.04	0.02	40.0	17.6	0.4
Chaetopterus	*variopedatus*	26.4	0.03	13.3	13.7	0.3
Anomia	*ephippium*	20.21	0.02	83.3	17.8	0.3
Mactra	*stultorum*	3.5	0.00	3.3	100.0	0.3
Ascidiella	*spp.*	19.98	0.02	63.3	16.1	0.3
Dosinia	*exoleta*	10.77	0.01	13.3	26.9	0.3
Liocarcinus	*arcuatus*	24.2	0.02	30.0	9.8	0.2
Zeugopterus	*punctatus*	1.96	0.00	6.7	100.0	0.2
Ebalia	*spp.*	9.33	0.01	40.0	20.4	0.2
Myrtea	*spinifera*	1.68	0.00	3.3	100.0	0.2
Nucula	*nucleus*	9.43	0.01	33.3	17.0	0.2
Dosinia	*lupinus*	3.4	0.00	3.3	46.4	0.2
Pandora	*inaequivalvis*	5.07	0.00	10.0	30.6	0.1
Ensis	*ensis*	1.68	0.00	13.3	83.1	0.1
Diodora	*graeca*	8.18	0.01	46.7	16.5	0.1
Scaphander	*lignarius*	2.32	0.00	3.3	55.2	0.1
Comarmondia	*gracilis*	1.5	0.00	13.3	83.1	0.1
Calliactis	*parasitica*	3.62	0.00	13.3	32.9	0.1
Acanthochitona	*spp.*	8.1	0.01	33.3	13.9	0.1
Parvicardium	*exiguum*	6.85	0.01	23.3	15.9	0.1
Scalpellum	*scalpellum*	1	0.00	3.3	100.0	0.1
Callionymus	*lyra*	4.89	0.00	40.0	20.4	0.1
Liocarcinus	*depurator*	3.26	0.00	20.0	30.5	0.1
Alcyonium	*digitatum*	3.5	0.00	30.0	26.4	0.1
Thyone	*fusus*	6.72	0.01	20.0	11.9	0.1
Liocarcinus	*pusillus*	5.32	0.01	40.0	14.5	0.1
Echinocardium	*cordatum*	1.32	0.00	3.3	55.2	0.1
Sepia	*officinalis*	5.22	0.01	3.3	13.7	0.1
Dentalium	*novemcostatum*	3.32	0.00	13.3	21.3	0.1
Angulus	*squalidus*	1.17	0.00	6.7	55.2	0.1
Venerupis	*senegalensis*	3.71	0.00	10.0	16.0	0.1
Modiolus	*barbatus*	5.56	0.01	20.0	10.4	0.1
Hinia	*incrassata*	3.66	0.00	23.3	14.8	0.1
Pisidia	*longicornis*	2.52	0.00	36.7	20.3	0.0
Ascidiacea	*spp.*	1.67	0.00	23.3	30.1	0.0
Gobiidae	*spp.*	3.89	0.00	26.7	11.0	0.0
Ammodytes	*tobianus*	0.4	0.00	3.3	100.0	0.0
Gari	*tellinella*	2.84	0.00	10.0	13.3	0.0

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Myrtea	*spinifera*	1	0.00	3.3	100.0	0.2
Acanthocardia	*tuberculata*	3	0.01	6.7	33.0	0.2
Paracentrotus	*lividus*	5	0.01	6.7	19.7	0.2
Melanella	*alba*	3	0.01	6.7	30.9	0.2
Styela	*clava*	6	0.01	20.0	14.3	0.2
Apletodon	*dentatus*	7	0.02	16.7	10.8	0.2
Echinocyamus	*pusillus*	2	0.00	6.7	37.5	0.2
Modiolus	*barbatus*	7	0.02	20.0	10.4	0.2
Philine	*aperta*	3	0.01	10.0	23.8	0.2
Ensis	*siliqua*	1	0.00	3.3	70.3	0.2
Venerupis	*senegalensis*	4	0.01	10.0	16.0	0.1
Echinocardium	*cordatum*	1	0.00	3.3	55.2	0.1
Scaphander	*lignarius*	1	0.00	3.3	55.2	0.1
Echinus	*esculentus*	4	0.01	13.3	13.7	0.1
Pilumnus	*hirtellus*	7	0.02	10.0	7.6	0.1
Semibalanus	*balanoides*	6	0.01	6.7	8.8	0.1
Balanus	*perforatus*	5	0.01	13.3	9.5	0.1
Dosinia	*lupinus*	1	0.00	3.3	46.4	0.1
Lepidonotus	*squamatus*	1	0.00	3.3	46.4	0.1
Conilera	*cylindracea*	2	0.00	6.7	23.1	0.1
Cucumariidae	*spp.*	5	0.01	6.7	9.2	0.1
Aphrodita	*aculeata*	1	0.00	3.3	44.8	0.1
Trivia	*monacha*	1	0.00	3.3	44.1	0.1
Gari	*depressa*	2	0.00	3.3	19.4	0.1
Sphaerechinus	*granularis*	1	0.00	3.3	33.7	0.1
Taurulus	*bubalis*	2	0.00	6.7	16.5	0.1
Pisa	*tetraodon*	2	0.00	3.3	13.5	0.1
Antalis	*entalis*	1	0.00	3.3	23.1	0.0
Caridea	*spp.*	4	0.01	6.7	5.1	0.0
Corbula	*gibba*	1	0.00	3.3	19.8	0.0
Modiolus	*adriaticus*	2	0.00	6.7	9.4	0.0
Adamsia	*carciniopados*	1	0.00	3.3	18.0	0.0
Palliolum	*tigerinum*	1	0.00	3.3	15.1	0.0
Marphysa	*spp.*	2	0.00	3.3	7.5	0.0
Holothurioidea	*spp.*	1	0.00	3.3	14.4	0.0
Sepia	*officinalis*	1	0.00	3.3	13.7	0.0
Marthasterias	*glacialis*	1	0.00	3.3	6.4	0.0
Gibbula	*cineraria*	2	0.00	3.3	2.3	0.0
Ostrea	*edulis*	1	0.00	3.3	4.3	0.0
Sipuncula	*spp.*	1	0.00	3.3	3.6	0.0
Syngnathus	*spp.*	1	0.00	3.3	3.4	0.0
Labridae	*spp.*	1	0.00	3.3	3.1	0.0

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Phaxas	*pellucidus*	1.07	0.00	13.3	35.1	0.0
Hexacorallia	*spp.*	2.69	0.00	16.7	13.3	0.0
Hiatella	*arctica*	1.62	0.00	26.7	21.6	0.0
Macropodia	*spp.*	2.94	0.00	33.3	11.8	0.0
Galathea	*spp.*	5.07	0.00	16.7	6.3	0.0
Abra	*alba*	1.62	0.00	16.7	19.5	0.0
Aplysia	*punctata*	1.35	0.00	13.3	22.5	0.0
Lutraria	*lutraria*	0.32	0.00	6.7	82.6	0.0
Pilumnus	*hirtellus*	3.01	0.00	10.0	7.6	0.0
Sphaerechinus	*granularis*	0.66	0.00	3.3	33.7	0.0
Nudibranchia	*spp.*	1.13	0.00	16.7	18.7	0.0
Berthella	*plumula*	0.47	0.00	20.0	43.1	0.0
Owenia	*fusiformis*	0.2	0.00	3.3	100.0	0.0
Taurulus	*bubalis*	1.2	0.00	6.7	16.5	0.0
Balanus	*perforatus*	2.01	0.00	13.3	9.5	0.0
Pisa	*tetraodon*	1.36	0.00	3.3	13.5	0.0
Melanella	*alba*	0.49	0.00	6.7	30.9	0.0
Cucumariidae	*spp.*	1.5	0.00	6.7	9.2	0.0
Gari	*depressa*	0.62	0.00	3.3	19.4	0.0
Echinocyamus	*pusillus*	0.31	0.00	6.7	37.5	0.0
Styela	*clava*	0.74	0.00	20.0	14.3	0.0
Syngnathus	*spp.*	2.7	0.00	3.3	3.4	0.0
Trivia	*monacha*	0.2	0.00	3.3	44.1	0.0
Modiolarca	*tumida*	0.63	0.00	16.7	13.9	0.0
Philine	*aperta*	0.36	0.00	10.0	23.8	0.0
Antalis	*entalis*	0.32	0.00	3.3	23.1	0.0
Corbula	*gibba*	0.37	0.00	3.3	19.8	0.0
Palliolum	*tigerinum*	0.48	0.00	3.3	15.1	0.0
Holothurioidea	*spp.*	0.5	0.00	3.3	14.4	0.0
Apletodon	*dentatus*	0.55	0.00	16.7	10.8	0.0
Semibalanus	*balanoides*	0.6	0.00	6.7	8.8	0.0
Aphrodita	*aculeata*	0.08	0.00	3.3	44.8	0.0
Modiolus	*adriaticus*	0.37	0.00	6.7	9.4	0.0
Ostrea	*edulis*	0.7	0.00	3.3	4.3	0.0
Gibbula	*cineraria*	1.05	0.00	3.3	2.3	0.0
Conilera	*cylindracea*	0.08	0.00	6.7	23.1	0.0
Adamsia	*carciniopados*	0.1	0.00	3.3	18.0	0.0
Caridea	*spp.*	0.3	0.00	6.7	5.1	0.0
Marphysa	*spp.*	0.17	0.00	3.3	7.5	0.0
Labridae	*spp.*	0.3	0.00	3.3	3.1	0.0
Lepidonotus	*squamatus*	0.02	0.00	3.3	46.4	0.0
Sipuncula	*spp.*	0.06	0.00	3.3	3.6	0.0

Strate MA : maërl au sens large (en banc, sur sable ou sur vase) (71 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 342.1

Nt 33615

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	12865	38.27	95.8	14.5	555.9
Gibbula	*magus*	2124	6.32	95.8	25.8	163.1
Tapes	*aureus*	928	2.76	52.1	46.0	126.9
Liocarcinus	*arcuatus*	1394	4.15	78.9	25.8	107.0
Styela	*coriacea*	1951	5.80	76.1	12.9	75.1
Galathea	*spp.*	1047	3.11	63.4	23.9	74.6
Ophiothrix	*fragilis*	2915	8.67	25.4	7.8	67.6
Venus	*verrucosa*	497	1.48	78.9	41.4	61.2
Anemonia	*viridis*	317	0.94	39.4	53.5	50.5
Hinia	*reticulata*	938	2.79	78.9	16.9	47.2
Acanthochitona	*spp.*	474	1.41	52.1	21.7	30.6
Gibbula	*cineraria*	349	1.04	40.8	28.5	29.6
Venerupis	*senegalensis*	273	0.81	21.1	33.9	27.5
Hesione	*pantherina*	82	0.24	15.5	100.0	24.4
Calyptraea	*chinensis*	665	1.98	60.6	10.8	21.3
Eurynome	*spp.*	586	1.74	56.3	11.7	20.4
Ascidiella	*spp.*	443	1.32	60.6	15.4	20.3
Chlamys	*varia*	295	0.88	67.6	21.7	19.1
Paguridae	*spp.*	409	1.22	87.3	15.5	18.8
Modiolus	*barbatus*	185	0.55	62.0	32.3	17.8
Parvicardium	*exiguum*	188	0.56	45.1	30.7	17.2
Liocarcinus	*pusillus*	260	0.77	50.7	18.4	14.3
Modiolus	*adriaticus*	138	0.41	23.9	33.7	13.8
Gobiidae	*spp.*	193	0.57	52.1	21.6	12.4
Paracentrotus	*lividus*	98	0.29	14.1	41.6	12.1
Jujubinus	*spp.*	132	0.39	21.1	29.5	11.6
Hermonia	*hystrix*	225	0.67	36.6	16.3	10.9
Ostrea	*edulis*	185	0.55	15.5	19.8	10.9
Psammechinus	*miliaris*	292	0.87	36.6	8.8	7.7
Caridea	*spp.*	83	0.25	33.8	26.0	6.4
Thyone	*fusus*	150	0.45	23.9	14.2	6.4
Phallusia	*mammillata*	176	0.52	35.2	12.0	6.3
Sipuncula	*spp.*	63	0.19	28.2	30.1	5.6
Macropodia	*spp.*	110	0.33	43.7	15.5	5.1
Anomia	*ephippium*	168	0.50	45.1	9.6	4.8
Nucula	*nucleus*	163	0.48	18.3	9.3	4.5
Pilumnus	*hirtellus*	88	0.26	22.5	17.1	4.5
Cucumariidae	*spp.*	69	0.21	15.5	21.3	4.4
Diodora	*graeca*	101	0.30	36.6	12.9	3.9
Ophiocomina	*nigra*	244	0.73	11.3	5.3	3.9
Mytilus	*galloprovincialis*	13	0.04	5.6	100.0	3.9
Callionymus	*lyra*	53	0.16	43.7	22.3	3.5
Inachus	*spp.*	99	0.29	39.4	11.1	3.3
Anseropoda	*placenta*	147	0.44	15.5	6.7	2.9
Pisidia	*longicornis*	121	0.36	14.1	7.8	2.8
Ophiura	*albida*	119	0.35	15.5	7.7	2.7
Semibalanus	*balanoides*	144	0.43	4.2	5.6	2.4
Tectura	*virginea*	14	0.04	11.3	52.0	2.2
Hexacorallia	*spp.*	42	0.12	19.7	15.7	2.0
Marphysa	*spp.*	19	0.06	15.5	34.7	2.0
Porifera	*spp.*	42	0.12	59.2	13.3	1.7
Haliotis	*tuberculata*	13	0.04	5.6	42.3	1.6
Nudibranchia	*spp.*	31	0.09	15.5	17.4	1.6
Laevicardium	*crassum*	35	0.10	12.7	15.3	1.6
Callochiton	*septemvalvis*	5	0.01	4.2	100.0	1.5
Aequipecten	*opercularis*	81	0.24	23.9	5.5	1.3
Chaetopterus	*variopedatus*	22	0.07	19.7	20.2	1.3
Labridae	*spp.*	26	0.08	18.3	17.1	1.3
Aporrhais	*pespelecani*	40	0.12	11.3	10.5	1.3
Hiatella	*arctica*	48	0.14	8.5	6.8	1.0
Lyonsia	*norwegica*	53	0.16	14.1	6.1	1.0
Venerupis	*rhomboides*	53	0.16	16.9	5.7	0.9
Liocarcinus	*holsatus*	3	0.01	1.4	100.0	0.9
Ascidiacea	*spp.*	52	0.15	4.2	5.4	0.8
Trivia	*monacha*	5	0.01	4.2	55.9	0.8
Elminius	*modestus*	5	0.01	4.2	52.3	0.8
Molgula	*spp.*	52	0.15	8.5	4.6	0.7
Adamsia	*carciniopados*	6	0.02	7.0	38.1	0.7
Apletodon	*dentatus*	20	0.06	16.9	11.0	0.7
Holothurioidea	*spp.*	9	0.03	5.6	24.3	0.6
Ocenebra	*erinacea*	35	0.10	22.5	6.0	0.6
Atelecyclus	*undecimdentatus*	6	0.02	7.0	33.1	0.6
Calliactis	*parasitica*	8	0.02	9.9	24.3	0.6
Aplysia	*punctata*	10	0.03	11.3	19.0	0.6
Pecten	*maximus*	34	0.10	16.9	5.5	0.6
Lacuna	*pallidula*	27	0.08	12.7	6.7	0.5
Turritella	*communis*	35	0.10	11.3	5.0	0.5
Hinia	*incrassata*	28	0.08	9.9	6.2	0.5
Taurulus	*bubalis*	7	0.02	9.9	24.4	0.5
Dentalium	*novemcostatum*	8	0.02	11.3	18.0	0.4
Melanella	*alba*	5	0.01	5.6	26.1	0.4
Anguilla	*anguilla*	1	0.00	1.4	100.0	0.3

Bt 55806.66

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	33473.32	59.98	95.8	14.5	871.2
Venus	*verrucosa*	4662.65	8.36	78.9	41.4	346.0
Gibbula	*magus*	3990.83	7.15	95.8	25.8	184.6
Tapes	*aureus*	1160.84	2.08	52.1	46.0	95.6
Venerupis	*senegalensis*	1043.21	1.87	21.1	33.9	63.4
Paracentrotus	*lividus*	623.2	1.12	14.1	41.6	46.5
Hinia	*reticulata*	1420.06	2.54	78.9	16.9	43.0
Liocarcinus	*arcuatus*	671.13	1.20	78.9	25.8	31.0
Chlamys	*varia*	570.26	1.02	67.6	21.7	22.2
Ostrea	*edulis*	611.87	1.10	15.5	19.8	21.8
Modiolus	*barbatus*	368.36	0.66	62.0	32.3	21.3
Anemonia	*viridis*	211.83	0.38	39.4	53.5	20.3
Ophiothrix	*fragilis*	1193.09	2.14	25.4	7.8	16.7
Pecten	*maximus*	1432.45	2.57	16.9	5.5	14.0
Styela	*coriacea*	503.04	0.90	76.1	12.9	11.7
Porifera	*spp.*	423.84	0.76	59.2	13.3	10.1
Gibbula	*cineraria*	196.38	0.35	40.8	28.5	10.0
Laevicardium	*crassum*	279.56	0.50	12.7	15.3	7.7
Psammechinus	*miliaris*	407.75	0.73	36.6	8.8	6.5
Galathea	*spp.*	121.55	0.22	63.4	23.9	5.2
Modiolus	*adriaticus*	84.33	0.15	23.9	33.7	5.1
Mytilus	*edulis*	25.5	0.05	1.4	100.0	4.6
Parvicardium	*exiguum*	82.11	0.15	45.1	30.7	4.5
Aporrhais	*pespelecani*	211.01	0.38	11.3	10.5	4.0
Acanthochitona	*spp.*	94.3	0.17	52.1	21.7	3.7
Jujubinus	*spp.*	53.96	0.10	21.1	29.5	2.9
Chaetopterus	*variopedatus*	72.6	0.13	19.7	20.2	2.6
Hermonia	*hystrix*	67.74	0.12	36.6	16.3	2.0
Phallusia	*mammillata*	86.58	0.16	35.2	12.0	1.9
Liocarcinus	*pusillus*	55.61	0.10	50.7	18.4	1.8
Eurynome	*spp.*	87.38	0.16	56.3	11.7	1.8
Hesione	*pantherina*	9.62	0.02	15.5	100.0	1.7
Gobiidae	*spp.*	43.25	0.08	52.1	21.6	1.7
Ascidiella	*spp.*	57.48	0.10	60.6	15.4	1.6
Calyptraea	*chinensis*	77.75	0.14	60.6	10.8	1.5
Cucumariidae	*spp.*	34.52	0.06	15.5	21.3	1.3
Paguridae	*spp.*	46.52	0.08	87.3	15.5	1.3
Nucula	*nucleus*	71.96	0.13	18.3	9.3	1.2
Ocenebra	*erinacea*	110.77	0.20	22.5	6.0	1.2
Pisa	*armata*	5.4	0.01	1.4	100.0	1.0
Thyone	*fusus*	37.66	0.07	23.9	14.2	1.0
Ophiocomina	*nigra*	92.45	0.17	11.3	5.3	0.9
Atelecyclus	*undecimdentatus*	13.7	0.02	7.0	33.1	0.8
Pilumnus	*hirtellus*	23.42	0.04	22.5	17.1	0.7
Callionymus	*lyra*	17.87	0.03	43.7	22.3	0.7
Marthasterias	*glacialis*	138.1	0.25	1.4	2.7	0.7
Diodora	*graeca*	28.41	0.05	36.6	12.9	0.7
Aequipecten	*opercularis*	64.51	0.12	23.9	5.5	0.6
Taurulus	*bubalis*	12.88	0.02	9.9	24.4	0.6
Anseropoda	*placenta*	43.81	0.08	15.5	6.7	0.5
Caridea	*spp.*	11	0.02	33.8	26.0	0.5
Buccinum	*undatum*	48.08	0.09	14.1	5.7	0.5
Marphysa	*spp.*	7.69	0.01	15.5	34.7	0.5
Inachus	*spp.*	23.12	0.04	39.4	11.1	0.5
Labridae	*spp.*	14.27	0.03	18.3	17.1	0.4
Anomia	*ephippium*	24.83	0.04	45.1	9.6	0.4
Mytilus	*galloprovincialis*	2.38	0.00	5.6	100.0	0.4
Glycymeris	*glycymeris*	63.74	0.11	2.8	3.6	0.4
Adamsia	*carciniopados*	5.6	0.01	7.0	38.1	0.4
Haliotis	*tuberculata*	4.89	0.01	5.6	42.3	0.4
Ascidiacea	*spp.*	37.52	0.07	4.2	5.4	0.4
Sipuncula	*spp.*	6.29	0.01	28.2	30.1	0.3
Macropodia	*spp.*	12.04	0.02	43.7	15.5	0.3
Necora	*puber*	10.82	0.02	4.2	15.1	0.3
Venerupis	*rhomboides*	28.54	0.05	16.9	5.7	0.3
Nudibranchia	*spp.*	8.83	0.02	15.5	17.4	0.3
Anguilla	*anguilla*	1.34	0.00	1.4	100.0	0.2
Ensis	*siliqua*	4.5	0.01	1.4	29.7	0.2
Echinus	*esculentus*	20.96	0.04	5.6	5.8	0.2
Turritella	*communis*	23.96	0.04	11.3	5.0	0.2
Lacuna	*pallidula*	17.76	0.03	12.7	6.7	0.2
Xantho	*pilipes*	4.92	0.01	2.8	23.3	0.2
Semibalanus	*balanoides*	19.95	0.04	4.2	5.6	0.2
Carcinus	*maenas*	7.72	0.01	2.8	14.3	0.2
Holothurioidea	*spp.*	4.24	0.01	5.6	24.3	0.2
Upogebia	*pusilla*	1	0.00	1.4	100.0	0.2
Lyonsia	*norwegica*	15.47	0.03	14.1	6.1	0.2
Ophiura	*albida*	11.03	0.02	15.5	7.7	0.2
Hexacorallia	*spp.*	5.33	0.01	19.7	15.7	0.2
Calliactis	*parasitica*	3.29	0.01	9.9	24.3	0.1
Tectura	*virginea*	1.53	0.00	11.3	52.0	0.1
Trivia	*monacha*	1.4	0.00	4.2	55.9	0.1

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Cymodoce	*truncata*	1	0.00	1.4	100.0	0.3
Eunice	*vittata*	1	0.00	1.4	100.0	0.3
Mytilus	*edulis*	1	0.00	1.4	100.0	0.3
Pisa	*armata*	1	0.00	1.4	100.0	0.3
Upogebia	*pusilla*	1	0.00	1.4	100.0	0.3
Buccinum	*undatum*	17	0.05	14.1	5.7	0.3
Berthella	*plumula*	6	0.02	5.6	12.1	0.2
Xantho	*pilipes*	3	0.01	2.8	23.3	0.2
Necora	*puber*	4	0.01	4.2	15.1	0.2
Syngnathus	*spp.*	8	0.02	7.0	7.3	0.2
Clausinella	*fasciata*	16	0.05	9.9	3.6	0.2
Styela	*clava*	8	0.02	9.9	7.1	0.2
Ciliata	*mustela*	3	0.01	2.8	16.9	0.2
Echinus	*esculentus*	8	0.02	5.6	5.8	0.1
Aureliania	*heterocera*	4	0.01	2.8	11.3	0.1
Aphrodita	*aculeata*	2	0.01	1.4	18.9	0.1
Plagiocardium	*papillosum*	15	0.04	7.0	2.4	0.1
Abra	*alba*	7	0.02	4.2	4.9	0.1
Nerophis	*lumbriciformis*	1	0.00	1.4	34.3	0.1
Sepiola	*atlantica*	1	0.00	1.4	34.3	0.1
Acanthocardia	*paucicostata*	4	0.01	2.8	8.2	0.1
Ensis	*siliqua*	1	0.00	1.4	29.7	0.1
Carcinus	*maenas*	2	0.01	2.8	14.3	0.1
Chamelea	*gallina*	6	0.02	7.0	4.7	0.1
Gouldia	*minima*	7	0.02	5.6	3.6	0.1
Ebalia	*spp.*	6	0.02	7.0	3.6	0.1
Chlamys	*distorta*	5	0.01	7.0	3.5	0.1
Modiolarca	*tumida*	5	0.01	4.2	3.5	0.1
Lutraria	*lutraria*	1	0.00	1.4	17.4	0.1
Calliostoma	*zizyphinum*	6	0.02	5.6	2.5	0.0
Philine	*aperta*	2	0.01	2.8	6.7	0.0
Dosinia	*exoleta*	2	0.01	2.8	5.7	0.0
Gari	*tellinella*	3	0.01	2.8	3.7	0.0
Glycymeris	*glycymeris*	3	0.01	2.8	3.6	0.0
Pinnotheres	*pisum*	1	0.00	1.4	10.5	0.0
Asterina	*gibbosa*	1	0.00	1.4	7.9	0.0
Asterias	*rubens*	4	0.01	2.8	1.9	0.0
Platyhelminthes	*spp.*	1	0.00	1.4	7.0	0.0
Liocarcinus	*marmoreus*	1	0.00	1.4	5.8	0.0
Sepia	*officinalis*	1	0.00	1.4	5.8	0.0
Pisa	*tetraodon*	1	0.00	1.4	5.7	0.0
Gari	*fervensis*	1	0.00	1.4	3.5	0.0
Marthasterias	*glacialis*	1	0.00	1.4	2.7	0.0
Liocarcinus	*depurator*	1	0.00	1.4	2.1	0.0
Alcyonium	*digitatum*	1	0.00	1.4	1.2	0.0
Balanus	*perforatus*	1	0.00	1.4	1.0	0.0

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Clausinella	*fasciata*	19.69	0.04	9.9	3.6	0.1
Ciliata	*mustela*	3.29	0.01	2.8	16.9	0.1
Asterias	*rubens*	27.7	0.05	2.8	1.9	0.1
Liocarcinus	*holsatus*	0.46	0.00	1.4	100.0	0.1
Dentalium	*novemcostatum*	2.52	0.00	11.3	18.0	0.1
Pisidia	*longicornis*	5.46	0.01	14.1	7.8	0.1
Hinia	*incrassata*	5.97	0.01	9.9	6.2	0.1
Syngnathus	*spp.*	5.06	0.01	7.0	7.3	0.1
Hiatella	*arctica*	5.25	0.01	8.5	6.8	0.1
Molgula	*spp.*	7.09	0.01	8.5	4.6	0.1
Callochiton	*septemvalvis*	0.31	0.00	4.2	100.0	0.1
Aplysia	*punctata*	1.57	0.00	11.3	19.0	0.1
Pisa	*tetraodon*	5.13	0.01	1.4	5.7	0.1
Elminius	*modestus*	0.52	0.00	4.2	52.3	0.0
Apletodon	*dentatus*	2.04	0.00	16.9	11.0	0.0
Sepiola	*atlantica*	0.65	0.00	1.4	34.3	0.0
Melanella	*alba*	0.83	0.00	5.6	26.1	0.0
Chlamys	*distorta*	5.88	0.01	7.0	3.5	0.0
Styela	*clava*	2.78	0.00	9.9	7.1	0.0
Calliostoma	*zizyphinum*	7.43	0.01	5.6	2.5	0.0
Plagiocardium	*papillosum*	7.47	0.01	7.0	2.4	0.0
Chamelea	*gallina*	3.55	0.01	7.0	4.7	0.0
Aphrodita	*aculeata*	0.6	0.00	1.4	18.9	0.0
Gouldia	*minima*	3.16	0.01	5.6	3.6	0.0
Eunice	*vittata*	0.1	0.00	1.4	100.0	0.0
Acanthocardia	*paucicostata*	1.16	0.00	2.8	8.2	0.0
Ebalia	*spp.*	2.49	0.00	7.0	3.6	0.0
Aureliania	*heterocera*	0.55	0.00	2.8	11.3	0.0
Liocarcinus	*marmoreus*	0.9	0.00	1.4	5.8	0.0
Cymodoce	*truncata*	0.05	0.00	1.4	100.0	0.0
Gari	*fervensis*	1.4	0.00	1.4	3.5	0.0
Nerophis	*lumbriciformis*	0.14	0.00	1.4	34.3	0.0
Berthella	*plumula*	0.38	0.00	5.6	12.1	0.0
Lutraria	*lutraria*	0.24	0.00	1.4	17.4	0.0
Gari	*tellinella*	0.97	0.00	2.8	3.7	0.0
Abra	*alba*	0.61	0.00	4.2	4.9	0.0
Sepia	*officinalis*	0.5	0.00	1.4	5.8	0.0
Dosinia	*exoleta*	0.43	0.00	2.8	5.7	0.0
Asterina	*gibbosa*	0.3	0.00	1.4	7.9	0.0
Philine	*aperta*	0.2	0.00	2.8	6.7	0.0
Platyhelminthes	*spp.*	0.17	0.00	1.4	7.0	0.0
Liocarcinus	*depurator*	0.5	0.00	1.4	2.1	0.0
Modiolarca	*tumida*	0.29	0.00	4.2	3.5	0.0
Pinnotheres	*pisum*	0.07	0.00	1.4	10.5	0.0
Alcyonium	*digitatum*	0.18	0.00	1.4	1.2	0.0
Balanus	*perforatus*	0.16	0.00	1.4	1.0	0.0

Strate VA : sédiments envasés (sables, maërl, graviers, vases) (37 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 177.8

Nt 47701

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	36345	76.19	89.2	13.5	1030.6
Styela	*coriacea*	3461	7.26	78.4	13.3	96.7
Liocarcinus	*arcuatus*	476	1.00	73.0	23.9	23.8
Calyptraea	*chinensis*	744	1.56	75.7	13.5	21.0
Hinia	*reticulata*	489	1.03	91.9	19.7	20.2
Gibbula	*magus*	419	0.88	67.6	18.2	16.0
Ophiothrix	*fragilis*	726	1.52	29.7	9.1	13.9
Acanthochitona	*spp.*	170	0.36	62.2	25.9	9.2
Molgula	*spp.*	241	0.51	29.7	16.3	8.2
Chlamys	*varia*	176	0.37	67.6	21.7	8.0
Ascidiella	*spp.*	240	0.50	62.2	15.8	8.0
Galathea	*spp.*	154	0.32	62.2	23.5	7.6
Aporrhais	*pespelecani*	108	0.23	35.1	32.8	7.4
Nucula	*nucleus*	138	0.29	45.9	23.4	6.8
Eurynome	*spp.*	261	0.55	59.5	12.4	6.8
Parvicardium	*exiguum*	106	0.22	43.2	29.5	6.6
Sipuncula	*spp.*	80	0.17	35.1	37.6	6.3
Anomia	*ephippium*	259	0.54	54.1	11.5	6.3
Gobiidae	*spp.*	106	0.22	62.2	25.7	5.7
Paguridae	*spp.*	170	0.36	89.2	15.8	5.6
Ophiura	*albida*	184	0.39	27.0	13.4	5.2
Phallusia	*mammillata*	157	0.33	45.9	15.7	5.2
Aequipecten	*opercularis*	214	0.45	48.6	11.1	5.0
Thyone	*fusus*	114	0.24	35.1	20.9	5.0
Dentalium	*novemcostatum*	50	0.10	27.0	43.1	4.5
Inachus	*spp.*	129	0.27	56.8	16.0	4.3
Abra	*alba*	51	0.11	29.7	34.7	3.7
Hermonia	*hystrix*	121	0.25	32.4	14.5	3.7
Cucumariidae	*spp.*	33	0.07	35.1	48.3	3.3
Macropodia	*spp.*	78	0.16	51.4	18.2	3.0
Chamelea	*gallina*	55	0.12	37.8	25.5	2.9
Turritella	*communis*	97	0.20	29.7	13.3	2.7
Tapes	*aureus*	42	0.09	29.7	26.2	2.3
Venus	*verrucosa*	62	0.13	32.4	17.0	2.2
Aplysia	*punctata*	23	0.05	27.0	45.6	2.2
Gari	*fervensis*	36	0.08	10.8	26.7	2.0
Diodora	*graeca*	58	0.12	45.9	16.2	2.0
Caridea	*spp.*	42	0.09	27.0	20.8	1.8
Modiolus	*barbatus*	44	0.09	37.8	19.7	1.8
Modiolarca	*tumida*	31	0.06	29.7	24.7	1.6
Acanthocardia	*paucicostata*	12	0.03	21.6	62.8	1.6
Ocenebra	*erinacea*	69	0.14	37.8	10.0	1.5
Ascidiacea	*spp.*	33	0.07	16.2	20.9	1.4
Psammechinus	*miliaris*	105	0.22	27.0	6.5	1.4
Acanthocardia	*tuberculata*	10	0.02	13.5	67.0	1.4
Callionymus	*lyra*	32	0.07	40.5	20.7	1.4
Lyonsia	*norwegica*	41	0.09	35.1	15.2	1.3
Semibalanus	*balanoides*	162	0.34	2.7	3.6	1.2
Ophiocomina	*nigra*	103	0.22	10.8	5.1	1.1
Lacuna	*pallidula*	37	0.08	27.0	14.2	1.1
Pecten	*maximus*	40	0.08	37.8	12.3	1.0
Ostrea	*edulis*	28	0.06	13.5	17.3	1.0
Hinia	*incrassata*	28	0.06	27.0	17.1	1.0
Calliactis	*parasitica*	14	0.03	13.5	33.3	1.0
Anseropoda	*placenta*	45	0.09	21.6	9.3	0.9
Corbula	*gibba*	5	0.01	13.5	80.2	0.8
Emarginula	*crassa*	4	0.01	2.7	100.0	0.8
Roxania	*utriculus*	4	0.01	5.4	100.0	0.8
Paracentrotus	*lividus*	25	0.05	5.4	16.0	0.8
Plagiocardium	*papillosum*	38	0.08	29.7	10.1	0.8
Phaxas	*pellucidus*	10	0.02	13.5	35.6	0.7
Porifera	*spp.*	24	0.05	64.9	14.6	0.7
Spisula	*elliptica*	10	0.02	10.8	34.5	0.7
Liocarcinus	*pusillus*	29	0.06	32.4	11.8	0.7
Venerupis	*rhomboides*	43	0.09	21.6	7.2	0.7
Apletodon	*dentatus*	19	0.04	21.6	14.0	0.6
Styela	*clava*	14	0.03	24.3	17.4	0.5
Pinnotheres	*pisum*	4	0.01	8.1	60.7	0.5
Angulus	*squalidus*	5	0.01	5.4	44.8	0.5
Adamsia	*carciniopados*	5	0.01	8.1	43.9	0.5
Chlamys	*distorta*	17	0.04	24.3	12.3	0.4
Hiatella	*arctica*	12	0.03	18.9	15.3	0.4
Buccinum	*undatum*	13	0.03	29.7	12.0	0.3
Dosinia	*exoleta*	7	0.01	10.8	21.8	0.3
Syngnathus	*spp.*	7	0.01	18.9	19.5	0.3
Capulus	*ungaricus*	2	0.00	5.4	58.4	0.2
Asthenognathus	*atlanticus*	1	0.00	2.7	100.0	0.2
Microchirus	*variegatus*	1	0.00	2.7	100.0	0.2
Sepia	*officinalis*	3	0.01	8.1	33.2	0.2
Liocarcinus	*depurator*	6	0.01	10.8	16.5	0.2
Chaetopterus	*variopedatus*	7	0.01	13.5	13.8	0.2
Venerupis	*senegalensis*	7	0.01	8.1	13.0	0.2
Xantho	*pilipes*	2	0.00	5.4	44.8	0.2
Berthella	*plumula*	7	0.01	5.4	11.6	0.2
Trivia	*arctica*	3	0.01	5.4	26.5	0.2
Pisidia	*longicornis*	10	0.02	13.5	7.5	0.2
Nerophis	*lumbriciformis*	1	0.00	2.7	65.7	0.1

Bt 92881.9

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	82679.98	89.02	89.2	13.5	1204.0
Pecten	*maximus*	1417.77	1.53	37.8	12.3	18.7
Aporrhais	*pespelecani*	526.71	0.57	35.1	32.8	18.6
Gibbula	*magus*	857.64	0.92	67.6	18.2	16.8
Venus	*verrucosa*	853.57	0.92	32.4	17.0	15.6
Hinia	*reticulata*	703.35	0.76	91.9	19.7	14.9
Chlamys	*varia*	623.52	0.67	67.6	21.7	14.6
Styela	*coriacea*	999.01	1.08	78.4	13.3	14.3
Acanthocardia	*tuberculata*	185.87	0.20	13.5	67.0	13.4
Ostrea	*edulis*	465.7	0.50	13.5	17.3	8.7
Porifera	*spp.*	428.53	0.46	64.9	14.6	6.8
Liocarcinus	*arcuatus*	169.95	0.18	73.0	23.9	4.4
Aequipecten	*opercularis*	328.41	0.35	48.6	11.1	3.9
Ophiothrix	*fragilis*	271.15	0.29	29.7	9.1	2.7
Modiolus	*barbatus*	113.15	0.12	37.8	19.7	2.4
Ocenebra	*erinacea*	214.91	0.23	37.8	10.0	2.3
Phallusia	*mammillata*	133.73	0.14	45.9	15.7	2.3
Cucumariidae	*spp.*	40.65	0.04	35.1	48.3	2.1
Tapes	*aureus*	71.84	0.08	29.7	26.2	2.0
Sphaerechinus	*granularis*	68	0.07	2.7	27.3	2.0
Acanthochitona	*spp.*	60.29	0.06	62.2	25.9	1.7
Nucula	*nucleus*	64.8	0.07	45.9	23.4	1.6
Acanthocardia	*paucicostata*	24.16	0.03	21.6	62.8	1.6
Chamelea	*gallina*	57.66	0.06	37.8	25.5	1.6
Calyptraea	*chinensis*	105.86	0.11	75.7	13.5	1.5
Dentalium	*novemcostatum*	31.98	0.03	27.0	43.1	1.5
Parvicardium	*exiguum*	43.97	0.05	43.2	29.5	1.4
Turritella	*communis*	74.72	0.08	29.7	13.3	1.1
Ascidiella	*spp.*	62.12	0.07	62.2	15.8	1.1
Thyone	*fusus*	45.42	0.05	35.1	20.9	1.0
Paracentrotus	*lividus*	57.8	0.06	5.4	16.0	1.0
Buccinum	*undatum*	73.26	0.08	29.7	12.0	0.9
Laevicardium	*crassum*	64.6	0.07	8.1	9.8	0.7
Eurynome	*spp.*	50.45	0.05	59.5	12.4	0.7
Molgula	*spp.*	37.93	0.04	29.7	16.3	0.7
Gobiidae	*spp.*	21.33	0.02	62.2	25.7	0.6
Sipuncula	*spp.*	14.51	0.02	35.1	37.6	0.6
Psammechinus	*miliaris*	82.71	0.09	27.0	6.5	0.6
Hermonia	*hystrix*	37.13	0.04	32.4	14.5	0.6
Marthasterias	*glacialis*	100	0.11	2.7	5.2	0.6
Ascidiacea	*spp.*	24.82	0.03	16.2	20.9	0.6
Gari	*fervensis*	17.14	0.02	10.8	26.7	0.5
Paguridae	*spp.*	27.5	0.03	89.2	15.8	0.5
Galathea	*spp.*	18.43	0.02	62.2	23.5	0.5
Inachus	*spp.*	26.43	0.03	56.8	16.0	0.5
Anomia	*ephippium*	29.8	0.03	54.1	11.5	0.4
Lacuna	*pallidula*	23.36	0.03	27.0	14.2	0.4
Chaetopterus	*variopedatus*	23.1	0.02	13.5	13.8	0.3
Angulus	*squalidus*	6.16	0.01	5.4	44.8	0.3
Microchirus	*variegatus*	2.75	0.00	2.7	100.0	0.3
Plagiocardium	*papillosum*	26.41	0.03	29.7	10.1	0.3
Lyonsia	*norwegica*	16.98	0.02	35.1	15.2	0.3
Ophiura	*albida*	18.17	0.02	27.0	13.4	0.3
Venerupis	*senegalensis*	17.54	0.02	8.1	13.0	0.2
Calliactis	*parasitica*	6.72	0.01	13.5	33.3	0.2
Carcinus	*maenas*	7.63	0.01	5.4	27.4	0.2
Diodora	*graeca*	12.69	0.01	45.9	16.2	0.2
Chlamys	*distorta*	16.7	0.02	24.3	12.3	0.2
Abra	*alba*	5.22	0.01	29.7	34.7	0.2
Corbula	*gibba*	2.15	0.00	13.5	80.2	0.2
Spisula	*elliptica*	4.9	0.01	10.8	34.5	0.2
Sepia	*officinalis*	4.68	0.01	8.1	33.2	0.2
Venerupis	*rhomboides*	20.17	0.02	21.6	7.2	0.2
Ophiocomina	*nigra*	27.1	0.03	10.8	5.1	0.1
Xantho	*pilipes*	3.1	0.00	5.4	44.8	0.1
Anseropoda	*placenta*	14.65	0.02	21.6	9.3	0.1
Callionymus	*lyra*	6.52	0.01	40.5	20.7	0.1
Aplysia	*punctata*	2.82	0.00	27.0	45.6	0.1
Macropodia	*spp.*	6.85	0.01	51.4	18.2	0.1
Echinus	*esculentus*	45	0.05	2.7	2.8	0.1
Xantho	*incisus*	4.65	0.01	5.4	26.5	0.1
Caridea	*spp.*	5.45	0.01	27.0	20.8	0.1
Hinia	*incrassata*	6.44	0.01	27.0	17.1	0.1
Dosinia	*exoleta*	4.86	0.01	10.8	21.8	0.1
Roxania	*utriculus*	1.03	0.00	5.4	100.0	0.1
Styela	*clava*	5.35	0.01	24.3	17.4	0.1
Calliostoma	*zizyphinum*	22.9	0.02	8.1	3.6	0.1
Sepiola	*atlantica*	1.2	0.00	2.7	65.7	0.1
Asterias	*rubens*	19.44	0.02	5.4	3.7	0.1
Semibalanus	*balanoides*	18.9	0.02	2.7	3.6	0.1
Echinocardium	*cordatum*	1.36	0.00	2.7	44.8	0.1
Clausinella	*fasciata*	15.24	0.02	10.8	3.9	0.1
Liocarcinus	*pusillus*	4.96	0.01	32.4	11.8	0.1
Liocarcinus	*depurator*	3.42	0.00	10.8	16.5	0.1
Modiolarca	*tumida*	1.98	0.00	29.7	24.7	0.1
Aphrodita	*aculeata*	1.15	0.00	2.7	36.3	0.0
Adamsia	*carciniopados*	0.89	0.00	8.1	43.9	0.0

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Sepiola	*atlantica*	1	0.00	2.7	65.7	0.1
Nudibranchia	*spp.*	5	0.01	10.8	12.1	0.1
Asterina	*gibbosa*	2	0.00	5.4	30.2	0.1
Ebalia	*spp.*	7	0.01	16.2	8.3	0.1
Carcinus	*maenas*	2	0.00	5.4	27.4	0.1
Xantho	*incisus*	2	0.00	5.4	26.5	0.1
Gibbula	*cineraria*	7	0.01	10.8	7.5	0.1
Ensis	*ensis*	3	0.01	2.7	16.9	0.1
Melanella	*alba*	2	0.00	5.4	25.1	0.1
Tectura	*virginea*	4	0.01	2.7	12.5	0.1
Laevicardium	*crassum*	5	0.01	8.1	9.8	0.1
Echinocardium	*cordatum*	1	0.00	2.7	44.8	0.1
Scaphander	*lignarius*	1	0.00	2.7	44.8	0.1
Aphrodita	*aculeata*	1	0.00	2.7	36.3	0.1
Calliostoma	*zizyphinum*	10	0.02	8.1	3.6	0.1
Clausinella	*fasciata*	8	0.02	10.8	3.9	0.1
Pilumnus	*hirtellus*	7	0.01	5.4	4.1	0.1
Sphaerechinus	*granularis*	1	0.00	2.7	27.3	0.1
Hexacorallia	*spp.*	6	0.01	5.4	4.3	0.1
Philine	*aperta*	2	0.00	5.4	12.8	0.1
Modiolus	*adriaticus*	3	0.01	5.4	7.6	0.0
Labridae	*spp.*	3	0.01	8.1	7.6	0.0
Gari	*tellinella*	3	0.01	5.4	7.2	0.0
Marphysa	*spp.*	3	0.01	2.7	6.1	0.0
Comarmondia	*gracilis*	1	0.00	2.7	16.9	0.0
Ciliata	*mustela*	1	0.00	2.7	16.3	0.0
Gari	*depressa*	1	0.00	2.7	15.8	0.0
Atelecyclus	*undecimdentatus*	1	0.00	2.7	12.7	0.0
Holothurioidea	*spp.*	1	0.00	2.7	11.6	0.0
Liocarcinus	*marmoreus*	1	0.00	2.7	11.2	0.0
Gouldia	*minima*	3	0.01	5.4	3.4	0.0
Pandora	*inaequivalvis*	1	0.00	2.7	8.3	0.0
Balanus	*perforatus*	2	0.00	5.4	3.8	0.0
Asterias	*rubens*	2	0.00	5.4	3.7	0.0
Marthasterias	*glacialis*	1	0.00	2.7	5.2	0.0
Jujubinus	*spp.*	1	0.00	2.7	3.8	0.0
Anemonia	*viridis*	1	0.00	2.7	3.7	0.0
Echinus	*esculentus*	1	0.00	2.7	2.8	0.0

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Gibbula	*cineraria*	4.57	0.00	10.8	7.5	0.0
Capulus	*ungaricus*	0.54	0.00	5.4	58.4	0.0
Emarginula	*crassa*	0.3	0.00	2.7	100.0	0.0
Ensis	*ensis*	1.77	0.00	2.7	16.9	0.0
Phaxas	*pellucidus*	0.75	0.00	13.5	35.6	0.0
Pinnotheres	*pisum*	0.4	0.00	8.1	60.7	0.0
Apletodon	*dentatus*	1.62	0.00	21.6	14.0	0.0
Syngnathus	*spp.*	1.16	0.00	18.9	19.5	0.0
Ebalia	*spp.*	2.44	0.00	16.2	8.3	0.0
Scaphander	*lignarius*	0.45	0.00	2.7	44.8	0.0
Nerophis	*lumbriciformis*	0.3	0.00	2.7	65.7	0.0
Trivia	*arctica*	0.73	0.00	5.4	26.5	0.0
Gari	*depressa*	0.92	0.00	2.7	15.8	0.0
Pilumnus	*hirtellus*	3.5	0.00	5.4	4.1	0.0
Asthenognathus	*atlanticus*	0.14	0.00	2.7	100.0	0.0
Hiatella	*arctica*	0.89	0.00	18.9	15.3	0.0
Asterina	*gibbosa*	0.39	0.00	5.4	30.2	0.0
Hexacorallia	*spp.*	2.45	0.00	5.4	4.3	0.0
Melanella	*alba*	0.39	0.00	5.4	25.1	0.0
Labridae	*spp.*	0.86	0.00	8.1	7.6	0.0
Atelecyclus	*undecimdentatus*	0.51	0.00	2.7	12.7	0.0
Pisidia	*longicornis*	0.86	0.00	13.5	7.5	0.0
Berthella	*plumula*	0.45	0.00	5.4	11.6	0.0
Comarmondia	*gracilis*	0.31	0.00	2.7	16.9	0.0
Balanus	*perforatus*	1.28	0.00	5.4	3.8	0.0
Tectura	*virginea*	0.33	0.00	2.7	12.5	0.0
Ciliata	*mustela*	0.25	0.00	2.7	16.3	0.0
Liocarcinus	*marmoreus*	0.34	0.00	2.7	11.2	0.0
Nudibranchia	*spp.*	0.31	0.00	10.8	12.1	0.0
Gouldia	*minima*	1.09	0.00	5.4	3.4	0.0
Jujubinus	*spp.*	0.9	0.00	2.7	3.8	0.0
Gari	*tellinella*	0.47	0.00	5.4	7.2	0.0
Holothurioidea	*spp.*	0.26	0.00	2.7	11.6	0.0
Pandora	*inaequivalvis*	0.25	0.00	2.7	8.3	0.0
Modiolus	*adriaticus*	0.24	0.00	5.4	7.6	0.0
Marphysa	*spp.*	0.3	0.00	2.7	6.1	0.0
Philine	*aperta*	0.08	0.00	5.4	12.8	0.0
Anemonia	*viridis*	0.25	0.00	2.7	3.7	0.0

Strate CR : biomasse de crépidules supérieure ou égale à 2500 g PS.m^2 (26 points) - Ni : Abondance ; Bi = Biomasse (g PS) ; D = Dominance ; P = Présence

Surface échantillonnée (m²) : 107.2

Nt 192796

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	181561	94.17	100.0	15.2	1428.1
Styela	*coriacea*	4424	2.29	92.3	15.7	36.0
Anomia	*ephippium*	1437	0.75	92.3	19.7	14.7
Semibalanus	*balanoides*	265	0.14	30.8	40.8	5.6
Chlamys	*varia*	454	0.24	69.2	22.3	5.2
Hinia	*reticulata*	465	0.24	92.3	19.8	4.8
Calyptraea	*chinensis*	772	0.40	61.5	10.9	4.4
Pisidia	*longicornis*	215	0.11	38.5	21.3	2.4
Eurynome	*spp.*	307	0.16	65.4	13.6	2.2
Liocarcinus	*arcuatus*	146	0.08	61.5	20.1	1.5
Modiolus	*barbatus*	110	0.06	50.0	26.0	1.5
Ocenebra	*erinacea*	148	0.08	69.2	18.3	1.4
Acanthochitona	*spp.*	119	0.06	50.0	20.8	1.3
Venerupis	*senegalensis*	64	0.03	23.1	37.0	1.2
Aequipecten	*opercularis*	187	0.10	53.8	12.3	1.2
Elminius	*modestus*	43	0.02	3.8	47.7	1.1
Ophiura	*albida*	112	0.06	34.6	17.2	1.0
Gibbula	*cineraria*	55	0.03	46.2	32.2	0.9
Hinia	*incrassata*	60	0.03	42.3	26.8	0.8
Paguridae	*spp.*	101	0.05	88.5	15.7	0.8
Ascidiella	*spp.*	88	0.05	69.2	17.6	0.8
Molgula	*spp.*	88	0.05	30.8	16.9	0.8
Gibbula	*magus*	94	0.05	57.7	15.5	0.8
Tectura	*virginea*	40	0.02	7.7	35.5	0.7
Aporrhais	*pespelecani*	43	0.02	30.8	28.7	0.6
Chlamys	*distorta*	44	0.02	53.8	27.1	0.6
Pilumnus	*hirtellus*	35	0.02	38.5	29.1	0.5
Galathea	*spp.*	97	0.05	26.9	10.2	0.5
Psammechinus	*miliaris*	88	0.05	46.2	11.1	0.5
Ophiothrix	*fragilis*	118	0.06	26.9	8.3	0.5
Modiolarca	*tumida*	30	0.02	38.5	32.0	0.5
Ostrea	*edulis*	21	0.01	34.6	44.3	0.5
Inachus	*spp.*	56	0.03	57.7	16.3	0.5
Hiatella	*arctica*	27	0.01	38.5	31.1	0.4
Nucula	*nucleus*	42	0.02	38.5	19.6	0.4
Diodora	*graeca*	41	0.02	53.8	19.0	0.4
Marphysa	*spp.*	15	0.01	23.1	51.7	0.4
Buccinum	*undatum*	30	0.02	53.8	21.6	0.3
Chamelea	*gallina*	35	0.02	26.9	18.1	0.3
Turritella	*communis*	45	0.02	30.8	13.7	0.3
Lacuna	*pallidula*	38	0.02	30.8	16.2	0.3
Hermonia	*hystrix*	34	0.02	38.5	17.2	0.3
Sipuncula	*spp.*	18	0.01	26.9	28.8	0.3
Phallusia	*mammillata*	37	0.02	34.6	11.8	0.2
Carcinus	*maenas*	7	0.00	11.5	58.4	0.2
Thyone	*fusus*	25	0.01	26.9	16.0	0.2
Tapes	*decussatus*	4	0.00	3.8	100.0	0.2
Ascidiacea	*spp.*	25	0.01	11.5	14.9	0.2
Paracentrotus	*lividus*	16	0.01	7.7	22.7	0.2
Gouldia	*minima*	21	0.01	26.9	17.0	0.2
Gobiidae	*spp.*	21	0.01	38.5	15.9	0.2
Callionymus	*lyra*	17	0.01	38.5	19.6	0.2
Apletodon	*dentatus*	14	0.01	34.6	22.4	0.2
Anemonia	*viridis*	20	0.01	11.5	15.7	0.2
Ebalia	*spp.*	15	0.01	34.6	17.7	0.1
Styela	*clava*	16	0.01	23.1	16.5	0.1
Balanus	*perforatus*	15	0.01	23.1	16.4	0.1
Gari	*fervensis*	8	0.00	11.5	28.5	0.1
Plagiocardium	*papillosum*	19	0.01	34.6	11.7	0.1
Porifera	*spp.*	16	0.01	61.5	13.9	0.1
Liocarcinus	*pusillus*	26	0.01	23.1	8.4	0.1
Atelecyclus	*undecimdentatus*	4	0.00	11.5	54.2	0.1
Clausinella	*fasciata*	26	0.01	23.1	8.3	0.1
Lyonsia	*norwegica*	18	0.01	26.9	11.6	0.1
Hexacorallia	*spp.*	13	0.01	19.2	15.3	0.1
Holothurioidea	*spp.*	4	0.00	11.5	49.7	0.1
Venus	*verrucosa*	14	0.01	26.9	14.1	0.1
Macropodia	*spp.*	13	0.01	38.5	13.6	0.1
Haliotis	*tuberculata*	3	0.00	7.7	57.7	0.1
Cucumariidae	*spp.*	8	0.00	15.4	21.2	0.1
Venerupis	*rhomboides*	21	0.01	23.1	7.7	0.1
Jujubinus	*spp.*	15	0.01	7.7	10.8	0.1
Glycymeris	*glycymeris*	11	0.01	11.5	14.6	0.1
Platyhelminthes	*spp.*	4	0.00	7.7	38.1	0.1
Sepia	*officinalis*	3	0.00	11.5	47.3	0.1
Calliostoma	*zizyphinum*	10	0.01	30.8	13.6	0.1
Berthella	*plumula*	4	0.00	15.4	33.1	0.1
Capulus	*ungaricus*	3	0.00	3.8	41.6	0.1
Pecten	*maximus*	12	0.01	30.8	10.0	0.1
Dosinia	*exoleta*	5	0.00	11.5	23.3	0.1
Crassostrea	*gigas*	1	0.00	3.8	100.0	0.1
Echiura	*spp.*	1	0.00	3.8	100.0	0.1
Henricia	*sanguinolenta*	1	0.00	3.8	100.0	0.1
Hippocampus	*hippocampus*	1	0.00	3.8	100.0	0.1
Spatangus	*purpureus*	1	0.00	3.8	100.0	0.1
Alcyonium	*digitatum*	7	0.00	15.4	13.6	0.0
Labridae	*spp.*	5	0.00	15.4	14.3	0.0

Bt 445490.26

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Crepidula	***fornicata***	436787.5	98.05	100.0	15.2	1486.9
Chlamys	*varia*	1463.32	0.33	69.2	22.3	7.3
Styela	*coriacea*	988.34	0.22	92.3	15.7	3.5
Modiolus	*barbatus*	582.25	0.13	50.0	26.0	3.4
Hinia	*reticulata*	758.74	0.17	92.3	19.8	3.4
Venerupis	*senegalensis*	307.7	0.07	23.1	37.0	2.6
Glycymeris	*glycymeris*	585.4	0.13	11.5	14.6	1.9
Ostrea	*edulis*	150.19	0.03	34.6	44.3	1.5
Pecten	*maximus*	665.58	0.15	30.8	10.0	1.5
Ocenebra	*erinacea*	357.74	0.08	69.2	18.3	1.5
Aporrhais	*pespelecani*	216.85	0.05	30.8	28.7	1.4
Aequipecten	*opercularis*	374.88	0.08	53.8	12.3	1.0
Venus	*verrucosa*	258.83	0.06	26.9	14.1	0.8
Buccinum	*undatum*	158.36	0.04	53.8	21.6	0.8
Sphaerechinus	*granularis*	65	0.01	3.8	38.9	0.6
Anomia	*ephippium*	116.77	0.03	92.3	19.7	0.5
Tapes	*decussatus*	22.24	0.00	3.8	100.0	0.5
Porifera	*spp.*	147.91	0.03	61.5	13.9	0.5
Chlamys	*distorta*	70.59	0.02	53.8	27.1	0.4
Liocarcinus	*arcuatus*	92.73	0.02	61.5	20.1	0.4
Gibbula	*magus*	100.04	0.02	57.7	15.5	0.3
Semibalanus	*balanoides*	37.8	0.01	30.8	40.8	0.3
Carcinus	*maenas*	24.44	0.01	11.5	58.4	0.3
Echinus	*esculentus*	91.5	0.02	11.5	11.8	0.2
Acanthochitona	*spp.*	50.14	0.01	50.0	20.8	0.2
Gibbula	*cineraria*	31.76	0.01	46.2	32.2	0.2
Paracentrotus	*lividus*	44	0.01	7.7	22.7	0.2
Calyptraea	*chinensis*	77.58	0.02	61.5	10.9	0.2
Crassostrea	*gigas*	7.8	0.00	3.8	100.0	0.2
Eurynome	*spp.*	57.09	0.01	65.4	13.6	0.2
Chamelea	*gallina*	40.04	0.01	26.9	18.1	0.2
Turritella	*communis*	50.13	0.01	30.8	13.7	0.2
Atelecyclus	*undecimdentatus*	12.58	0.00	11.5	54.2	0.2
Psammechinus	*miliaris*	55.13	0.01	46.2	11.1	0.1
Haliotis	*tuberculata*	8.52	0.00	7.7	57.7	0.1
Lacuna	*pallidula*	30.34	0.01	30.8	16.2	0.1
Sepia	*officinalis*	10.3	0.00	11.5	47.3	0.1
Calliostoma	*zizyphinum*	32.46	0.01	30.8	13.6	0.1
Clausinella	*fasciata*	48.73	0.01	23.1	8.3	0.1
Pilumnus	*hirtellus*	13	0.00	38.5	29.1	0.1
Gari	*fervensis*	13.1	0.00	11.5	28.5	0.1
Necora	*puber*	26.65	0.01	3.8	13.7	0.1
Inachus	*spp.*	22.08	0.00	57.7	16.3	0.1
Elminius	*modestus*	7.5	0.00	3.8	47.7	0.1
Nucula	*nucleus*	17.75	0.00	38.5	19.6	0.1
Asterias	*rubens*	65	0.01	7.7	5.2	0.1
Hinia	*incrassata*	12.07	0.00	42.3	26.8	0.1
Cucumariidae	*spp.*	14.84	0.00	15.4	21.2	0.1
Hermonia	*hystrix*	18.07	0.00	38.5	17.2	0.1
Thyone	*fusus*	19	0.00	26.9	16.0	0.1
Hippocampus	*hippocampus*	3	0.00	3.8	100.0	0.1
Dosinia	*exoleta*	11.95	0.00	11.5	23.3	0.1
Diodora	*graeca*	12.63	0.00	53.8	19.0	0.1
Pisidia	*longicornis*	10.93	0.00	38.5	21.3	0.1
Ophiothrix	*fragilis*	23.42	0.01	26.9	8.3	0.0
Molgula	*spp.*	11.13	0.00	30.8	16.9	0.0
Henricia	*sanguinolenta*	1.84	0.00	3.8	100.0	0.0
Gouldia	*minima*	10.44	0.00	26.9	17.0	0.0
Galathea	*spp.*	17.23	0.00	26.9	10.2	0.0
Paguridae	*spp.*	11.15	0.00	88.5	15.7	0.0
Ophiura	*albida*	10.01	0.00	34.6	17.2	0.0
Tectura	*virginea*	4.75	0.00	7.7	35.5	0.0
Marphysa	*spp.*	3.05	0.00	23.1	51.7	0.0
Ascidiella	*spp.*	8.43	0.00	69.2	17.6	0.0
Ebalia	*spp.*	8.06	0.00	34.6	17.7	0.0
Phallusia	*mammillata*	11.96	0.00	34.6	11.8	0.0
Venerupis	*rhomboides*	18.01	0.00	23.1	7.7	0.0
Plagiocardium	*papillosum*	10.81	0.00	34.6	11.7	0.0
Anemonia	*viridis*	7.9	0.00	11.5	15.7	0.0
Balanus	*perforatus*	7.24	0.00	23.1	16.4	0.0
Capulus	*ungaricus*	2.8	0.00	3.8	41.6	0.0
Callionymus	*lyra*	4.79	0.00	38.5	19.6	0.0
Lyonsia	*norwegica*	7.88	0.00	26.9	11.6	0.0
Spatangus	*purpureus*	0.9	0.00	3.8	100.0	0.0
Holothurioidea	*spp.*	1.78	0.00	11.5	49.7	0.0
Sipuncula	*spp.*	2.89	0.00	26.9	28.8	0.0
Hiatella	*arctica*	2.51	0.00	38.5	31.1	0.0
Liocarcinus	*pusillus*	8.24	0.00	23.1	8.4	0.0
Gobiidae	*spp.*	4.05	0.00	38.5	15.9	0.0
Dosinia	*lupinus*	1.2	0.00	3.8	53.6	0.0
Styela	*clava*	3.07	0.00	23.1	16.5	0.0
Tapes	*aureus*	4.79	0.00	11.5	10.2	0.0
Modiolarca	*tumida*	1.42	0.00	38.5	32.0	0.0
Jujubinus	*spp.*	4.1	0.00	7.7	10.8	0.0
Apletodon	*dentatus*	1.9	0.00	34.6	22.4	0.0
Circomphalus	*casina*	2.52	0.00	3.8	16.1	0.0
Xantho	*pilipes*	1.1	0.00	3.8	31.9	0.0

Taxon	espèce	Ni	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Palliolum	*tigerinum*	2	0.00	7.7	34.7	0.0
Anseropoda	*placenta*	6	0.00	23.1	9.9	0.0
Echinus	*esculentus*	5	0.00	11.5	11.8	0.0
Dosinia	*lupinus*	1	0.00	3.8	53.6	0.0
Lepidonotus	*squamatus*	1	0.00	3.8	53.6	0.0
Asterias	*rubens*	8	0.00	7.7	5.2	0.0
Sphaerechinus	*granularis*	1	0.00	3.8	38.9	0.0
Aplysia	*punctata*	3	0.00	7.7	13.0	0.0
Circomphalus	*casina*	2	0.00	3.8	16.1	0.0
Xantho	*pilipes*	1	0.00	3.8	31.9	0.0
Tapes	*aureus*	3	0.00	11.5	10.2	0.0
Pinnotheres	*pisum*	1	0.00	3.8	28.8	0.0
Calliactis	*parasitica*	3	0.00	3.8	9.5	0.0
Caridea	*spp.*	3	0.00	11.5	8.9	0.0
Trivia	*arctica*	1	0.00	3.8	18.9	0.0
Xantho	*incisus*	1	0.00	3.8	18.9	0.0
Melanella	*alba*	1	0.00	3.8	17.8	0.0
Syngnathus	*spp.*	2	0.00	7.7	7.9	0.0
Necora	*puber*	1	0.00	3.8	13.7	0.0
Spisula	*elliptica*	1	0.00	3.8	12.3	0.0
Taurulus	*bubalis*	1	0.00	3.8	9.5	0.0
Philine	*aperta*	1	0.00	3.8	9.1	0.0
Modiolus	*adriaticus*	1	0.00	3.8	5.4	0.0
Gari	*tellinella*	1	0.00	3.8	5.1	0.0
Abra	*alba*	1	0.00	3.8	4.5	0.0
Nudibranchia	*spp.*	1	0.00	3.8	4.3	0.0
Parvicardium	*exiguum*	1	0.00	3.8	2.6	0.0

Taxon	espèce	Bi	D (%)	Fréq (%)	P (%)	DxP
Palliolum	*tigerinum*	0.86	0.00	7.7	34.7	0.0
Xantho	*incisus*	1.5	0.00	3.8	18.9	0.0
Echiura	*spp.*	0.25	0.00	3.8	100.0	0.0
Alcyonium	*digitatum*	1.82	0.00	15.4	13.6	0.0
Calliactis	*parasitica*	2.4	0.00	3.8	9.5	0.0
Labridae	*spp.*	1.27	0.00	15.4	14.3	0.0
Platyhelminthes	*spp.*	0.45	0.00	7.7	38.1	0.0
Ascidiacea	*spp.*	1.15	0.00	11.5	14.9	0.0
Spisula	*elliptica*	1.39	0.00	3.8	12.3	0.0
Anseropoda	*placenta*	1.67	0.00	23.1	9.9	0.0
Hexacorallia	*spp.*	0.96	0.00	19.2	15.3	0.0
Macropodia	*spp.*	1.08	0.00	38.5	13.6	0.0
Taurulus	*bubalis*	1	0.00	3.8	9.5	0.0
Berthella	*plumula*	0.19	0.00	15.4	33.1	0.0
Aplysia	*punctata*	0.39	0.00	7.7	13.0	0.0
Syngnathus	*spp.*	0.6	0.00	7.7	7.9	0.0
Trivia	*arctica*	0.23	0.00	3.8	18.9	0.0
Modiolus	*adriaticus*	0.8	0.00	3.8	5.4	0.0
Melanella	*alba*	0.16	0.00	3.8	17.8	0.0
Caridea	*spp.*	0.24	0.00	11.5	8.9	0.0
Lepidonotus	*squamatus*	0.03	0.00	3.8	53.6	0.0
Parvicardium	*exiguum*	0.6	0.00	3.8	2.6	0.0
Gari	*tellinella*	0.3	0.00	3.8	5.1	0.0
Pinnotheres	*pisum*	0.05	0.00	3.8	28.8	0.0
Nudibranchia	*spp.*	0.3	0.00	3.8	4.3	0.0
Philine	*aperta*	0.13	0.00	3.8	9.1	0.0
Abra	*alba*	0.2	0.00	3.8	4.5	0.0

Plan d'échantillonnage de la mégafaune rade de Brest en 2000

G.P.S. *Côte de la Manche* 2000 (degrés minutes décimales ; référentiel Europe 50)

Points	Longitude (W)	Latitude (N)	Séd
C001	004°32,000	48°21,170	CG
C002	004°31,250	48°21,500	CG
C003	004°30,500	48°21,750	GS
C004	004°29,750	48°21,500	GS
C007	004°29,563	48°20,830	CG
C008	004°31,250	48°20,500	CG
C010	004°29,000	48°20,500	CG
C011	004°29,750	48°20,170	GS
C012	004°28,250	48°20,170	GV
C013	004°29,000	48°19,830	GS
C014	004°29,750	48°19,670	SA
C015	004°29,000	48°19,170	SA
C016	004°28,250	48°19,170	CG
C017	004°27,500	48°19,170	CG
C018	004°27,312	48°19,500	SA
C019	004°27,687	48°20,000	GV
C020	004°27,125	48°20,170	GV
C021	004°27,875	48°20,670	CG
C022	004°26,750	48°20,670	GV
C023	004°27,500	48°21,000	VA
C024	004°28,250	48°21,170	VA
C025	004°29,000	48°21,170	GV
C026	004°28,812	48°21,670	VA
C027	004°27,875	48°21,500	GS
C028	004°26,937	48°21,500	MA
C029	004°29,000	48°22,170	SA
C029bis	004°29,000	48°22,170	SA
C030	004°28,250	48°22,080	SA
C031	004°27,500	48°21,830	VA
C032	004°26,563	48°21,910	MA
C033	004°28,250	48°22,410	SA
C034	004°27,500	48°22,410	SA
C035	004°27,500	48°22,830	VA
C036	004°26,750	48°22,830	SA
C037	004°25,062	48°22,750	MA
C038	004°25,250	48°23,080	CR
C039	004°25,250	48°23,410	VA
C040	004°24,500	48°23,170	CR
C041	004°23,750	48°23,410	CR
C042	004°23,000	48°23,670	CR
C043	004°21,875	48°24,170	CR
C044	004°31,250	48°20,170	CG
C045	004°30,500	48°20,170	SA
C047	004°30,500	48°19,830	SA
C048	004°32,187	48°19,080	VA
C049	004°30,500	48°19,170	SA
C050	004°29,937	48°19,250	SA
C050bis	004°29,937	48°19,250	SA
C051	004°31,250	48°18,830	VA
C052	004°30,687	48°18,830	VA
C053	004°29,563	48°19,000	SA
C054	004°29,080	48°18,750	SA
C055	004°28,250	48°18,670	GV
C056	004°27,500	48°18,830	CG
C057	004°32,000	48°18,580	VA
C058	004°31,250	48°18,410	VA
C059	004°32,563	48°18,250	VA
C060	004°32,000	48°18,000	VA
C061	004°27,500	48°18,500	CG
C062	004°29,000	48°18,170	VA
C063	004°28,250	48°18,170	SA
C064	004°27,500	48°18,170	CR
C065	004°29,750	48°18,000	VA
C066	004°29,937	48°17,500	VA
C067	004°29,000	48°17,500	VA
C068	004°27,312	48°17,830	MA
C069	004°26,750	48°19,500	SA
C070	004°26,750	48°19,170	SA
C071	004°26,750	48°18,830	SA
C072	004°26,750	48°18,500	GS
C073	004°26,750	48°18,170	SA
C074	004°26,375	48°17,830	MA
C075	004°26,000	48°19,410	MA
C076	004°26,000	48°19,000	MA
C077	004°26,000	48°18,670	SA
C078	004°26,000	48°18,250	SA
C079	004°25,250	48°19,830	MA
C080	004°25,250	48°19,410	MA
C081	004°25,250	48°19,170	VA
C082	004°25,250	48°18,830	VA
C083	004°25,250	48°18,500	SA
C084	004°25,250	48°18,170	MA
C085	004°25,250	48°17,830	MA
C086	004°24,687	48°19,170	MA
C087	004°24,500	48°19,410	MA
C088	004°24,500	48°17,500	MA
C089	004°24,312	48°17,000	MA
C090	004°24,125	48°17,910	MA
C091	004°23,750	48°19,170	MA
C092	004°23,750	48°17,580	CR
C093	004°23,750	48°17,170	MA
C094	004°23,563	48°16,750	MA
C095	004°23,000	48°19,330	MA
C096	004°23,000	48°19,000	MA
C097	004°23,000	48°17,670	MA
C098	004°23,000	48°17,330	MA
C099	004°22,812	48°16,910	MA
C100	004°22,250	48°19,330	MA
C101	004°22,250	48°19,000	CR
C102	004°22,250	48°18,670	MA
C103	004°22,250	48°18,330	VA
C104	004°22,250	48°17,910	MA
C105	004°22,250	48°17,580	MA
C106	004°22,250	48°17,170	MA
C108	004°21,687	48°19,170	CR
C109	004°21,500	48°20,170	VA
C110	004°21,500	48°19,500	MA
C111	004°21,500	48°18,830	MA
C112	004°21,500	48°18,330	VA
C113	004°21,500	48°17,580	MA
C114	004°21,500	48°17,250	MA
C116	004°20,750	48°19,830	VA
C117	004°20,750	48°18,910	MA
C118	004°20,375	48°18,500	VA
C119	004°20,750	48°18,080	MA
C120	004°20,750	48°17,410	MA
C121	004°20,563	48°19,500	MA
C122	004°20,375	48°19,170	MA
C123	004°20,187	48°17,670	MA
C125	004°20,000	48°19,500	MA
C126	004°20,000	48°18,170	MA
C127	004°19,625	48°18,670	CR
C128	004°19,437	48°19,830	VA
C129	004°19,250	48°18,830	MA
C130	004°19,250	48°18,250	MA
C131	004°19,250	48°17,830	MA
C132	004°18,500	48°18,670	MA
C133	004°18,500	48°18,410	MA
C134	004°18,500	48°18,170	MA
C135	004°17,750	48°18,500	MA
C136	004°17,750	48°18,170	CR
C137	004°17,000	48°18,580	MA
C138	004°17,000	48°18,250	VA
C139	004°15,500	48°18,080	CR
C140	004°14,937	48°17,50	CR
C141	004°15,500	48°17,080	VA
KE01	004°25,062	48°22,410	MA
KE02	004°26,563	48°22,410	MA
KE03	004°26,375	48°22,410	MA
KE05	004°26,000	48°22,410	MA
KE06	004°25,812	48°22,410	MA
KE07	004°25,625	48°22,410	MA
KE08	004°25,437	48°22,410	MA
KE09	004°25,250	48°22,410	MA
KE10	004°26,000	48°22,750	CR
KE11	004°26,000	48°22,670	MA
KE12	004°26,000	48°22,580	MA
KE13	004°26,000	48°22,500	MA
KE14	004°26,000	48°22,330	MA
KE15	004°26,000	48°22,250	MA
KE16	004°26,000	48°22,170	MA
KE17	004°26,000	48°22,080	CR
RO01	004°31,812	48°19,330	VA
RO02	004°31,625	48°19,500	SA
RO03	004°31,437	48°19,330	CR
RO04	004°31,250	48°19,330	CR
RO05	004°31,062	48°19,330	CR
RO06	004°30,875	48°19,330	SA
RO07	004°30,687	48°19,330	CR
RO09	004°32,000	48°19,330	VA
RO10	004°31,437	48°19,670	SA
RO11	004°31,437	48°19,580	SA
RO12	004°31,437	48°19,500	SA
RO13	004°31,437	48°19,410	CR
RO14	004°31,437	48°19,250	CR
RO15	004°31,437	48°19,170	VA
RO16	004°31,437	48°19,080	CR
RO17	004°31,062	48°19,170	CR
RO18	004°31,625	48°19,330	SA
RO19	004°31,437	48°19,000	VA
RZ01	004°24,500	48°18,500	VA
RZ02	004°24,312	48°18,500	CR
RZ03	004°24,125	48°18,500	VA
RZ04	004°23,937	48°18,500	VA
RZ05	004°23,750	48°18,500	CR
RZ06	004°23,563	48°18,500	CR
RZ07	004°23,375	48°18,500	VA
RZ08	004°23,187	48°18,500	VA
RZ09	004°23,000	48°18,500	VA
RZ10	004°24,125	48°18,830	MA
RZ11	004°24,125	48°18,750	MA
RZ12	004°24,125	48°18,670	MA
RZ13	004°24,125	48°18,580	MA
RZ14	004°23,375	48°18,410	MA
RZ15	004°23,375	48°18,330	MA
RZ16	004°23,375	48°18,250	MA
RZ17	004°23,375	48°18,170	MA

Alimentation (valeurs moyennes)

	Date	PScoq (g)	chl.*a* (µg/g)	phéo.*a* (µg/g)	δ ^{15}N	δ ^{13}C	C/N
	24/02/2000	5.88	1.28	7.33	8.63	-16.04	4.73
	15/03/2000	6.00	4.54	21.14	8.50	-15.82	4.49
	10/04/2000	7.18	2.89	47.66	8.47	-15.68	4.50
	26/04/2000	6.91	3.75	42.61	8.39	-15.69	4.35
	04/05/2000	6.17	9.57	71.21	8.58	-15.44	4.45
	12/05/2000	5.67	2.08	31.14	8.28	-15.61	4.58
	17/05/2000	6.93	14.85	110.57	7.84	-15.55	4.39
	19/05/2000	4.12	7.87	111.44	8.02	-15.83	4.60
	30/05/2000	4.46	6.84	29.86	7.67	-15.55	4.50
	09/06/2000	5.88	13.03	87.41	7.82	-15.74	4.65
	26/06/2000	6.28	4.16	78.29			
	10/07/2000	6.62	4.88	68.26			
	09/08/2000	5.51	1.36	19.95	8.44	-16.56	4.69
	14/09/2000	7.44	4.58	43.90	8.39	-15.93	4.99
	13/10/2000	7.17	1.42	16.15	8.07	-16.42	5.01
BM-3	17/05/2000 07:30	6.66	6.28	70.43			
BM	17/05/2000 11:15	6.93	6.96	71.54	8.22	-15.95	4.49
PM-3	17/05/2000 14:15	4.46	13.97	111.20			
PM	17/05/2000 17:00	3.15	14.85	110.57	7.84	-15.55	4.39
BM-3	19/05/2000 08:45	6.28	7.56	97.51			
BM	19/05/2000 12:45	9.35	7.58	134.93	7.89	-15.77	4.44
PM-3	19/05/2000 15:15	4.35	6.77	106.52			
PM	19/05/2000 18:15	4.12	7.87	111.44	8.02	-15.83	4.60

Pontes

Date	N-crf	N-F	N-Fo	% crfo	% F	% Fo
27/04/1999	189		19	10.1		
21/05/1999	129		24	18.6		
16/06/1999	125		13	10.4		
30/06/1999	99		8	8.1		
10/07/1999	186		12	6.5		
30/07/1999	116		13	11.2		
27/08/1999	182		10	5.5		
13/09/1999	366	62	11	3.0	16.9	17.7
13/10/1999	321	71	2	0.6	22.1	2.8
12/11/1999	434	79	1	0.2	18.2	1.3
07/12/1999	130	47	0	0.0	36.2	0.0
23/01/2000	460	105	0	0.0	22.8	0.0
18/02/2000	83	27	2	2.4	32.5	7.4
03/03/2000	206	60	12	5.8	29.1	20.0
17/03/2000	135	36	13	9.6	26.7	36.1
01/04/2000	88	34	17	19.3	38.6	50.0
19/04/2000	100	30	17	17.0	30.0	56.7
04/05/2000	266	58	37	13.9	21.8	63.8
17/05/2000	135	27	22	16.3	20.0	81.5
24/05/2000	224	56	48	21.4	25.0	85.7
08/06/2000	142	28	19	13.4	19.7	67.9
26/06/2000	275	54	26	9.5	19.6	48.1
24/07/2000	499	86	49	9.8	17.2	57.0
11/08/2000	282	53	23	8.2	18.8	43.4
24/08/2000	170	62	22	12.9	36.5	35.5
14/09/2000	100	27	3	3.0	27.0	11.1
11/10/2000	87	33	2	2.3	37.9	6.1

Fréquences (%) du nombre de crépidules par base et des positions pour les crépidules en phorésie sur *Pecten maximus* (N=995 bases)

%Ncrf/ch

Date/Ncrf	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	%crf/ch	%crf sur ch2r	%isolé
27/04/99	54	14	13	4	3	3	3	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	79	22	21
21/05/99	41	13	10	5	5	8	10	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	88	15	13
16/06/99	49	20	6	8	8	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	4	20
30/06/99	39	24	13	8	8	5	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	84	6	16
10/07/99	41	14	9	12	10	3	3	0	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	87	18	13
30/07/99	57	14	10	6	6	0	6	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	6	25
27/08/99	26	21	4	13	13	11	4	2	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	93	12	7
13/09/99	45	13	9	12	9	5	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	83	24	17
13/10/99	40	16	14	9	7	9	3	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	87	16	13
12/11/99	32	14	5	7	11	7	7	4	3	1	0	4	1	1	0	3	0	1	93	32	7
07/12/99	53	28	8	6	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	72	12	28
23/01/00	47	22	6	3	8	5	5	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	82	20	18
03/03/00	59	18	6	0	6	0	3	0	6	3	0	0	0	0	0	0	0	0	76	19	24
01/04/00	50	27	9	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	73	10	27
04/05/00	43	20	5	9	5	11	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	85	19	15
24/05/00	48	25	16	2	0	7	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	13	23
26/06/00	45	20	9	9	5	5	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	82	14	18
24/07/00	32	19	18	12	3	6	4	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	90	9	10
24/08/00	51	16	8	14	3	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	2	23

%crf/Pos

Date/Ncrf	A	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	B	B1	B2	C	C1	C2	D	D1	D2	D3	D4
27/04/99	12	28	23	12	7	4	3	1	1	1	1	3	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0
21/05/99	11	21	21	11	8	6	4	3	2	0	0	6	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1
16/06/99	21	23	18	13	11	7	4	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30/06/99	16	26	25	13	10	6	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10/07/99	15	25	21	15	6	5	3	1	0	0	0	2	4	2	1	0	0	0	0	0	0	0
30/07/99	24	21	21	13	8	6	3	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27/08/99	6	23	22	16	14	7	5	3	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
13/09/99	12	31	23	18	9	4	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13/10/99	10	26	23	15	9	7	3	2	0	0	0	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
12/11/99	7	23	22	15	11	6	4	3	1	0	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
07/12/99	24	31	28	9	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23/01/00	14	29	22	15	10	5	2	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
03/03/00	16	25	21	13	9	5	5	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
01/04/00	24	29	26	8	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
04/05/00	15	28	21	15	10	5	2	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
24/05/00	12	34	29	15	6	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26/06/00	13	29	27	11	9	2	2	1	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
24/07/00	11	23	23	14	8	5	4	2	2	1	1	5	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0
24/08/00	16	26	24	14	11	3	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

J. Mar. Biol. Ass. U.K. (2000), **80**, 667–673
Printed in the United Kingdom

Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms

Anne Lorrain*[∫], Yves-Marie Paulet*, Laurent Chauvaud*, Nicolas Savoye*, Elisabeth Nézan[†] and Laurent Guérin[‡]

*IUEM-UBO, UMR CNRS 6539, Technopôle Brest-Iroise, Place Copernic, 29280 Plouzané, France. [†]IFREMER-Concarneau, 13 rue de Kérose, 29900 Concarneau, France. [‡]IUEM-UBO, UMR CNRS 6554, Technopôle Brest-Iroise, Place Copernic, 29280 Plouzané, France. [∫]Corresponding author, e-mail: Anne.Lorrain@univ-brest.fr

The aim of this study was to characterize the daily shell growth of *Pecten maximus* from early 1998 to late spring 1999 in the Bay of Brest with a careful qualitative and quantitative description of the pelagic primary production. Our results, in accordance with previous studies, demonstrate that there are episodic declines in the growth rate. Concurrent events of low growth rate and large bottom-concentrations of algae following diatom blooms (*Cerataulina pelagica* or *Rhizosolenia delicatula*), suggests that this high concentration of phytoplankton on the bottom layer may affect food intake or respiratory activity of the scallops by gill clogging or oxygen depletion. In this study, silicic acid or phosphorus are inferred to be limiting factors responsible for the collapse of the spring bloom. Further, we suggest that, in an N-enriched ecosystem, Si or P-limitation and the changing sinking velocities of phytoplankton, could affect the biology of benthic suspension-feeders.

INTRODUCTION

External growth lines provide criteria for studying environmental parameters recorded in the bivalve shell (for a review see Lutz & Rhoads, 1980). In *Pecten maximus* juveniles daily growth lines are visible and reflect the growth history of the animal at a daily-scale. Their shell contains information that allows us to reconstruct past and present-day environments. Immature juveniles are especially appropriate for such studies because of their rapid growth rate and because energy is not allocated from somatic growth to reproduction.

The environmental factors generally considered most important for bivalve growth are food availability, temperature and current speed (Claereboudt et al., 1994; MacDonald & Thomson, 1985). However, growth in *P. maximus* of the Bay of Brest does not completely follow this paradigm (Chauvaud et al., 1998). Indeed food availability measured in the Bay of Brest is not limiting to scallop growth. The studies of Chauvaud et al. (1998) have related growth cessation to the massive sedimentation of diatom blooms or to toxic dinoflagellate blooms. These authors suggested that in 1995 the large aggregates of one species of diatom, *Rhizosolenia delicatula*, could have led to a reduction in feeding due to gill clogging, which in turn led to a cessation in growth.

The present study focused on both phytoplankton dynamics and on the daily growth rate of *P. maximus* juveniles to investigate further the assumption that this trophic source can affect the biology of this suspension-feeder in a coastal ecosystem: the Bay of Brest. Particular attention is paid to the control by the chemical factors (nitrogen (N), phosphorus (P), silicon (Si)) on the dynamics of primary production and, as a result, on the daily growth rate of *Pecten maximus*.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The Bay of Brest (France) is a semi-enclosed area and constitutes one of many coastal macrotidal ecosystems that are receiving increasing inputs of nutrients (Le Pape et al., 1996). Over the last twenty years, N concentrations in rivers have doubled concomitantly with a decrease in the Si-to-N ratio from 2 to 0.33 in coastal seawaters (Le Pape et al., 1996).

Scallops were sampled by dredging in the Roscanvel site (Figure 1). This site (30 m deep) is characterized by heterogeneous sediments and displays one of the most dense scallop populations in the Bay (Grall et al., 1996). Furthermore, it has been used as a reference station for hydrologic parameters since 1977.

Environmental parameters

Environmental parameters monitored in 1999, the most intensively surveyed year, included temperature, salinity, pigment concentrations, suspended matter, nutrients and phytoplankton species composition. Measurements were performed daily during the algal bloom period vs weekly during other periods. Temperature, salinity and fluorescence were recorded using a Sea-bird SBE 19 CTD profiler. Water samples were collected near the bottom and at the surface using 5-l Niskin bottles. For pigment analyses, 1 l of water was filtered through a GF/F filter and stored at −20°C until further analysis. Chlorophyll-*a* and phaeophytin *a* concentrations were estimated using a calibrated Turner 111 fluorometer, according to Lorenzen (1967). For phytoplankton species determination, 100 ml of the sample was preserved with Lugol's solution and kept in darkness. Silicate, nitrogen (ammonium, nitrate, nitrite)

C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences 323 (2000) 815–825
© 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés
S0764446900012324/FLA

Écologie / Ecology

Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest

Gérard Thouzeau[a*], Laurent Chauvaud[a], Jacques Grall[a], Laurent Guérin[a]

[a] Université de Bretagne occidentale – IUEM, UMR 6539 CNRS, technopôle Brest-Iroise, place N.-Copernic, 29280 Plouzané, France

Reçu le 26 janvier 2000 ; accepté le 3 juillet 2000

Présenté par Lucien Laubier

Abstract – Do biotic interactions control pre-recruitment and growth of *Pecten maximus* (L.) in the Bay of Brest? Biotic interactions within benthic megafauna were studied from quantitative dredge samples to investigate their role in the persistence of low scallop, *Pecten maximus*, stocks in the Bay of Brest. The distributions of 148 species of the megafauna and of four age classes of *Pecten maximus* were sampled. Suspension feeders dominate all megabenthic assemblages within the bay. This domination can be related to *Crepidula fornicata* spreading in the bay; however, no direct competition for food between scallops and the slipper limpet (introduced species) has been observed. On the other hand, *Crepidula* spreading leads to major changes in sediment type (silting) in the bay owing to biodeposit production, and silting would be a major factor inducing the decrease in *Pecten maximus* distribution. Predation would not be limiting. Within 10 years, one may predict a strong decrease in the area colonized by scallops in the bay. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

megafauna / *Pecten maximus* / *Crepidula fornicata* / competition / predation / spreading

Résumé – L'étude des interactions biotiques au sein de la mégafaune benthique a pour objet de statuer sur les rôles de la compétition spatio-trophique et de la prédation dans le maintien du stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus*, à un niveau résiduel en rade de Brest. La distribution de l'ensemble des espèces de la mégafaune benthique (148 espèces) ainsi que celle des différentes classes d'âge de *Pecten maximus* ont été étudiées par dragage quantitatif. Au sein de la mégafaune, les suspensivores dominent très nettement l'ensemble des peuplements de la rade de Brest. Cette dominance résulte surtout de la prolifération du Gastéropode *Crepidula fornicata* (espèce introduite) sur les fonds de la baie sans qu'une compétition pour la nourriture ne soit mise en évidence. En revanche, l'expansion de l'aire de répartition de ce gastéropode s'accompagne d'une modification profonde de la nature du sédiment (envasement) liée à la production de biodépôts. L'envasement du sédiment serait à l'origine de la diminution de l'aire de répartition de *P. maximus*. La prédation ne semble pas constituer un facteur déterministe dans l'évolution du gisement coquillier. Une réduction notable de l'aire colonisée par *P. maximus* est prévisible dans les 10 ans à venir. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

mégafaune / *Pecten maximus* / *Crepidula fornicata* / distribution / compétition / prédation

* Correspondance et tiré à part : gerard.thouzeau@univ-brest.fr

Remarkable invasion of the Bay of Brest (France) by *Crepidula fornicata*: spread, stock assessment and potential impacts on the megabenthos

Gérard Thouzeau[1], Laurent Chauvaud[1], Laurent Guérin[2] and Jacques Grall[1]
[1] IUEM-UBO, UMR CNRS 6539, Technopôle Brest-Iroise, Place Copernic, 29280 Plouzané, France.
[2] IUEM-UBO, UMR CNRS 6554, Technopôle Brest-Iroise, Place Copernic, 29280 Plouzané, France.

Abbreviated title : Proliferation of *Crepidula fornicata* in the Bay of Brest

KEY WORDS : *Crepidula fornicata*, introduced species, proliferation, impact on megabenthos

Abstract

Biological invasion of the Bay of Brest by the slipper limpet, *Crepidula fornicata*, a native of the East coast of USA, has been progressive since its introduction in 1945-46. However, the distribution area, total abundance and total biomass of slipper limpets have considerably increased between 1978 and 1995 (3.238×10^9 individuals for 12,878 tons DW and 18,651 tons WW), whereas the species has moved to deeper waters. The year-class distribution suggests that recruitment varies substantially at the Bay scale and that settlement of pioneer individuals in a zone would favour recruitment at this site in the following years. Spreading led to major changes in sediment structure (silting) and benthic megafaunal assemblages. Biodeposit production by the slipper limpet population would be ca. 45,296 t DW $year^{-1}$ (846,355 t WW $year^{-1}$) and 11,324 t DW $year^{-1}$ of organic matter. A density-dependent relationship between *Crepidula* and the associated megafaunal species was observed, thanks to the microhabitats created by the slipper limpet clumps. The average total biomass and density of the *Crepidula* stratum were respectively 8 to 27 and 11 to 45 times higher than those of other strata. The impact of *C. fornicata* on the associated megafauna differs as a function of the biosedimentary strata, with similar densities of slipper limpets generating contrasting effects. However, increasing slipper limpet density is generally associated with increasing abundance and biomass of other suspension feeders, which may benefit from the trophic flux generated by active filtration by slipper limpets, but not in that of carnivores suggesting low predator-prey interactions. The distribution of *C. fornicata* was not significantly related to those of either *Aequipecten opercularis* or *Pecten maximus* over the whole bay, but a positive density-dependent relationship was observed between *C. fornicata* and *Chlamys varia*. The extension of the area colonized by *C. fornicata* in the Bay of Brest induces major changes in benthic assemblages through sediment homogenization. One may predict a reduction of the megafaunal species richness at the Bay scale from 150 to ca. 80 species.

1. Introduction

Biological invasions by alien species of aquatic ecosystems is a well-known phenomenon (e.g. Carlton, 1989, 1992; ; Carlton et al., 1990; Lodge, 1993; Carlton and Geller, 1993; Boudouresque, 1994; Grosholz et al., 1995; Claudi and Leach, 1999). When proliferating, such species have major ecological impacts on their new environment and produce global homogenization of the earth's biota. The introduction of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in fresh waters of North America (Morton, 1996) and those of various benthic species in marine and estuarine environments, including *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea (Meinesz and Boudouresque, 1996), *Potamocorbula amurensis* in San Fransisco Bay (Carlton et al., 1990), *Carcinus maenas* in central California (Grosholz and Ruiz, 1995), *Corbicula fluminea* on the east coast of USA (Cohen et al., 1984), **crabe bleu ? sur côte Est USA** (Lambert et al., 1992) and *Crepidula fornicata* in western Europe (Barnes et al., 1973; Sauriau et al., 1998; Thouzeau et al., 2000; see also Essink, 1988 for invasive native species of the east coast of USA) are best exemples. They can also provide clues to longstanding issues in the study of community structure (e.g. importance of complexity and stability, competition and predation, keystone species ; eg. Carlton, 1992; Lodge, 1993). Over long time scales (2000 to 20 million years), and on all spatial scales, species range changes occur constantly and are an important structuring force of natural communities (Hengeveld, 1989; Vermeij, 1991; Lodge, 1993). On timescales of decades to years, many species ranges also fluctuate as a result of alteration in climate and biological interactions (Hengeveld, 1989). Thus, biological invasions are common-place in nature and should not, in general, be viewed as abnormal ecological processes.

Several exotic species are known from the Bay of Brest (Brittany ; France) but in low abundance (*Ocenebra erinacea, Elminius modestus, Styella clava, Crassostrea gigas, Ruditapes philippinarum, Nereis longissima*). *R. philippinarum*, however, did proliferate in the Gulf of Morbihan (up to 500 $ind.m^{-2}$; Laruelle et al., 1994); the causes for this regional difference are still unclear. On the other hand, the slipper limpet

Valorisation des compétences

– Un nouveau chapitre de thèse –

La crépidule en rade de Brest : Un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement

Laurent GUERIN

Université de Bretagne Occidentale / Institut Universitaire Européen de la Mer

Ecole Doctorale des Sciences de la Mer

Directeurs de thèse successifs :

Jean-Claude Bodéré, François Cuq, Françoise Gourmelon, Gérard Thouzeau.

Mentor valorisation des compétences :

Jean-Marie FETROT

Soutenance de thèse prévue au 2ème trimestre 2004.

SOMMAIRE

I. CADRE GENERAL ET ENJEUX DE LA THESE 1

I.1. Présentation et contexte général du projet 1

I.1.1. Enjeux de la thèse 2

I.1.2. Résultats attendus 2

I.2. Genèse du projet dans le contexte doctorant-laboratoires d'accueil 3

II. DEROULEMENT, GESTION ET COUT DU PROJET 5

II.1. Préparation, financements et cadrage du projet 5

II.2. Conduite de projet 7

II.3. Estimation du coût consolidé du projet 8

III. COMPETENCES, SAVOIR-FAIRE, QUALITES PROFESSIONNELLES ET PERSONNELLES 9

III.1. Domaines d'expertise et connaissances acquises 9

III.2. Compétences méthodologiques et savoir-faire 10

III.3. Qualités personnelles et professionnelles – réseau relationnel 10

IV. IMPACTS DE LA THESE 11

IV.1. Incidences pour la science, les laboratoires, les partenaires et la société 11

IV.2. Incidences personnelles 11

I. CADRE GENERAL ET ENJEUX DE LA THESE

I.1. Présentation et contexte général du projet

La densification et la mondialisation du réseau d'échange contemporain, notamment en aquaculture, ont récemment augmenté la fréquence d'un phénomène ancien décrit dans la plupart des eaux du globe : l'invasion d'écosystèmes marins ou estuariens par des invertébrés non-indigènes. Au point que les introductions d'espèces animales et végétales sont désormais considérées comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité, juste après la destruction des habitats. En outre, elles provoquent de plus en plus souvent des nuisances multiples pour certaines activités humaines liées à l'écosystème et peuvent également se traduire par un préjudice économique et financier considérable. La prise de conscience progressive des instances internationales, nationales et locales conduit à une demande d'études croissante face à la fulgurance des nuisances engendrées. La réussite ou l'échec de l'intégration d'une espèce introduite dans un écosystème et l'état d'équilibre dépend de ses potentialités intrinsèques et de son adéquation avec les conditions biotiques et abiotiques de ce nouvel environnement. Si les études de cas permettent de dégager de grandes tendances statistiques, la compréhension des mécanismes et interactions mis en œuvres restent encore souvent limitée et incomplète.

En rade de Brest, plusieurs espèces introduites n'ont pas proliféré et occupent une place secondaire dans le biotope. La crépidule a par contre, en moins de 50 ans, colonisé la plupart des fonds et domine le peuplement de plusieurs d'entre eux. Ses caractéristiques biologiques et écologiques en font une espèce au potentiel d'expansion et de prolifération élevé et déjà avéré. Ses impacts croissants sur la biodiversité et l'environnement a créé un besoin urgent de gestion pour les acteurs socio-économiques locaux. La crépidule, par l'ampleur de sa prolifération en de nombreux secteurs du littoral de la Manche et de l'Atlantique, par les modifications qu'elle engendre sur le milieu et les communautés et par les problèmes socio-économiques qu'elle génère vis à vis des activités halieutiques, rassemble tous les ingrédients d'un réel problème d'environnement littoral. Les pouvoirs publics sont aujourd'hui sollicités pour soutenir des opérations de lutte sans que la pertinence de ces opérations ne soit nécessairement établie.

Une connaissance approfondie des caractéristiques biologiques et de la dynamique des populations de crépidules, ainsi que de ses impacts, constitue un préalable indispensable à tous projets de nettoyage des fonds, en rade ou ailleurs. Sa place dans cet écosystème et ses interactions avec lui sont fortes mais restent à préciser.

I.1.1. Enjeux de la thèse

Au regard de la complexité et de la pluridisciplinarité qu'implique une étude d'invasion biologique, les enjeux son multiples :

scientifiques

• Synthétiser et réactualiser les connaissances sur l'environnement de la rade de Brest.

• Comprendre la dynamique de prolifération de la crépidule et ses impacts sur les fonds, les peuplements associés et l'environnement au sens large.

Techniques et méthodologiques

• Mettre en relation les données multithématiques, en tenant compte des différentes échelles spatio-temporelles, et analyser spatialement les données par une approche géomatique.

• Constituer une base de donnée environnementale standardisée dans la perspective d'un Système d'Information Géographique (outil de gestion intégrée).

Socio-économiques

• Constituer les bases d'un outil de gestion durable intégrée et d'aide à la décision, conciliant les actions de lutte contre cette prolifération avec les impératifs écologiques et socio-économiques, utilisable par les collectivités locales.

• Aider à la restauration d'habitats pour des ressources halieutiques.

• Poursuivre la veille écologique de la rade dans le cadre de l'Observatoire (IUEM) et du Contrat de Baie (Communauté Urbaine de Brest).

I.1.2. Résultats attendus

Les principaux résultats de cette thèse sont :

• Le suivi des paramètres environnementaux de la rade de Brest en 1999 et 2000.

• L'estimation et la cartographie du stock de crépidules de la rade de Brest en 2000 et son évolution depuis l'introduction.

• L'amélioration des connaissances biologiques de l'espèce (recrutement, croissance, alimentation) et des mécanismes d'adaptation et de résistance.

• L'analyse des conditions favorables à la prolifération.

• La définition et la quantification des impacts sur la nature des fonds (envasement, structure, flux des sels nutritifs) et les communautés benthiques (animaux vivant sur les fonds).

• L'évolution des stocks d'espèces clés et l'étude des interactions crépidule/coquille S^t-Jacques.

• Le choix de zones favorables au nettoyage des fonds et au semis de jeunes coquilles S^t-Jacques.

I.2. Genèse du projet dans le contexte doctorant-laboratoires d'accueil

Pendant mon cursus universitaire en biologie à Nantes et Rennes, j'ai souhaité me spécialiser en océanographie et je suis arrivé dans le laboratoire d'océanologie biologique de Brest (devenu le LEMAR) pour des stages de maîtrise en 1996, encadré par les doctorants locaux. Dans le cadre d'une thèse sur la coquille S^t-Jacques, le rôle et les impacts de la crépidule en rade de Brest avaient été précisés et plusieurs hypothèses émises. Des lacunes, en terme méthodologique, avaient également été mises en évidence pour la compréhension de l'écosystème au niveau spatial. Ce travail de recherche et ce sujet m'ont passionné. J'ai ainsi souhaité faire un DEA en géographie avec ces données, en développant une méthodologie d'analyse. Après une interruption d'un an pour cause de service national, j'ai candidaté pour une thèse afin de poursuivre ces recherches puisque le contexte m'en donnait l'occasion. Un sujet et un dossier ont ainsi été défini et rédigé (problématique, méthodologie, applications, planning) en collaboration étroite avec les équipes des laboratoires d'accueil qui proposaient de soutenir la demande et d'encadrer la thèse par la suite. Cependant, les demandes de bourse ont été rejetées fin 1998. J'ai néanmoins commencé le travail de terrain et cela m'a conforté dans mon désir de poursuivre dans cette voie. Alors que l'aspect financier (j'étais au RMI, hormis quelques vacations) commençait à me faire envisager de chercher de nouvelles opportunités d'emploi, une bourse régionale m'a été attribuée en octobre 1999 après une nouvelle demande. En résumé, c'est l'autonomie et l'aspect innovant de ce travail ainsi que la curiosité scientifique et la possibilité de pouvoir en vivre à terme qui m'ont motivé. Mon rôle dans la définition et la programmation du projet, initial et actuel est donc actif, en collaboration avec mes encadrants.

Compte tenu de l'aspect pluridisciplinaire, mes laboratoires d'accueil ont été le laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR UMR 6539 CNRS), dirigé par Jacques Clavier et Géomer (UMR 6554 CNRS), dirigé par François Cuq puis Françoise Gourmelon. Ce projet de thèse était intégré dans les actions de recherche des plans quadriennaux 1999-2002 :

Rôle des interactions biotiques dans la régulation et l'évolution des populations et des écosystèmes face aux perturbations créées par la pêche, l'eutrophisation ou les espèces envahissantes (LEMAR) - Analyse et gestion intégrées de la mer et du littoral : Géomatique/Réflexion sur la gestion des territoires marins et littoraux (Géomer).

La réalisation de ma thèse dans le contexte de ces laboratoires m'a permis de bénéficier des nombreux moyens associés à ces structures :

scientifiques

Chacun des laboratoires est impliqué dans plusieurs réseaux scientifiques nationaux et internationaux. Si mon travail n'a pas bénéficié directement de ces réseaux, la réputation et les compétences développées au sein de ces structures apportent une garantie et une crédibilité au projet qui, en retour, contribue à faire avancer les connaissances et les problématiques de recherche.

financiers

Il est utile de souligner que ce projet a pu bénéficier des budgets nécessaires uniquement grâce à sa réalisation dans le cadre de ces laboratoires de recherche agréés par le ministère. La nature et l'évaluation de ces moyens est détaillé dans le paragraphe II.3.

humains

En plus de mon emploi à plein temps, ce projet a bénéficié de l'aide de nombreuses personnes, grâce à leur fonction dans le cadre du projet, du laboratoire ou de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (I.U.E.M.) fédérant les laboratoires de recherche océanographique et les enseignements de 3ème cycle et de la maîtrise de biologie. Ainsi, plusieurs étudiants ont participé au travail de terrain et au dépouillement des échantillons, ponctuellement ou pendant plusieurs mois, dans le cadre de leur stage. Plusieurs doctorants ont apporté leur aide régulièrement en terme de terrain, dépouillement, formation technique, conseil, documentation. Deux techniciens et trois ingénieurs de recherche ont apporté leur assistance ponctuellement, dans le cadre de leur fonction, pour le terrain, des dosages ou l'informatique. Plusieurs chargés de recherche, maîtres de conférence et professeurs ont apporté une aide ponctuelle ou plus régulière en terme de conseils et de documentation.

Ce projet a également bénéficié d'aides extérieures grâce aux financements, à mon statut ou mes relations. Trois autres techniciens et une ingénieur de recherche extérieurs ont réalisé ponctuellement des dosages et des calibrations de sondes dans le cadre d'un bénévolat ou de prestations de service. Un équipage de douze marins (en plusieurs bordées), deux pêcheurs, deux moniteurs de bateau-école et plusieurs plongeurs professionnels ont participé régulièrement ou ponctuellement aux deux années de travail de terrain, dans le cadre de leur fonction, d'un bénévolat ou de prestations de service. Plusieurs personnes déjà citées ou aux statuts divers m'ont également apporté une aide ponctuelle et souvent bénévole à tous les niveaux, y compris, paramètre non négligeable, en terme de soutien psychologique.

techniques

Des moyens à la mer (navires océanographiques, bateaux de pêche, zodiacs) et des véhicules automobiles ont été mobilisés dans ce cadre projet/laboratoires avec un coût non-négligeable cependant. J'ai également bénéficié de divers matériels d'échantillonnage (bennes, suceuse à sédiment, dragues, sondes, collecteurs, tables de tri), de plongée, de laboratoire (salles froide/climatique/rinçage, paillasses, étuves, fours, balances, spectromètre, fluorimètres, sondes, congélateurs, tamis, loupes binoculaires, microscopes), de moyens informatiques et documentaires (bibliographiques, systématiques, techniques)

II. DEROULEMENT, GESTION ET COUT DU PROJET

II.1. Préparation, financements et cadrage du projet

Le thème de la gestion des zones côtières, associé à la problématique des espèces invasives, est un des axes de recherche les plus innovants en écologie, grâce aux acquis précédents et aux applications directes impliquées. La pluridisciplinarité pour l'étude de l'environnement s'impose de plus en plus. L'originalité de ce projet au niveau de la méthodologie et de l'utilisation complémentaire directe des compétences, pour l'équipe et surtout le doctorant, constitue un facteur novateur en terme d'étude intégrée et universitaire. L'étude de la crépidule en rade de Brest bénéficie d'un site suivi régulièrement depuis de nombreuses années par des scientifiques de plusieurs disciplines et d'une demande d'application directe au niveau local.

Les risques principaux résident dans la nature même de cette innovation et du thème abordé. L'acquisition d'une double compétence, générale et spécialisée en géographie et biologie, nécessite une ouverture d'esprit et une intégration complémentaire des connaissances, au niveau du doctorant mais aussi de l'équipe travaillant sur cette problématique. Le nombre de compétences mobilisées nécessite une implication forte et une concertation régulière avec un échange cordial et argumenté des points de vue entre tous les partenaires de ce projet. Dans la pratique, j'ai pu initié l'acquisition de cette double compétence dès le D.E.A.

La prise en compte, nécessaire pour la compréhension du phénomène, de plusieurs échelles spatiales et temporelles (fréquences de suivis) nécessite un effort important d'échantillonnage, de standardisation puis de synthèse lors de la phase d'acquisition des données. La double compétence, spécialisée au niveau technique et générale en terme de cadrage, doit répondre à ce besoin.

L'acquisition de données actualisées, préalable indispensable à l'étude, constitue un risque compte tenu du temps qu'elle implique, principalement en écologie des peuplements benthiques (*animaux inféodés aux fonds marins et les caractérisant*). Ainsi, le terrain débuté au printemps 1999 et terminé en février 2001 correspond à 134 sorties soit, en incluant la participation à d'autres programmes, 184 jours de mer et 61 plongées professionnelles pour cette période. Si j'ai participé à toutes ces sorties et leurs organisations, j'ai bénéficié de l'aide de plusieurs plongeurs de l'IUEM et d'Ifremer, ainsi que des équipages de marins (CIRMAT, pêcheurs). Le suivi hydrologique réalisé correspond à la plus grande fréquence de suivi jamais entreprise sur une telle durée en rade de Brest. La campagne de cartographie des stocks d'espèces, à cette échelle, correspond à une première européenne, à ma connaissance. J'ai entièrement réalisé le dépouillement de tous ces échantillons, assisté de plusieurs étudiants stagiaires et de techniciens pour quelques dosages (sels nutritifs, pigments ingérés, comptages phytoplanctoniques). Cette phase a été terminée à la fin de l'été 2003. Sur l'ensemble du programme, 1250 échantillons hydrologiques, 300 profils de sonde, plus de 150 échantillons sédimentologiques et 300 échantillons biologiques ont été analysés. Parmi ces derniers, la campagne de cartographie correspond à près de 1000 m^2 dragués, soit 100 m^3 de sédiments tamisés sur une maille de un centimètre et triés pour en extraire la faune (dont environ une tonne de crépidules). En terme de biodiversité, 150 taxons de post-larves, 270 de macrofaune (>1 mm) et plus de 180 de mégafaune (>1 cm) ont ainsi pu être inventoriés, soit, en terme d'abondance, 44 377 individus pour la macrofaune et 331 055 pour la mégafaune. Au total, 282 237 crépidules ont été mesurées afin d'étudier la dynamique de population de cette espèce. Face à l'ampleur du nombre d'échantillons recueillis et au temps nécessaire à leur traitement, initialement sous-estimé, le programme de travail a été révisé en cours de thèse pour diminuer la fréquence de certains suivis et abandonner certaines expérimentations supplémentaires envisagées (fixations larvaires, mesures de flux).

Le coût, principalement lié aux moyens et au temps d'acquisition de ces données, a nécessité la mobilisation de budgets communs aux laboratoires et de financements extérieurs (contrats de recherche). Il a fallu également réduire au maximum les coûts par la réutilisation ou l'adaptation de matériels acquis précédemment par les laboratoires dans le cadre d'autres programmes et en négociant au plus bas prix les commandes de nouveaux matériels ou prestations de services. En plus des assistances déjà citées, mon emploi du temps très chargé et le chômage faisant suite aux ressources de la bourse de thèse a permis de pallier à l'impossibilité financière d'employer des vacataires pour accélérer le dépouillement des échantillons.

La valorisation de ce travail, en terme de publications et de participation à des conférences a directement pâti de ces problèmes de temps et financiers. Cette phase n'est alors initiable qu'après la thèse, ce qui retarde d'autant mon évolution en terme de plan de carrière. De plus, la question de la propriété intellectuelle des données et des résultats, aussi bien en terme de valorisation que d'utilisation ultérieure, n'est généralement pas abordée dans les laboratoires de recherche universitaires. D'une manière générale au milieu de la recherche universitaire et bien que certains abus aient été constatés quant à l'attribution des travaux réalisés aux bénéficiaires principaux en terme de réputation, aucune règle ne régit ce domaine à ma connaissance. Différentes instances se préoccupent néanmoins de plus en plus de cette question et il serait souhaitable à l'avenir que la valorisation se fasse au prorata du travail fourni et en accord avec chacun des membres de l'équipe ayant contribué à produire ces résultats.

II.2. Conduite de projet

Après la phase intensive de terrain de 1999 à 2000, la phase de dépouillement des échantillons collectés s'est prolongée jusqu'à l'été 2003. Ce retard sur la durée prévue est due à une mauvaise prévision initiale et à une gestion des priorités qui n'était pas optimale. Mais ce problème est classique dans toutes les thèses réalisées au LEMAR dans ce domaine avec une durée moyenne comprise entre 4 et 7 ans. Cela a été aggravé par le peu d'efficacité des réunions de travail, suite à une divergence des points de vue et à la dégradation des relations humaines entre certains membres. Leur fréquence s'est alors réduite considérablement. Il est à regretter qu'il n'y ait pas eu de comité de thèse, structure normalement indispensable constituée de membres extérieurs à l'équipe, pour donner un avis objectif. Je n'ai eu que très peu de relations avec les partenaires extérieurs associés au programme et à ses perspectives, excepté avec le comité local des pêches où j'ai participé à une réunion pour présenter et discuter mes résultats dans le cadre de projets futurs. Cependant, j'ai profité de la grande autonomie qui m'était laissée pour réorganiser et réorienter le projet plusieurs fois, après accord de mes encadrants. J'ai entièrement géré les commandes de matériels et les prestations de service auprès de partenaires extérieurs dans une relation client/fournisseur, après négociation et accord financier de mon responsable des budgets. La rédaction de rapports d'activité pour la région et les séminaires internes annuels de présentation des résultats au LEMAR, même si je n'en ai eu de retour pour aucun, m'ont permis de faire un bilan d'avancement. Ma très forte motivation initiale, ainsi que le soutien et les discussions de

travail avec mes relations personnelles (étudiants, doctorants et certains titulaires), m'ont permis de poursuivre ce projet et continuer à avancer significativement. Alors que la phase de rédaction débutait, le problème de la réinscription pour une cinquième année s'est posé dans le cadre d'une école doctorale qui tente d'accorder la durée des thèses avec les réformes nationales en cours (L.M.D.). Cette exigence n'est alors plus compatible avec ce type de projet lancé avant cette nouvelle politique. Un engagement a donc dû être pris pour une soutenance avant l'été 2004. Face à cette pression, les points positifs ont été l'amélioration de l'efficacité et de la fréquence des réunions de travail et des relations entre les membres de l'équipe.

II.3. Estimation du coût consolidé du projet

Tableau II-1 : Bilan financier, arrêté au 14 décembre 2003. N.C. = non communiqué

Catégories	**montant (en euros)**	**commentaires/imputations**
Budgets		
vacations C.N.R.S.	1999 : 4 489	R.M.I. non comptabilisé en 1999
bourse Région Bretagne	2000-2002 : 34 344	versements *via* l'U.B.O.
chômage	2002-2003 : 8 805	versements *via* l'U.B.O.
Fonctionnement	N.C./an	LEMAR/Géomer
service commun plongée	N.C./an	commun I.U.E.M.
contrats de recherche		Total/équipes
P.N.E.C. 1999	2 595	5 191 pour 2 équipes
P.N.E.C. 2000-2001	3 817	19 847 pour 6 équipes
P.N.E.C. 2002	763	16 500 pour 6 équipes
LITEAU 1999-2001	4 580	19 847 pour 3 équipes
Total hors salaires et N.C.	**11 755**	
Total hors N.C.	**59 393**	
Dépenses		
Revenus doctorant	1999 : 4 489 2000-2002 : 34 344 2002-2003 : 8 805	vacations C.N.R.S. salaire (région Bretagne) chômage
étudiants stagiaires	non rémunérés	convention de stage
Divers personnels (aides ponctuelles)	non rémunérés	Dans le cadre de leurs fonctions ou bénévolat
moyens à la mer	8 458	contrats/LEMAR
plongée (matériels, visites médicales)	2 440	commun I.U.E.M.
Matériels (labo, équipement)	2 376	contrats/LEMAR
PC, imprimante	1600	revenus doctorant
prestations de service	2 300	contrats/LEMAR
Documentation	0	
Formation (Niveaux de plongée)	861	LEMAR/commun I.U.E.M.
infrastructure, fluides, fonctionnement	N.C.	LEMAR/Géomer/I.U.E.M.
participation à conférences	0	
cours transversaux EDSM (conférences, doctoriales)	260	Géomer/EDSM
Nouveau Chapitre de Thèse	365	Géomer/EDSM
Soutenance	-	
Total hors salaires et N.C.	**18 660**	
Total hors N.C.	**66 298**	

III. COMPETENCES, SAVOIR-FAIRE, QUALITES PROFESSIONNELLES ET PERSONNELLES

III.1. Domaines d'expertise et connaissances acquises

Au cours de ce projet et des phases préalables, j'ai développé plusieurs domaines d'expertises scientifiques et techniques. L'atout principal était de comprendre les liens entre les différents domaines pour acquérir une vision pluridisciplinaire afin de pouvoir utiliser ces compétences de façon complémentaire et répondre ainsi à une problématique complexe. J'ai ainsi pu coordonner et gérer la phase initiale de planification et de gestion des opérations de terrain, dont dépend toute la suite de l'étude. Le suivi hydrologique haute-fréquence a nécessité des compétences techniques et scientifiques en physique, chimie et biologie de l'eau et du phytoplancton. La sédimentologie allie les méthodes géographiques et l'interprétation écologique pour caractériser les types de fonds. Les différentes échelles biologiques abordées nécessitait une maîtrise des connaissances et techniques d'étude de la physiologie à l'écologie, en passant par la dynamique des populations. J'ai ainsi perfectionné mes connaissances en systématique des invertébrés benthiques (*identification des espèces récoltées dans les sédiments*), culture nécessitant un long apprentissage, initié pendant mes stages de maîtrise. J'ai aussi appliqué l'objectivité des analyses géostatistiques à l'étude quantitative des stocks d'espèces et de leur impacts, avec une perspective géomatique pour l'analyse et la gestion de l'environnement. Enfin, une connaissance solide et actuelle de l'espèce invasive *Crepidula fornicata*, de l'environnement rade de Brest et de son fonctionnement, découle de cette étude.

J'ai été amené à côtoyer d'autres domaines pendant cette expérience de thèse ; j'ai ainsi acquis une autonomie et une compétence en plongée loisir et professionnelle (ouverte récemment sur la formation et l'archéologie). Grâce à ma participation volontaire à des évènements de vulgarisation scientifique (forums des doctorants, Brest 2000, doctoriales), j'ai diversifié l'application de mes compétences en terme d'organisation et de communication (réalisation d'un court-métrage, animation). Par ailleurs, les expériences d'enseignement que j'ai effectuées par souhait personnel (encadrement de stages, cours particuliers, jury et surveillance d'examens) m'a permis de développer mon sens critique et ma pédagogie, dont plusieurs étudiants m'ont gratifié. La pratique régulière de l'anglais dans la documentation et un stage organisé par l'école doctorale m'ont permis d'acquérir une aisance relative dans la pratique de cette langue. L'utilisation de l'informatique et de nombreux logiciels m'est également devenue courante.

III.2. Compétences méthodologiques et savoir-faire

La conduite de mon projet a nécessité de définir précisément la problématique dans son contexte général et local, d'organiser et planifier les moyens (financiers, matériels et humains) d'acquisition et d'analyse des données et de recadrer régulièrement les ambitions du projet en fonction des moyens et du temps disponibles. La capacité à réutiliser et adapter du matériel disponible (engins de prélèvement modifiés, réalisation de mouillages, mise au point de protocoles et appareils d'analyse) s'est avérée être un atout important. Outre une grande autonomie, les méthodes de travail développées incluaient de développer à la fois des compétences d'écoute et de direction des participants par l'entretien de la motivation ou la négociation (par exemple pour la disponibilité de certains techniciens ou l'achat de produits ou prestations à un prix raisonnable). Le savoir-faire administratif était également indispensable pour monter des dossiers de demande de financements et d'utilisation de moyens à la mer, des bons de commande, ordres de mission, conventions de stage et rédiger des rapports d'activité. Il en va de même pour la recherche et la constitution d'un fond documentaire. Les expériences d'enseignement et d'encadrement de stages intégrés aux cursus universitaires impliquaient une responsabilité en terme de définition des objectifs, partage du matériel commun, respect des délais et qualité du travail et des relations humaines. L'opportunité de communiquer sur les résultats intermédiaires de cette étude, que ce soit pour une concertation avec des spécialistes ou pour une information auprès d'un large public, m'a amené à adapter les moyens et le discours utilisés.

III.3. Qualités personnelles et professionnelles – réseau relationnel

Tout au long de ce travail, j'ai développé un esprit d'ouverture et de synthèse aussi bien pour l'assimilation de compétences et de techniques que pour la collecte et l'analyse de données. La créativité et l'innovation sont des qualités nécessaires dans le domaine de la recherche et je les ai appliqué de la conduite du projet à l'animation et la communication des résultats. Il en va de même de la rigueur et de l'intégrité, qui nécessitent également une forte motivation et une conception exigeante mais juste du travail en équipe. Si le respect de ces principes a fédéré beaucoup de personnes autour de ce projet, j'ai toujours tenter de gérer au mieux les conflits avec certains autres dans l'intérêt de sa réalisation. Ma faculté d'adaptation dans les différents champs de compétence est propre à ma qualité d'universitaire. J'ai également toujours pris plaisir à participer bénévolement à d'autres programmes.

Si le manque de temps et de contacts avec plusieurs partenaires du programme, et une certaine timidité m'a fortement limité dans la constitution d'un réseau professionnel, mon

attachement aux relations humaines sincères plutôt qu'*utiles* m'a permis de constituer un réseau personnel solide, parfois depuis longtemps, qui comprend des personnes dans des domaines très divers. Certains sont cependant liés à ma branche professionnelle, par les rencontres que j'ai faites avec des étudiants de l'IUEM, des membres d'associations écologiques, des plongeurs, des marins et quelques titulaires d'organismes de recherche.

IV. IMPACTS DE LA THESE

IV.1. Incidences pour la science, les laboratoires, les partenaires et la société

Le document de thèse et sa valorisation permettront de diffuser les avancées dans ce domaine auprès de la communauté scientifique. En y étant cité et dans l'avancée de leurs axes de recherche, mes laboratoires d'accueil bénéficieront également de ces connaissances nouvelles : l'écosystème rade de Brest et le rôle de la crépidule pour le LEMAR dont ce thème, bien que plus axé sur la biogéochimie et moins la biodiversité, est reconduit dans le nouveau plan quadriennal ; l'application à l'écologie biologique de méthodes géographiques pour Géomer. La Communauté Urbaine de Brest et l'I.U.E.M., dans le cadre de son nouveau rôle d'observatoire et du Système d'Information de l'Environnement Côtier aujourd'hui limité à certains paramètre mais susceptible d'évolutions, bénéficiera de ce nouvel apport au suivi à long terme de la rade de Brest. L'Ifremer et le Comité Local des Pêches seront libres d'utiliser ces résultats et mon expertise pour la gestion des ressources halieutiques. Le document de thèse sera également transmis au Conseil Régional de Bretagne, principal financeur du projet, qui sera libre de l'utiliser. Cette application à la compréhension et le fonctionnement d'un écosystème pourra également être utilisé de façon pédagogique auprès des étudiants, des gestionnaires, des politiques et du grand public.

IV.2. Incidences personnelles

Au terme de cette expérience de thèse, les compétences et connaissances acquises, les rencontres et les relations humaines nouées, les moments de bonheur et les difficultés surmontées ont contribués à mon épanouissement personnel et professionnel. Après la soutenance prévue avant l'été 2004, je réaliserai les corrections éventuelles du document de thèse avant enregistrement et la valorisation des principaux résultats par des publications dans des revues internationales et la participation à des conférences, si on m'en donne la possibilité. En parallèle, je souhaiterai effectuer des stages post-doctoraux afin d'utiliser les compétences acquises et les développer ou en acquérir de nouvelles. Ma plus grande disponibilité et une meilleure confiance en moi devrait me permettre d'étendre mon réseau professionnel.

Résumé

La crépidule en rade de Brest :
un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement

Dans un contexte de gestion des systèmes côtiers, l'approche développée dans cette étude - associer un suivi des paramètres environnementaux avec celui des peuplements pélagiques et benthiques- permet d'appréhender le fonctionnement global de l'écosystème. La veille écologique menée depuis plus de 20 ans en rade de Brest a fait apparaître un nouveau risque écologique (et économique): la prolifération d'un filtreur benthique exotique, compétiteur potentiel de la coquille Saint-Jacques, la crépidule *Crepidula fornicata* (L.). Ses mécanismes de prolifération étaient encore inconnus en rade, notamment concernant l'accélération récente (15-20 ans) du processus. L'approche multidisciplinaire de ce travail permet d'étudier les mécanismes d'adaptation et de régulation naturelle de la crépidule en rade de Brest face aux fluctuations naturelles de l'environnement (hydroclimat) et aux perturbations anthropiques (eutrophisation…) et d'identifier ses impacts sur le fonctionnement de l'écosystème.

Les causes de la prolifération actuelle de la crépidule en rade et ses impacts sur la structuration et le fonctionnement de l'écosystème ont été précisés : les filtreurs exercent un rétro-contrôle de la production primaire (filtration, biodépositions). L'analyse des conditions favorables à la prolifération de la crépidule a montré la place importante prise par cette espèce dans l'écosystème et a permis de mieux appréhender les processus d'évolution de son aire de répartition et de son stock. La description réalisée des peuplements benthiques soumis à cette invasion constitue un état de référence de la mégafaune de la rade en 2000. Les impacts de la crépidule sur l'écosystème (colonne d'eau, sédiment, biocénoses) ont été précisés. Des évolutions futures sont envisagées et des recommandations sont faites pour en limiter l'extension et pérenniser la pêcherie de coquilles Saint-Jacques en rade de Brest. Des perspectives sont proposées dans le cadre de la gestion intégrée de cet écosystème.

Abstract

The slipper limpet (*Crepidula fornicata* L.) in the Bay of Brest :
a biological model of introduced proliferating species as a response to environmental fluctuations

In a context of coastal system management, the approach developped in this study - associating the monitoring of environmental parameters with the monitoring of pelagic and benthic populations- helps to understand the ecosystem functioning. The ecological monitoring undertaken for more than 20 years in the Bay of Brest highlighted a new ecological (and economical) risk: the proliferation of an exotic benthic suspensive feeder and potential competitor of scallop, the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.). The mechanisms of its proliferation were still unknown in the Bay, notably concerning the recent acceleration (15-20 years) of the process. The multidisciplinary approach of this work allows to study the mechanisms of adaptation and natural regulation of the slipper limpet in the Bay of Brest towards natural fluctuations of the environment (hydroclimat) and anthropic disturbances (like eutrophication) and to identify its impacts on the ecosystem functioning.

Causes of the current proliferation of the slipper limpet in the Bay and its impacts on the structure and the ecosystem functioning were specified: the suspensive feeders exercise a retro-control over the primary production (filtration, biological deposit). The analysis of the favourable conditions for the slipper limpet proliferation showed the important place taken by this invasive species in the ecosystem and allowed a better comprehension of the evolution processes of its distribution surfaces and its stock. The description of the benthic populations subjected to this invasion, realized in this study, constitutes a reference for the megafauna of the Bay of Brest in 2000. The impacts of the slipper limpet on the ecosystem (water column, sediment and biocoenoses) were precized. Future evolutions are considered and recommendations are made to limit its extension and to ensure the scallop fisheries in the Bay of Brest. Prospects are proposed in a context of integrated coastal zone management of this ecosystem.